

**THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

*Sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne*

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

*Mention : Biologie Marine*

**École Doctorale Sciences de la Mer**

présentée par

**Yves Reecht**

Préparée à l'IFREMER Nantes,  
dpt. Écologie et Modèles pour l'Halieutique

**Effets directs et indirects  
de la pêche sur des  
groupes trophiques de  
poissons démersaux,  
définis par une approche  
écomorphologique**

**Thèse soutenue le 11 décembre 2009**

devant le jury composé de :

**Philippe BOËT**

*Directeur de recherche, Cemagref, Bordeaux / rapporteur*

**Jean LAROCHE**

*Professeur, Université de Bretagne Occidentale / examinateur*

**David MOUILLOT**

*Professeur, Université Montpellier II / rapporteur*

**Yves-Marie PAULET**

*Professeur, Université de Bretagne Occidentale / examinateur*

**Marie-Joëlle ROCHET**

*Chercheuse IFREMER, IFREMER Nantes / directrice de thèse  
– invitée*



## Résumé

La dynamique de groupes fonctionnels dans une communauté favorise la compréhension des impacts d'une perturbation sur le fonctionnement d'un écosystème. Nous nous attendons en particulier à ce que les groupes fonctionnels répondent différemment à la pression de pêche en fonction de leur exposition directe et de leurs interactions (effets indirects). Une méthode basée sur une approche écomorphologique a été développée, en se focalisant sur les fonctions de prédation, pour définir des groupes fonctionnels basés sur la taille et la taxonomie des individus, dans les communautés de poissons démersaux de mer Celtique et de mer du Nord. Onze traits fonctionnels ont été utilisés pour définir 12 groupes fonctionnels en mer Celtique (basés sur 930 individus parmi 33 espèces) et sept en mer du Nord (basés sur 710 individus parmi 22 espèces). En mer Celtique, les groupes fonctionnels expliquent mieux le régime alimentaire que des groupes de taille, tandis que le régime alimentaire en mer du nord semble davantage gouverné par la taille des individus. Des séries temporelles de biomasse des groupes fonctionnels ont été reconstituées d'après des données de campagnes scientifiques de chalutage de fond. Dans les deux communautés, la pêche semble affecter inégalement différentes fonctions trophiques. Nous montrons par ailleurs (i) une propagation des effets de la pêche des hauts vers les bas niveaux trophiques (effets top-down) en mer du Nord et (ii) des phénomènes de compensation écologique intra-groupe en mer Celtique. Le fonctionnement des deux communautés paraît affecté par la pêche. Cependant, les fonctions trophiques semblent plus impactées par la pêche en mer du Nord qu'en mer Celtique.

**Mots clés :** Fonctions trophiques, prédation, écomorphologie, groupes fonctionnels, effets de la pêche, approche écosystémique, poissons, communautés démersales.

## Abstract

Functional groups dynamics in marine communities help understanding how perturbations impact the functioning of an ecosystem. It is notably expected that functional groups respond differently to fishing pressure owing to their direct exposure to fishing and interactions between groups (indirect effects). A method was developed, based on an ecomorphological approach focusing on predation functions, to define size- and taxonomy-driven functional groups in demersal fish communities from the Celtic Sea and the North Sea. Eleven functional traits were used to define 12 functional groups in Celtic Sea (based on measurements on 930 individuals from 33 species) and seven groups in North Sea (710 individuals from 22 species). In the Celtic Sea, the functional groups better explained diet than size groups whereas diet in North Sea appeared rather size-driven. Time-series of functional group biomasses were assessed using ground-fish surveys data. Fishing seems to unequally affect different ecological functions in both communities. Furthermore it was shown that *(i)* fishing effects propagate from high to low trophic levels (top-down effects) in North Sea and *(ii)* ecological compensation may occur within functional groups in Celtic Sea. The functioning of both communities appeared impacted by fishing pressure. Nevertheless, the trophic functions appeared more affected by fishing in the North Sea than in the Celtic Sea.

**Key-words:** trophic functions, predation, ecomorphology, functional groups, fishing effects, ecosystem approach, fish, demersal communities.





## Remerciements

*Je tiens tout d'abord à remercier les rapporteurs, David Mouillot et Philippe Boët, ainsi que les examinateurs, Jean Laroche et Yves-Marie Paulet, qui ont accepté de prendre sur leur temps pour évaluer mon travail en une période pourtant très chargée pour tous. Merci également pour vos remarques constructives qui me permettront de valoriser au mieux ces années de travail.*

*Toute ma gratitude va également aux personnes qui se sont investies dans l'encadrement de ma thèse. Tout d'abord à ma directrice de thèse, Marie-Joëlle Rochet qui s'est énormément impliquée dans ce projet. Malgré des débuts difficiles, tu as su m'apprendre à faire preuve de rigueur et de précision dans toutes les étapes d'un projet scientifique. Merci beaucoup aussi pour ta disponibilité lorsque j'avais besoin d'aide (même durant tes séjours à l'étranger), le suivi constant de l'avancement du projet et les considérables améliorations que tu m'as suggérées. Merci beaucoup à Verena Trenkel pour les innombrables idées qu'elle a apportées dans ce projet, son aide en analyse des données tout au long de cette thèse et les nombreuses suggestions de corrections. Ton sens pratique et ta rigueur scientifique m'ont permis de mieux cerner ce que l'on pouvait faire dire – ou pas – à des données imparfaites comme on ne cesse d'en rencontrer dans les sciences du vivant. Je pense que ce n'est pas un hasard si la façon dont les hypothèses ont été posées et traitées dans ce travail a été particulièrement appréciée; cette rigueur scientifique, je vous la dois en grande partie. Je souhaite exprimer ma profonde reconnaissance à Simon Jennings pour ses idées foisonnantes et son suivi du projet. J'ai beaucoup apprécié ton enthousiasme pour l'utilisation d'une approche écomorphologique, qui a en grande partie déterminé la tournure (loin du projet initial) prise par cette thèse et m'a permis de développer cette compétence qui m'attirait depuis plusieurs années déjà. Un très grand merci à John Pinnegar pour son aide à la compréhension et la description des réseaux trophiques. L'efficacité avec laquelle tu m'as notamment aidé à catégoriser les proies restera pour moi une référence en la matière. Je vous remercie tous les deux pour votre accueil chaleureux à Lowestoft et votre important engagement dans la conduite de ce projet de recherche. Merci à tous pour la complémentarité dont vous avez fait preuve et plus généralement ce que vous m'avez apporté; je pense avoir beaucoup progressé en travaillant avec vous et j'espère que nous serons amenés à collaborer de nouveau à l'avenir.*

*D'autres ont contribué plus ponctuellement à l'aboutissement de ce travail. Leur aide n'en a pas moins été déterminante. Cette thèse repose en grande partie sur un important jeu de données que je n'aurais pas été capable de collecter sans aide.*

*Un grand merci à Paul Bourriau pour son précieux appui logistique lors de la préparation des campagnes et la mise en place des mesures en laboratoire, à Yves Desaunay pour son aide à la mesure de poissons et la collecte d'échantillons en mer du Nord et à Jean-Claude Mahé pour avoir accepté que je mène mes propres prélèvements en mer Celtique au cours de la campagne EVHOE 2006. Merci aussi à tous ceux avec qui j'ai embarqué sur la Thalassa – en particulier Loïc, Ludo et Stéphane – qui m'ont aidé pour les mesures à bord, lorsque le rythme devenait trop soutenu. Merci aux deux poissonniers de Talensac qui m'ont permis de faire des mesures sur quelques poissons et qui ont ainsi contribué à la mise au point de mon protocole. Je voudrais également remercier chaleureusement Anik Brind'Amour pour son aide concernant les analyses multivariées. Un grand merci à Adrian Rijnsdorp pour m'avoir conforté dans l'idée de l'intérêt d'utiliser une approche écomorphologique et pour m'avoir fait partager les travaux de son équipe dans ce domaine. Merci aussi à Justine Dumay qui m'a guidé de façon très efficace pour la dessiccation à froid d'échantillons de muscles ; si je n'ai finalement pas utilisé les données qui ont été collectées à partir de ces échantillons, l'acquisition de cette technique m'a toutefois beaucoup intéressé. Je souhaite par ailleurs exprimer ma gratitude aux secrétaires d'EMH, Anne Comte et Isabelle Geffroy, et aux "chefs" André Forest ainsi que Jacques Bertrand (lors de ma première année), pour toute l'aide qu'ils m'ont fournie.*

*Cette thèse, c'est également quatre belles années (non Olivier, pas cinq !) pleines de bons souvenirs. Ces souvenirs, je les dois en grande partie à celles et ceux que j'ai rencontrés au département EMH. Si je ne peux être exhaustif (certains pourront confirmer la piètre mémoire dont je fais parfois preuve) concernant les personnes que j'ai pris plaisir à côtoyer, je souhaite toutefois remercier chaleureusement ceux qui ont contribué à la bonne ambiance qui y règne. Une mention particulière à celles avec qui j'ai partagé un bureau : Jocelyne qui m'a supporté avec bonne humeur pendant toute la première année et les "drôles de dames", Cécile, Katie, Armelle, Lise, Lore et Stéphanie (il y a eu plusieurs distributions), qui ont égayé les trois années suivantes. Merci aux "intermittents de la recherche" (dont certains ont réussi leur titularisation depuis) : Laurette, Valérie, les M&M'S (Mathieu, Mathieu & Sigrid), Youen, Hilaire, Jeremy, Magalie, Luc (chef de file du groupuscule "EMH canal historique"), Cédric, Hector, Arnaud, Damien, Marianne, Pascal, Vincent, Julien, Laurent, Stephan, Kevin, Caro, Michael, Eric, Fabien, Dorothée, Lise, Emilie, Sophy, Felix, Alain et bien entendu "les drôles de dames" pour les bonnes soirées passées ensemble, la bonne humeur qui a régné dans nos locaux et... pour les mercredis d'EMH ! Merci également à tous les permanents, et notamment Jacques pour ses fameuses soirées jazz, Olivier pour son humour inimitable (et qui*



peine à trouver des disciples à sa hauteur), Yoann, Martin, Cathy, Pierre, Benjamin, Stéphanie et Anik pour encore plus de bonnes soirées. Je garderai aussi des souvenirs émus de certaines soirées Karaoké (où certains d'entre vous nous ont révélé leur talent caché), ou encore des nombreuses activités sportives que nous avons pratiquées ensemble, du jorky-ball qui nous donnait soif (je n'oublierai pas le style incomparable de Martin ou l'habileté d'Hilaire à viser où il ne faut pas) à nos trop rares (et trop plates) sorties VTT, en passant par l'escalade (où j'ai pu admirer le style tout en finesse – si si – d'Olivier et celui “à l'arrache” – mais non sans efficacité – d'Alain). J'en profite également pour remercier les autres membres de la section “chutes artistiques à vélo” avec qui nous avons beaucoup donné de notre personne pour détendre l'atmosphère ; les rares membres émérites de ce club, pourtant très ouvert, ne manqueront pas de se reconnaître (je compte sur vous pour faire perdurer la tradition).

Au cours des deux dernières années, j'ai également eu le plaisir de côtoyer de nombreux salseras y salseros de Nantes et d'ailleurs et je tiens à les remercier pour tous les très bons moments passés ensemble.

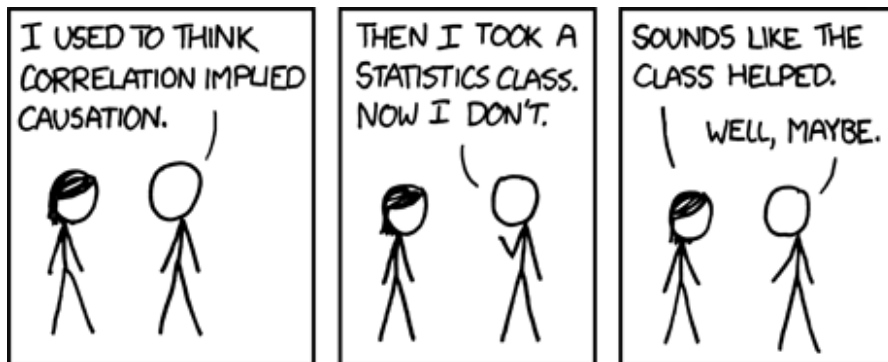
Un grand merci également à tous ceux – Maud, Martin, Michael, Mathieu et Fabien – qui, à un moment ou un autre, ont partagé mon quotidien et supporté (entre autres) mon manque d'implication dans les tâches domestiques, au motif que j'avais trop de travail !

Last but not least, un énorme merci à toute ma famille – qui, de par son soutien sans faille depuis de nombreuses années, m'a permis de me consacrer à ce domaine qui me passionne – ainsi qu'à mes amis proches. Sans leur appui et leurs encouragements, je n'aurais probablement jamais commencé cette thèse.

---

Cette thèse a été financée par l'Ifremer et le réseau d'excellence EUR-OCEANS (PhD project WP4-SYSNS-1093). Un grand merci à ceux qui, de part et d'autre, ont rendu possible le financement de cette thèse.





Reproduit de <http://xkcd.com/552/> avec l'aimable autorisation de l'auteur.

Licence 





---

# Table des matières

<b>Introduction générale</b>	<b>1</b>
1 La pêche et ses effets sur les écosystèmes des plateaux côtiers continentaux . . . . .	2
2 Gestion des pêches: état et directions futures . . . . .	3
2.1 Gestion par stock: échecs et réussites . . . . .	3
2.2 Vers une approche écosystémique des pêches (AEP) . . . . .	4
2.3 Mesures proposées pour une AEP . . . . .	5
2.4 Cadres du développement d'une AEP et points critiques . . . . .	6
2.5 Approche envisagée . . . . .	9
3 Zones d'étude . . . . .	11
3.1 Mer Celtique . . . . .	11
3.2 Mer du Nord . . . . .	12
4 Plan de la thèse . . . . .	12
<b>1 Caractérisation des traits fonctionnels</b>	<b>15</b>
1.1 Introduction . . . . .	16
1.1.1 Les mécanismes de la prédation . . . . .	17
1.1.2 Qu'est-ce que l' <i>écomorphologie</i> ? . . . . .	18
1.1.3 Traits fonctionnels et prédation . . . . .	19
1.1.3.1 Traits caractéristiques et leur rôle fonctionnel . . . . .	19
1.1.3.2 Caractéristiques de prédateurs types . . . . .	22
1.2 Matériel et méthodes . . . . .	27
1.2.1 Matériel biologique . . . . .	27
1.2.1.1 Espèces retenues . . . . .	27
1.2.1.2 Échantillonnage . . . . .	27
1.2.2 Mesures et estimation des traits fonctionnels . . . . .	28
1.2.2.1 Erreurs de mesures . . . . .	32
1.2.3 Caractérisation des traits . . . . .	33
1.2.3.1 Classification des traits fonctionnels . . . . .	33

1.2.3.2	Que discriminent les traits fonctionnels ? . . . . .	35
1.3	Résultats . . . . .	38
1.3.1	Erreurs de mesures . . . . .	38
1.3.2	Caractérisation des traits . . . . .	41
1.3.2.1	Classification des traits relatifs . . . . .	41
1.3.2.2	Analyses multivariées . . . . .	44
1.4	Discussion . . . . .	55
1.4.1	Erreurs de mesure . . . . .	55
1.4.2	Caractérisation des traits fonctionnels . . . . .	56
1.4.2.1	Classification des traits fonctionnels . . . . .	56
1.4.2.2	Que discriminent-ils ? . . . . .	58
<b>2</b>	<b>Groupes de prédation en mer Celtique</b>	<b>63</b>
2.1	Introduction . . . . .	64
2.2	Article . . . . .	65
	INTRODUCTION . . . . .	66
	MATERIALS AND METHODS . . . . .	67
	BIOLOGICAL MATERIAL . . . . .	67
	FUNCTIONAL TRAIT MEASUREMENTS . . . . .	68
	IDENTIFICATION OF FUNCTIONAL GROUPS . . . . .	70
	SPECIES AND SIZE-BASED PREDICTIONS . . . . .	72
	RELATIONSHIPS BETWEEN FUNCTIONAL GROUPS AND DIET . . . . .	72
	RESULTS . . . . .	74
	IDENTIFICATION AND CHARACTERISATION OF FUNCTIONAL GROUPS . . . . .	74
	PREDATION FUNCTION VERSUS DIET . . . . .	78
	DISCUSSION . . . . .	83
	References . . . . .	85
	APPENDIX A . . . . .	90
2.3	Conclusions . . . . .	96
<b>3</b>	<b>Effets de la pêche sur les fonctions trophiques en mer Celtique</b>	<b>97</b>
3.1	Introduction . . . . .	98
3.2	Matériel et méthodes . . . . .	101
3.2.1	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche . . . . .	101
3.2.1.1	Biomasse par espèce . . . . .	101
3.2.1.2	Débarquements par espèce . . . . .	102
3.2.1.3	Rejets par espèce . . . . .	103
3.2.1.4	Proportions capturées par espèce . . . . .	104

---

3.2.1.5	Proportions capturées par groupe fonctionnel . . . . .	105
3.2.2	Séries temporelles de biomasse . . . . .	106
3.2.2.1	Séries temporelles pour EVHOE . . . . .	107
3.2.2.2	Séries temporelles pour WCGFS . . . . .	107
3.2.2.3	Groupes de proies . . . . .	109
3.2.3	Pêche et dynamiques temporelles . . . . .	110
3.2.3.1	Comparaisons de dynamiques temporelles . . . . .	110
3.2.3.2	Effets indirects: la prédation . . . . .	110
3.2.3.3	Phénomènes de compensation intra-groupe . . . . .	111
3.3	Résultats . . . . .	112
3.3.1	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche . . . . .	112
3.3.2	Définition des groupes de proies . . . . .	115
3.3.3	Effets de la pêche sur les dynamiques temporelles . . . . .	120
3.3.3.1	Comparaison de dynamiques temporelles . . . . .	120
3.3.3.2	Effets indirects: la prédation . . . . .	124
3.3.3.3	Phénomènes de compensation intra-groupe . . . . .	125
3.4	Discussion . . . . .	127
<b>4</b>	<b>Effet de la pêche sur les fonctions trophiques en mer du Nord</b>	<b>131</b>
4.1	Introduction . . . . .	132
4.2	Matériel et méthodes . . . . .	132
4.2.1	Matériel biologique . . . . .	132
4.2.2	Définition des groupes fonctionnels . . . . .	133
4.2.3	Relations classification–régime alimentaire . . . . .	135
4.2.4	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche . . . . .	136
4.2.4.1	Estimation des biomasses par espèce . . . . .	136
4.2.4.2	Estimation des débarquements par espèce . . . . .	137
4.2.4.3	Estimation des rejets par espèce . . . . .	138
4.2.5	Séries temporelles de biomasse . . . . .	140
4.3	Résultats . . . . .	140
4.3.1	Définition des groupes fonctionnels . . . . .	140
4.3.1.1	Identification et caractérisation des groupes de pré- dation . . . . .	140
4.3.1.2	Relations fonction de prédation–régime alimentaire	148
4.3.2	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche . . . . .	150
4.3.3	Définition des groupes de proies . . . . .	154
4.3.4	Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels . . . . .	157
4.3.4.1	Comparaisons des dynamiques temporelles . . . . .	157

4.3.4.2	Effets indirects au travers de la prédation . . . . .	158
4.3.4.3	Compensation intra-groupe . . . . .	159
4.4	Discussion . . . . .	161
4.4.1	Définition de groupes fonctionnels . . . . .	161
4.4.2	Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels . . . . .	163
<b>Synthèse et conclusions</b>		<b>167</b>
1	Comparaison mer Celtique – mer du Nord . . . . .	168
2	Apports de l'écomorphologie à l'étude des effets de la pêche sur le fonctionnement des écosystèmes . . . . .	173
2.1	Pertinence de l'écomorphologie pour décrire les fonctions tro- phiques . . . . .	173
2.2	Réflexion sur les indicateurs . . . . .	174
2.2.1	Un cadre pour évaluer la capacité d'indicateurs exis- tants à détecter les impacts de la pêche ? . . . . .	174
2.2.2	Vers des indicateurs fonctionnels ? . . . . .	176
3	Conclusions et perspectives . . . . .	177
<b>Bibliographie</b>		<b>181</b>
<b>Annexes</b>		<b>193</b>
	Annexe I: Espèces échantillonnées . . . . .	194
	Annexe II: Ajustements non linéaires . . . . .	196
	Annexe III: Ajustements linéaires . . . . .	202
	Annexe IV: Représentation graphique des ajustements . . . . .	208



---

# Introduction générale

## Sommaire

---

<b>1</b>	<b>La pêche et ses effets sur les écosystèmes des plateaux côtiers continentaux . . . . .</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Gestion des pêches: état et directions futures . . . . .</b>	<b>3</b>
2.1	Gestion par stock: échecs et réussites . . . . .	3
2.2	Vers une approche écosystémique des pêches (AEP) . .	4
2.3	Mesures proposées pour une AEP . . . . .	5
2.4	Cadres du développement d'une AEP et points critiques	6
2.5	Approche envisagée . . . . .	9
<b>3</b>	<b>Zones d'étude . . . . .</b>	<b>11</b>
3.1	Mer Celtique . . . . .	11
3.2	Mer du Nord . . . . .	12
<b>4</b>	<b>Plan de la thèse . . . . .</b>	<b>12</b>

---

Les écosystèmes marins jouent un rôle important pour les sociétés humaines au travers des biens et services qu'ils leur fournissent, parmi lesquels se comptent nourriture, emploi, tourisme, transport, activités récréatives (FAO Fishery Resources Division, 2003; Garcia, 2000; Garcia *et al.*, 2000). Les produits d'origine aquatique représentent notamment 15 % des apports en protéines animales pour la consommation humaine au niveau mondial (Tacon *et al.*, 2006; FAO, 2004). Cette contribution à l'alimentation est particulièrement marquée dans les pays en voie de développement (18 % en Afrique et près de 23 % en Asie en 2004, Tacon *et al.*, 2006) mais reste significative dans les pays développés (*e.g.* 10 % en Europe). En 2002, la pêche fournissait de l'emploi à près de 30 millions de personnes dans le monde (FAO, 2004). La population mondiale augmentant de façon régulière et la quantité de produits d'origine aquatique consommés par personne étant relativement stable, la production halieutique (aquaculture comprise) n'a cessé de croître depuis les années 70.

## 1 La pêche et ses effets sur les écosystèmes des plateaux côtiers continentaux

D'après la FAO, la production pour la consommation humaine, d'origine aquatique, provient à près de 75 % de la pêche (plus de 80 % en excluant la chine), dont une part importante est imputable aux pêcheries marines. Si la production de l'aquaculture n'a cessé d'augmenter au cours des dernières décennies, la production par la pêche semble avoir marqué un plateau au cours des dernières années, et l'aquaculture elle-même dépend en grande partie des apports en protéines et lipides par la pêche (Tacon *et al.*, 2006).

Les captures ne sont pas réparties de façon homogène entre les zones géographiques comme le montrent Pauly & Christensen (1995) : 35 % des captures mondiales se concentrent sur les plateaux continentaux non tropicaux, qui ne représentent que 5 % de la surface totale des mers et océans. Il en résulterait un besoin de plus de 35 % de la production primaire, dans ces zones, pour soutenir l'activité de pêche, contre une moyenne mondiale de 8 %. Un tel niveau d'exploitation est susceptible, d'après Beddington (1995), d'entraîner des modifications profondes de la structure des écosystèmes avec des coûts potentiellement élevés pour la société.

Les effets de la pêche sur la structure et la dynamique des écosystèmes peuvent avoir diverses causes. Les prélèvements de biomasse peuvent bien évidemment affecter la structure d'un écosystème s'ils ne sont pas compensés par une production

nouvelle. Ces prélèvements se déclinent en deux catégories : la biomasse débarquée et la biomasse rejetée en mer car peu valorisable. La mortalité induite par ces prélèvements peut également avoir des impacts indirects sur les écosystèmes au travers d'effets sur les relations trophiques. Elle peut notamment agir par (i) un relâchement de la pression de prédation lorsque la pêche cible préférentiellement les grands piscivores en raison de leur valeur marchande plus élevée (Scheffer *et al.*, 2005; Daan *et al.*, 2005; Blanchard *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002; Rice & Gislason, 1996); ce relâchement de la prédation peut aller jusqu'à la disparition de prédateurs supérieurs, (ii) un relâchement de la compétition entre prédateurs, (iii) des effets négatifs sur les biomasses de proies d'espèces exploitées et (iv) par les rejets (mortalité avec remise à disposition de la biomasse pour d'autres compartiments de l'écosystème) (Votier *et al.*, 2008; Catchpole *et al.*, 2007; Garthe *et al.*, 1996). La pêche peut également affecter indirectement les stocks exploités au travers de dégradations d'habitat, qui peuvent affecter soit les espèces exploitées soit leurs proies. Ce type d'impact se rencontre notamment avec l'utilisation de chaluts de fond à panneaux ou à perches, dont l'action physique sur le fond peut détruire la faune benthique (Greenstreet *et al.*, 2007; Jennings *et al.*, 2001; Piet *et al.*, 2000). Les pressions exercées par les activités de pêche sur les écosystèmes peuvent de plus interagir avec d'autres perturbations anthropiques ou naturelles. Les travaux de Kirby *et al.* (2009), par exemple, suggèrent que la surexploitation de la morue de mer du Nord, en interaction avec une augmentation de la température, a pu modifier de façon profonde la structure de l'écosystème depuis le début des années 80. La pêche peut interagir avec d'autres types de perturbations à une échelle de temps plus longue également : en produisant un appauvrissement génétique des populations (effet dit de *bottle-neck*), elle peut compromettre la capacité de celles-ci à s'adapter à de nouvelles conditions, notamment climatiques.

La diversité des effets de la pêche sur le fonctionnement des écosystèmes marins et les preuves nombreuses d'impacts tangibles sur les communautés (*e.g.* Jennings & Kaiser, 1998; Pauly *et al.*, 1998) font de la gestion des activités de pêche un enjeu complexe et d'une grande importance.

## 2 Gestion des pêches : état et directions futures

### 2.1 Gestion par stock : échecs et réussites

Actuellement, les activités de pêche sont majoritairement gérées par stocks correspondant à des populations d'espèces exploitées. La méthode la plus couramment utilisée pour estimer l'état d'un stock et les niveaux de prélèvement qu'il

peut supporter est l'analyse de population virtuelle (VPA pour *virtual population analysis*). Des simulations sont utilisées pour prédire la biomasse de reproducteurs et les mortalités par pêche pour l'année suivante, d'après les biomasses, mortalités et recrutements des années passées, et évaluer comment ajuster la mortalité par pêche en les comparant à des points de référence. Ces avis sont ensuite transcrits en mesures de gestion (maintien, baisse des captures, fermeture, etc.).

Cette approche de gestion a donné de bons résultats dans près de 77 % des cas en Atlantique Nord-Est entre 1988 et 2001. Outre les 23 % d'échecs à proposer des mesures de gestion adaptées, elle présente un certain nombre de limitations (revues par Frid *et al.*, 2005). De nombreuses espèces exploitées ne sont pas évaluées, souvent en raison de manque de données et l'état de ces stocks reste par conséquent inconnu. Une connaissance de l'état des stocks exploités ne fournit par ailleurs aucune indication sur l'état des populations inexploitées et *a fortiori* sur l'état général de l'écosystème. L'absence de prise en compte des interactions trophiques existant dans les communautés de poissons a été à l'origine de certains échecs de gestion : Frid *et al.* (2005) donnent l'exemple de mauvais recrutements de capelan en mer de Barents et de Norvège, qui ont eu des effets néfastes, à la fin des années 80, notamment sur le stock de morue, en l'absence de biomasses suffisantes d'autres espèces fourrages.

## 2.2 Vers une approche écosystémique des pêches (AEP)

En plus des échecs de l'approche de gestion traditionnelle, dans certains cas, à assurer une soutenabilité des ressources à moyen ou court terme, les préoccupations ont changé au cours des dernières décennies. Face à la forte croissance démographique de la population humaine et les besoins croissants qu'elle suppose aussi bien en terme de nourriture qu'en ce qui concerne l'énergie et les matières premières nécessaires au maintien d'un certain niveau de vie ou bien d'espace (*e.g.* aménagements côtiers), le *développement durable* apparaît de plus en plus comme une nécessité. Celui-ci se définit par une maîtrise des activités humaines de façon à subvenir aux besoins actuels tout en assurant aux générations futures de pouvoir utiliser ces ressources de façon à subvenir à leur tour à leurs besoins (Garcia, 2000). La diversité des biens et services que fournissent les écosystèmes en font un problème multidimensionnel qui nécessite une approche concertée entre des domaines d'activités dont les intérêts sont parfois antagonistes.

Les ressources naturelles ne constituent pas des stocks qui se renouvellent de façon constante. La production d'une population exploitée est le fruit d'interactions complexes entre l'espèce et son environnement. Aux interactions que l'on

pourra qualifier de “naturelles” peuvent venir s’ajouter la pression d’exploitation et d’autres stress d’origine anthropique. Il est largement admis que la conservation de la biodiversité constitue un enjeu majeur de l’exploitation durable des ressources biologiques. Il est notamment reconnu que la diversité spécifique joue un rôle dans la résilience (capacité à rétablir ses caractéristiques après perturbation) des écosystèmes (Auster & Link, 2009; Larsen *et al.*, 2005; Kareiva, 2004; Frost *et al.*, 1995; Walker, 1992) et que la diversité génétique d’une population est un aspect important de ses capacités futures à s’adapter à des changements de ses conditions de vie (Garcia, 2000).

Une grande partie des stocks marins étant actuellement soit pleinement exploités soit surexploités (Tacon *et al.*, 2006; FAO, 2004), une approche plus intégrée de la gestion des ressources marines paraît indispensable au maintien à long terme des biens et services fournis par ceux-ci.

### 2.3 Mesures proposées pour une AEP

Parmi les approches testées au cours des deux dernières décennies, certaines peuvent être considérées comme s’inscrivant dans le cadre d’une approche écosystémique (Frid *et al.*, 2005). Les analyses de populations virtuelles multi-spécifiques (MSVPA) sont des modèles dont les équations qui décrivent les processus internes aux stocks sont similaires à celles des VPA, auxquelles viennent s’ajouter des équations décrivant les processus de prédation entre stocks. Il a été montré que les prédictions à long terme de mortalité par pêche et biomasse produites par cette méthode étaient différentes de celles basées sur des modèles mono-spécifiques (ICES, 2002). En dépit d’une bonne robustesse aux variations des estimations de paramètres, les MSVPA sont gourmandes en données (capture par classe d’âge) et ne peuvent être appliquées pour une communauté dans son ensemble. D’autres approches ont été testées pour répondre à des problèmes de dépendance écologique pour un ensemble limité d’espèces. C’est par exemple le cas de fermetures de la pêche industrielle de lançons à l’Est de l’Ecosse lorsque le succès reproducteur d’oiseaux qui s’en nourrissent tombe sous une certaine limite; ou encore l’augmentation de biomasse limite de reproducteurs comme point de référence pour la production d’avis scientifiques concernant la gestion du stock de capelan en mer de Barents et de Norvège, partant du fait qu’il s’agit d’une espèce fourrage pour d’autres stocks exploités.

Néanmoins, ces approches demeurent restreintes à une fraction des communautés de poissons et appliquées à des systèmes simples et bien connus; elles ne peuvent être généralisées à un système plus large. Il y a donc un besoin de déve-

opper un cadre rigoureux permettant la production d’avis scientifique pour une AEP, qui tienne compte de l’état du système dans son ensemble.

## 2.4 Cadres du développement d’une AEP et points critiques

Produire des avis transposable en mesures de gestion pour une approche écosystémique des pêches suppose d’évaluer les conséquences d’actions sur l’environnement. Frid *et al.* (2005) proposent pour cela de se placer dans un cadre déjà développé pour la gestion d’autres types d’écosystèmes, l’*“Ecosystem Impact Assessment” framework* (cadre d’évaluation d’impact sur l’écosystème). Celui-ci se décline en six étapes : (i) estimer l’état de l’environnement et de la ressource, (ii) décrire les conséquences des activités de pêche en incluant les effets directs et indirects, (iii) identifier les “effets significatifs”, (iv) sélectionner et évaluer les mesures de relâchement de la pression, (v) choisir des mesures de gestion appropriées et (vi) surveiller et réexaminer (évaluer les effets des mesures de gestion). Si le choix des mesures revient aux décisionnaires (point v), les scientifiques ont un rôle à jouer au niveau des points i-iv et également vi. Dans la mesure où les scientifiques ne sont pas les seuls impliqués dans la gestion des ressources marines et ne sont en particulier pas directement impliqués dans la prise de décision de mesures de gestion, il est nécessaire de posséder des outils capables de synthétiser l’information sur l’état ou ses variations dans un sens favorable ou défavorable, afin de donner aux décisionnaires les moyens de choisir des mesures de gestion adaptées et évaluer leur pertinence *a posteriori*. Ces mesures ayant généralement un coût pour la société et un impact sur les activités liées à l’environnement marin, ces outils doivent également permettre de communiquer sur la nécessité et les résultats de mesures de gestion pour une audience plus large. Des indicateurs pour évaluer l’impact de la pêche sur les écosystèmes peuvent répondre à cette problématique en aidant aux prises de décisions en matière de gestion (ils permettent de faire le lien entre les point i-iv et v) et à l’évaluation des résultats de celles-ci (point vi) (Rice & Rochet, 2005; Rochet & Trenkel, 2003; Garcia *et al.*, 2000). De bons indicateurs de communauté semblent indispensables pour implémenter une AEP mais restent peu développés et mal connus (Fulton *et al.*, 2005; Rochet & Trenkel, 2003).

Les indicateurs doivent remplir un certain nombre de conditions pour pouvoir servir à l’implémentation d’une AEP. Parmi les qualités requises (Rice & Rochet, 2005; Jennings, 2005) doivent figurer (i) l’existence de bases théoriques qui lient l’indicateur aux caractéristiques de l’écosystème et aux impacts qu’il doit refléter,

(*ii*) sa mesurabilité (il doit pouvoir être estimé en routine avec un coût raisonnable) et la disponibilité de données historiques permettant la reconstruction de séries longues, (*iii*) sa sensibilité effective aux changements dans les caractéristiques qu'il doit mesurer, (*iv*) sa réactivité aux changements, pour pouvoir évaluer rapidement les effets de mesures de gestion et (*v*) sa spécificité : il doit être lié aux propriétés qu'il mesure sans ambiguïté. L'identification de bons indicateurs pour une AEP constitue donc une tâche complexe.

Divers types d'indicateurs ont été proposés pour essayer de répondre à ces besoins. Certains sont basés sur la taxonomie comme par exemple les indices de diversité spécifique. Greenstreet & Rogers (2006) ont montré que de tels indices (richesse spécifique, richesse spécifique de Margaleff, équitabilité de Pielou et indices de diversité de Hill) pouvaient détecter des changements dans la communauté de poissons de mer du Nord, liés à la pression de pêche. La façon dont la pêche agit sur la diversité spécifique reste cependant mal comprise. Les mécanismes sous-jacents restent à identifier (Greenstreet, 2008; Greenstreet & Rogers, 2006). Cette difficulté à comprendre les mécanismes peut résulter en partie de l'importante variation de taille que peut présenter un même individu au cours de l'ontogenèse. La masse corporelle des poissons peut en effet couvrir jusqu'à cinq ordres de grandeur au cours de leur vie (Cushing, 1975). Or de nombreux traits morphologiques sont corrélés à la taille, dont certains sont directement impliqués dans les fonctions que remplit un individu. Il est communément accepté que la taille joue un rôle important dans les relations trophiques (*e.g.* Woodward *et al.*, 2005; De Roos *et al.*, 2003; Jennings *et al.*, 2002). Comme les engins de pêche présentent une sélectivité liée à la taille, de nombreux indicateurs basés sur les structures en taille (longueur, biomasse) des communautés ont été proposés dans le but de détecter les effets de la pêche sur le fonctionnement des communautés de poissons. Des indicateurs de communauté simples, basés sur la taille, ont été proposés, comme la biomasse ou l'abondance totale et moyenne (Rochet *et al.*, 2005; Trenkel & Rochet, 2003; Rochet & Trenkel, 2003). Les caractéristiques des spectres de tailles ont également fait l'objet de beaucoup d'attention (*e.g.* Daan *et al.*, 2005; Blanchard *et al.*, 2005; Benoît & Rochet, 2004; Duplisea *et al.*, 1997; Duplisea & Kerr, 1995; Rice & Gislason, 1996) : les plus gros individus sont moins abondants que les plus petits, ce qui se traduit par une relation linéaire décroissante des biomasses en fonction du logarithme de la taille. La pêche, qui cible préférentiellement les plus gros individus, est supposée produire une baisse des biomasses des plus gros poissons, entraînant un relâchement de la pression de prédation sur les plus petits poissons et une augmentation de la biomasse de ces derniers. Les effets de la pêche sur une communauté devraient donc être révélés par une pente plus raide (pente négative qui diminue)



du spectre de taille dans sa partie linéaire. La complexité des relations trophiques et leur sensibilité à d'autres processus brouillent cependant la capacité de ces indicateurs à détecter des effets de la pêche (Rochet *et al.*, 2005; Shin *et al.*, 2005; Stoberrup *et al.*, 2005). Par exemple, la pente du spectre de taille où la longueur moyenne dans la communauté, toutes deux supposées baisser sous l'influence de la pêche, peuvent également baisser sous l'influence de forts recrutements, même en cas de relâchement de la pression de pêche. Rochet *et al.* (2005) ont proposé une méthode basée sur des combinaisons d'indicateurs pour affiner l'identification des causes de tendances d'indicateurs. Pour certains indicateurs tels que la pente du spectre de taille, la prédictibilité des effets de la pêche demeure malgré tout faible. De surcroît, la relation entre changement de structure en taille et changement dans les fonctions de l'écosystème n'est pas résolue. Les approches tenant compte à la fois de la taille et de la taxonomie semblent prometteuses pour aborder ce type problématique (*e.g.* Garrison & Link, 2000b,a).

Plus récemment, des indicateurs basés sur les fonction écologiques, c'est à dire le rôle que jouent les individus dans le fonctionnement de l'écosystème, ont été proposés pour évaluer l'état des écosystèmes et l'impact de perturbations sur leur fonctionnement. Plusieurs auteurs ont proposé des indicateurs de diversité fonctionnelle (*e.g.* richesse, régularité et divergence fonctionnelles, Villéger *et al.*, 2008; Mouillot *et al.*, 2006, 2005; Mason *et al.*, 2005), basés sur des caractéristiques morphologiques impliquées dans des fonctions d'intérêt (*i.e.* traits fonctionnels). Ces indicateurs doivent mieux rendre compte des processus qui gouvernent la structure et la dynamique d'un écosystème que des indicateurs basés sur la taille ou l'espèce (dont ils permettent de s'affranchir, Mouillot *et al.*, 2006) puisqu'ils décrivent les distributions des fonctions qui y contribuent. Ils peuvent permettre de mieux appréhender les mécanismes de l'effet d'une perturbation sur l'écosystème. Dans le cadre de l'étude des impacts de la pêche sur le fonctionnement des communautés de poissons marins, des indicateurs de ce type n'ont pas encore été développés.

Dans le cadre du développement d'une approche écosystémique des pêches, les scientifiques sont face à des questions qui constituent des points critiques et notamment :

*question 1* : comment la pêche affecte-t-elle (effets directs et indirects) les fonctions dans la communauté (*i.e.* effets de la pêche sur les processus qui gouvernent la dynamique et la structure des écosystèmes, *cf.* notamment FAO Fishery Resources Division, 2003; Garcia *et al.*, 2000) ? Cette question est cruciale pour comprendre comment la communauté sera affectée et ses capacités à récupérer après une perturbation.



*question 2* : quels indicateurs permettent de rendre compte de l'état des écosystèmes ou communautés et des effets de la pression de pêche sur les fonctions dans l'écosystème ?

Dans cette thèse, nous allons proposer une méthode visant à évaluer les effets de la pêche sur les fonctions trophiques de communautés de poissons (question 1). Dans une approche écomorphologique, les relations entre fonctions écologiques et caractéristiques morphologiques (alors appelées alors traits fonctionnels) peuvent être utilisées pour décrire les fonctions d'individus d'après leur morphologie. Nous allons montrer comment une approche écomorphologique peut aider à la définition de groupes fonctionnels en tenant compte à la fois des effets de la taille et de la taxonomie sur les fonctions trophiques, dans des communautés de poissons démersaux riches du point de vue de la taxonomie et des gammes de tailles. Des séries de biomasses de ces groupes fonctionnels seront ensuite utilisées pour explorer les effets directs et indirects de la pêche sur la structure fonctionnelle de deux communautés de poissons démersaux.

Si le but de ce travail n'est pas de proposer des indicateurs, nous discuterons toutefois quelques implications des structures en taille et espèce des groupes fonctionnels et des effets éventuels de la pêche sur ceux-ci, pour évaluer la capacité d'indicateurs existants à détecter les effets de la pêche sur la structure de communautés de poissons. Il sera discuté dans quelle mesure l'approche développée peut servir de cadre à l'identification d'indicateurs utiles pour une AEP (question 2) et quelles sont les améliorations qui pourraient être apportées à la méthode pour répondre à cette problématique.

## 2.5 Approche envisagée

L'utilisation de classifications en groupes fonctionnels (Mouillot *et al.*, 2006; Dumay *et al.*, 2004) ou en guildes trophiques (Auster & Link, 2009; Garrison & Link, 2000b) semble une piste prometteuse pour explorer les effets de perturbations sur le fonctionnement de communautés de poissons.

Comme évoqué précédemment, la taille ou l'espèce seule ne permettent pas de rendre compte finement des fonctions d'un poisson dans la communauté. L'approche envisagée dans cette thèse consiste à définir des groupes fonctionnels basés sur la taille *et* l'espèce des individus (*i.e.* identifier des classes de taille d'espèces, qui présentent des fonctions similaires). Définir des groupes fonctionnels exige une bonne connaissance de la biologie et l'écologie des individus classifiés (Mouillot *et al.*, 2006). Or à l'exception de quelques espèces commerciales, les changements de fonctions trophiques au cours de l'ontogenèse sont très peu décrits dans les com-

munautés de poissons marins. Il a donc été choisi de recourir à une méthode basée sur les relations entre traits morphologiques et fonctions pour identifier les individus présentant des fonctions potentiellement similaires. Une telle approche permet de s'affranchir d'une connaissance *a priori* des fonctions à différentes tailles pour chaque espèce. Les interactions trophiques sont liées à différents types de fonctions et processus, comme l'utilisation de l'espace, les modes de captures ou les capacités digestives. Les fonctions trophiques sont donc décrites en tenant compte de ces différentes caractéristiques. Dans un tel contexte, la notion de groupe fonctionnel, plus adaptée que celle de guildes (Blondel, 2003), a été adoptée.

En postulant un lien entre magnitude d'un processus et biomasse des individus qui y contribuent, la structure fonctionnelle d'une communauté peut-être décrite au cours du temps en reconstruisant les séries chronologiques de biomasse de groupes fonctionnels. L'exposition de ces groupes fonctionnels et donc des fonctions dont ils sont porteurs peut être caractérisée à l'aide de leur biomasse et des captures des espèces les composant. La comparaison des dynamiques temporelles des groupes fonctionnels, en relation avec des hypothèses sur les réponses des groupes à différents types de perturbations, doit permettre d'évaluer si l'exposition à la pêche a effectivement une influence sur les dynamiques (première étape – effets directs – pour la question 1). Les relations trophiques peuvent être caractérisées en testant *(i)* l'existence de cascades trophiques (effets des abondances de prédateurs sur celles des proies), grâce à l'identification conjointe de groupes de prédateurs et de groupes de proies potentiels (Frank *et al.*, 2006; Heath, 2005b). *(ii)* l'existence de phénomènes de compensation écologique (liés à la compétition) au sein des groupes fonctionnels (Auster & Link, 2009; Rosenfeld, 2002; Frost *et al.*, 1995). Ceux-ci doivent permettre de caractériser d'éventuels effets indirects (question 1).

Les bénéfices attendus d'une telle approche sont :

- l'identification des fonctions les plus exposées dans des communautés de poissons soumises à des pressions de pêche (question 1).
- une aide à la compréhension et la prévision des réponses d'indicateurs de communautés à des modifications de fonctions écologiques sous l'influence de la pêche. Les compositions en taille des groupes fonctionnels ainsi que les relations trophiques et les expositions à la pêche mises en évidence peuvent notamment aider à mettre en lumière les effets potentiels de la pêche sur la structure en taille de la communauté (question 2).

## 3 Zones d'étude

Les communautés de poissons démersaux de deux zones distinctes, la mer Celtique et la mer du Nord, ont été choisies en raison de la disponibilité de données de campagnes scientifiques de chalutage de fond sur des périodes ininterrompues suffisamment longues et la possibilité de mener des échantillonnages supplémentaires. Les analyses ont été faites pour les deux zones en raison de différences marquées de leur historique d'exploitation et des structures des communautés qui les caractérisent.

### 3.1 Mer Celtique

La mer Celtique, située dans l'Atlantique nord-est, est bordée au sud par le golfe de Gascogne, à l'est par la Manche et le sud de la Grande-Bretagne et au nord par le sud de l'Irlande, et s'étend sur des latitudes de 47°N à 52°N. Cette mer épicontinentale d'une surface d'environ 154 000 km<sup>-2</sup> est ouverte à l'ouest sur l'océan Atlantique qui exerce une forte influence sur son hydrologie. Les températures moyennes de la zone 0-30m y oscillent entre 11 et 14°C et la salinité y est d'environ 35‰. L'écosystème très productif (Heath, 2005b) y soutient une intense activité de pêche. Contrairement à la plupart des plateaux continentaux de l'Atlantique nord-est, la mer Celtique ne soutient de fort niveaux d'exploitation que depuis 25 ans. Pinnegar *et al.* (2002) ont montré que hormis un pic au milieu des années 70, les débarquements en provenance de cette zone étaient restés à des bas niveaux (environ 100 000 t) jusqu'à la seconde moitié des années 80. Il ont depuis augmenté jusqu'à s'établir à la fin des années 90 autour de 300 000 t. Cette intensification récente des activités de pêche a pu avoir des effets significatifs sur la structure de l'écosystème, comme l'ont montré Pinnegar *et al.* (2002) et Heath (2005b). Bien que l'exploitation intensive soit récente dans cette zone, Pinnegar *et al.* (2002) ont montré que le niveau trophique moyen avait baissé entre 1985 et 1995 en raison d'une abondance moindre de grands prédateurs, laquelle s'est traduite par un relâchement de la pression de prédation sur les plus bas niveaux trophiques et une augmentation de biomasse de ces derniers. Ces modifications semblent pouvoir être attribuées aux modifications de la pression de pêche, d'après Blanchard *et al.* (2005).

### 3.2 Mer du Nord

La mer du Nord, dans la zone Atlantique nord-est, s'étend d'environ 52° à 62° Nord et couvre environ 570 000 km<sup>2</sup>. C'est une mer épicontinentale peu profonde (90 m en moyenne), bordée à l'ouest par les îles britanniques et à l'est par la France, la Belgique, les Pays-bas, l'Allemagne et les pays scandinaves. Elle est ouverte au Nord sur l'océan Atlantique, et dans une moindre mesure au sud via la Manche. Cette mer est fortement influencée, dans les zones côtières, par les apports fluviaux et au nord par des échanges avec l'océan Atlantique. La salinité s'y échelonne de 29‰ à 35‰ selon un gradient du sud-est vers le nord-ouest (Mackinson & Daskalov, 2007). La température moyenne dans la zone 0-30m oscillant entre 9 et 11°C en fait une zone sensiblement plus froide que la mer Celtique (Heath, 2005b). L'écosystème de mer du Nord est considéré comme très productif et soutient une forte production halieutique (environ deux millions de tonnes par an, Mackinson & Daskalov, 2007). Cette production a cependant décliné depuis les années 70 où elle a enregistré un pic de presque quatre millions de tonnes. La majorité des stocks exploités en mer du Nord le sont actuellement pleinement ou sont surexploités (Tacon *et al.*, 2006) et de nombreux auteurs ont montré que de tels niveaux d'exploitation pouvaient avoir eu des effets profonds sur la structure de l'écosystème (*e.g.* Greenstreet, 2008; Greenstreet & Rogers, 2006; Daan *et al.*, 2005; Heath, 2005b). Les stocks d'une grande partie des grands prédateurs de mer du Nord sont épuisés en raison d'une surexploitation (ICES, 2008c). Il a été montré que la pêche avait eu une influence importante sur la structure en taille de la communauté de poisson (Daan *et al.*, 2005; Gislason & Rice, 1998; Rice & Gislason, 1996) et avait provoqué une baisse de la diversité spécifique (Greenstreet & Rogers, 2006; Jennings *et al.*, 1999). D'autre part, l'augmentation de la pression de pêche semble être à l'origine de la consommation par les poissons d'une moindre proportion de la production brute (Heath, 2005a).

## 4 Plan de la thèse

Le premier chapitre est une étude préliminaire visant à évaluer si une approche basée sur des traits morphologiques en lien avec une fonction (*i.e.* traits fonctionnels) est adaptée pour définir des groupes fonctionnels gouvernés à la fois par la taille et l'espèce. Des traits fonctionnels sont caractérisés du point de vue de leur dépendance à la taille et à la taxonomie. Les capacités de plusieurs traits fonctionnels à discriminer les tailles et les espèces sont également explorées.

Dans le second chapitre, une méthode est développée pour définir des groupes

fonctionnels de prédation – dépendant de la taille et de l'espèce des individus – à partir de traits fonctionnels présentant un bon compromis entre leur capacité à décrire des fonctions particulières et leur mesurabilité. Cette méthode est appliquée à la communauté de poissons démersaux de mer Celtique. La qualité de la classification est testée en évaluant la capacité de la classification à prédire le régime alimentaire, et en la comparant à la capacité de groupes de taille.

Dans le troisième chapitre, des séries chronologiques de biomasse des groupes fonctionnels sont construites. Les réponses directes et indirectes (au travers de relations trophiques) à la pression de pêche sont ensuite explorées (*i*) en reliant les similitudes de dynamiques de groupes fonctionnels à des effets de perturbations, dont la pêche, (*ii*) en caractérisant les relations entre biomasse de proie et biomasse de prédateur pour évaluer les possibles effets indirects au travers de la prédation et (*iii*) en cherchant des phénomènes de compensation écologique pour évaluer la résilience et/ou résistance des groupes fonctionnels aux perturbations.

Le quatrième chapitre est une application à la communauté de poissons démersaux de mer du Nord des méthodes développées dans les deux précédents chapitres.

Enfin, les similitudes et différences entre les deux communautés de structure fonctionnelle et des effets de la pêche, ainsi que la pertinence de l'approche pour répondre à des questions soulevées par le développement d'une AEP sont discutées.



---

---

# CHAPITRE 1

---

## Caractérisation des traits fonctionnels

### Sommaire

---

<b>1.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>16</b>
1.1.1	Les mécanismes de la prédation	17
1.1.2	Qu'est-ce que l' <i>écomorphologie</i> ?	18
1.1.3	Traits fonctionnels et prédation	19
<b>1.2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>27</b>
1.2.1	Matériel biologique	27
1.2.2	Mesures et estimation des traits fonctionnels	28
1.2.3	Caractérisation des traits	33
<b>1.3</b>	<b>Résultats</b>	<b>38</b>
1.3.1	Erreurs de mesures	38
1.3.2	Caractérisation des traits	41
<b>1.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>55</b>
1.4.1	Erreurs de mesure	55
1.4.2	Caractérisation des traits fonctionnels	56

---

## 1.1 Introduction

L’objet de ce chapitre est de poser les jalons de la méthode utilisée pour définir les groupes fonctionnels destinés à l’étude des variations des fonctions trophiques au sein des réseaux trophiques marins.

Le choix a été fait de focaliser cette étude sur les fonctions de prédation, dont les régimes alimentaires constituent l’une des manifestations les plus évidentes. En dépit de cette restriction de l’étude à une dimension assez largement étudiée des fonctions écologiques chez les poissons, les connaissances en la matière restent restreintes en ce qui concerne les communautés démersales de l’Atlantique Nord. En fait, à l’exception de quelques espèces commerciales très étudiées (*e.g.* le merlu : Bozzano *et al.*, 2005; Guichet, 1995), les régimes alimentaires de la plupart des espèces – et donc *a fortiori* leur rôle en tant que prédateurs – sont mal connus. En particulier, les changements susceptibles d’intervenir durant l’ontogenèse sont peu décrits dans la littérature.

Parmi les approches fonctionnelles, celles nécessitant une connaissance *a priori* détaillée des fonctions de prédation des différentes espèces concernées et/ou différentes tailles, ne paraissent donc pas adaptées au développement d’une approche écosystémique des pêches dans ce cas-ci. Ici, les approches basées sur des traits fonctionnels (*i.e.* approches écomorphologiques, *cf.* section 1.1.2, page 18) trouvent leur place car – basées sur des hypothèses robustes concernant les relations entre valeurs des traits et rôles écologiques – elles permettent de s’affranchir de la connaissance *a priori* de ces mêmes rôles ou fonctions écologiques.

Au delà de cette distinction entre approches nécessitant une connaissance des fonctions trophiques ou non, là où les méthodes classiques traitent des différences de fonction entre groupes taxonomiques, d’autres approches traitent de l’effet de la taille sur les fonctions. C’est notamment le cas de l’analyse du spectre de taille qui est basé sur l’hypothèse que la taille des individus peut être utilisée, à l’échelle d’une communauté, pour représenter plusieurs traits fonctionnels. La taille y est donc supposée regrouper un ensemble de traits covariant en une seule dimension, indépendamment de la taxonomie des individus. Cette méthode présente l’avantage de nécessiter des données relativement simples à acquérir. Jennings *et al.* (2002) ont montré à l’aide de rapports d’isotopes stables que le niveau trophique augmente avec la taille des poissons de plateaux continentaux au sein des espèces mais que des individus d’espèces différentes pouvaient avoir des niveaux trophiques différents à une même taille. Leurs résultats montrent que des approches basées sur l’espèce ou la taille seule sont des approximations qui peuvent engendrer des erreurs et



soulignent l'intérêt d'approches tenant compte des deux à la fois.

Ce chapitre a pour but la caractérisation des traits fonctionnels sélectionnés pour implémenter une approche écomorphologique visant à définir des groupes fonctionnels dans la communauté de poissons démersaux de Mer Celtique, en tenant compte tant des différences inter-spécifiques de fonctions écologiques, que des variations intra-spécifiques induites par la taille (changements ontogéniques).

Un trait fonctionnel quantitatif peut avoir une valeur constante sur la gamme de taille d'une espèce. Dans un tel cas, il peut – à condition que des différences entre espèces existent – être qualifié de trait *spécifique*<sup>1</sup>. Par ailleurs, il est possible qu'un trait fonctionnel varie en fonction de la taille au sein d'une espèce et peut, dans ce cas-ci, être qualifié de trait *individuel* au sein de cette espèce. Ce chapitre devra donc dans un premier temps proposer une classification de chaque trait pour chacune des espèces retenues pour l'étude. Ceci constitue une première étape pour tester la pertinence du choix visant à tenir compte de l'effet taille soit à un niveau intra-spécifique, soit au niveau de la communauté, et définir quels sont les traits justifiant cette approche.

Ce chapitre devra également explorer le pouvoir discriminant des traits fonctionnels sélectionnés. Il devra en particulier permettre de déterminer si les traits fonctionnels regroupent des individus en fonction de leur taxonomie (genres, familles, ordres, etc.) et/ou de leur taille.

### 1.1.1 Les mécanismes de la prédation

Trois mécanismes principaux peuvent être invoqués dans le déterminisme de la prédation :

**La détection des proies** dépend aussi bien de l'utilisation de l'espace (où se trouve le prédateur dans la colonne d'eau ?) que de la capacité individuelle du prédateur à détecter ses proies potentielles lorsqu'elles occupent le même habitat. La capacité à détecter les proies peut être influencée par les capacités sensorielles (acuité visuelle, présence de chémorécepteurs – notamment des papilles gustatives, qui peuvent être présentes sur des barbillons – ou d'électrorécepteurs ; Sibbing & Nagelkerke, 2001) ou par le comportement (Svanbäck & Eklöv, 2004).

**Le choix d'attaquer.** En présence d'une proie potentielle, un prédateur ne choisit pas nécessairement de s'en nourrir. Ce choix dépendra notamment du caractère élusif (capacité d'échappement dynamique) potentiel et des défenses

---

1. Notons que dans le cas contraire (pas de différence inter-spécifique), un trait qui ne varie pas avec la taille individuelle n'aurait aucun intérêt dans une telle étude.

passives de la proie, de la satiété du prédateur, mais également de ses capacités potentielles à capturer la proie avec succès (perception qu'il a de ses taille et vitesse relatives à celles de la proie, etc.).

**Le succès de l'attaque**, lorsque le prédateur choisit d'attaquer une proie, dépend des capacités effectives d'échappement passif ou actif des proies, ainsi que des capacités effectives du prédateur lui-même (*e.g.* taille et vitesse effectives, relativement à celles de la proie).

### 1.1.2 Qu'est-ce que l'éc morphologie ?

L'éc morphologie se base sur l'hypothèse que l'évolution façonne la morphologie en sélectionnant parmi les individus ceux qui ont les caractéristiques morphologiques leur procurant la meilleure *fitness*. Sous cette hypothèse, la morphologie est supposée être adaptée aux fonctions écologiques d'un individu.

L'éc morphologie a donc pour but d'aborder les relations entre forme (morphologie), performances et écologie (Bellwood *et al.*, 2002), c'est à dire les relations entre caractéristiques morphologiques et fonctions écologiques. Elle suppose que la forme et les caractéristiques physiques du corps ou d'organes particuliers peuvent être plus informatives sur les capacités individuelles que la taxonomie. La morphologie est fortement contrainte par la taxonomie<sup>2</sup>. Les caractéristiques morphologiques peuvent cependant varier de façon sensible au sein d'une espèce, entre populations (en raison notamment de divergences génétiques), en fonction des caractéristiques environnementales (plasticité phénotypique), de la taille des individus et également en raison de la variabilité individuelle (dont une des causes peut être la diversité génétique). Les caractéristiques morphologiques peuvent également varier entre des espèces taxonomiquement proches, dénotant des différences de fonctions écologiques (*e.g.* Wood & Bain, 1995). Plusieurs études ont en particulier porté sur les relations entre changements morphologiques et changements de fonctions écologiques au cours de l'ontogenèse (*e.g.* Hjelm *et al.*, 2001; Mittelbach & Persson, 1998; Persson *et al.*, 1996).

Cependant, l'implémentation d'une approche éc morphologique requiert une certaine prudence vis-à-vis des effets confondants de l'histoire évolutive (caractéristiques morphologiques résiduelles, adaptation incomplète, etc.), des différences qui peuvent exister entre niche écologique potentielle et réalisée ou encore de la multiplicité des réponses morphologiques à un même problème fonctionnel (*i.e.* stratégies, Norton, 1995).

---

2. Il faut noter que les classifications taxonomiques sont – encore à ce jour – elles-mêmes en grande partie basées sur la morphologie.

Par ailleurs, il faut noter que la méthodologie utilisée dans la plupart des études se base sur l'exploration des corrélations entre morphologie et fonction. Pour mettre en évidence la relation de cause (trait morphologique) à effet (fonction), il est cependant nécessaire de baser de telles études sur l'exploration des causes "mécaniques", autrement dit d'explorer les processus en cause. Une limitation que plusieurs études récentes ont tenté d'éliminer (*e.g.* Carroll *et al.*, 2004; Hjelm *et al.*, 2003, 2001; Sibbing & Nagelkerke, 2001).

### 1.1.3 Traits fonctionnels et prédation

#### 1.1.3.1 Traits caractéristiques et leur rôle fonctionnel

Dans la littérature, de nombreuses caractéristiques morphologiques ont été mises en relation avec les fonctions trophiques.

Parmi ces caractéristiques, certaines semblent plus particulièrement liées à la recherche et la détection des proies :

**Barbillons** (présence, nombre, . . .) : ils jouent un rôle dans la recherche et le tri des aliments grâce à la présence de chémorécepteurs à leur surface. Ils peuvent en particulier être mis en relation avec la capacité à la détection active de proies sur des sols vaseux ou des eaux turbides (Piet, 1998). Ils sont en général le signe d'une préférence pour la prédation en milieu benthique (Sibbing & Nagelkerke, 2001).

**Diamètre de l'œil** : il est supposé lié à l'acuité visuelle (Sibbing & Nagelkerke, 2001; Scharf *et al.*, 2000). De grands yeux, par exemples, peuvent constituer une adaptation pour se nourrir de petit zoo-plancton dans des eaux sombres ou turbides.

Il y a également un ensemble de caractéristiques morphologiques qui sont davantage liées à l'utilisation de l'espace et au type d'approche utilisée pour capturer les proies :

**Hauteur du corps** : elle est définie en fonction de la position du poisson dans la colonne d'eau. Sauf pour les poissons plats (dont le plan sagittal<sup>3</sup> est perpendiculaire à la colonne d'eau), il s'agit de la distance dorso-ventrale maximale. Chez les poissons plats, il s'agit donc de l'épaisseur du corps dans un plan "frontal".

---

3. Nous nous référons ici aux parties abdominale et caudale du corps en raison de la forte dissymétrie de la tête chez les poissons plats ; leur nageoire caudale se trouve donc dans le plan sagittal.

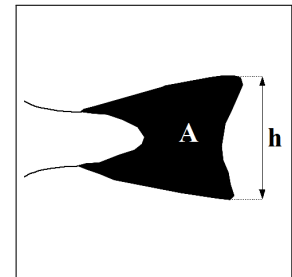
Une profondeur du corps élevée – relativement à la longueur – améliore la manœuvrabilité mais augmente les frottements dans l'eau. C'est donc une caractéristique des poissons se déplaçant à faible vitesse mais tournant aisément (Svanbäck & Eklöv, 2004; Hjelm *et al.*, 2003; Sibbing & Nagelkerke, 2001). Cette caractéristique procure un avantage aux individus se nourrissant sur le benthos (Hjelm *et al.*, 2001).

En revanche un corps peu comprimé (que ce soit verticalement ou horizontalement, *i.e.* section circulaire) sera plus avantageux pour des styles de vie nécessitant une nage rapide car il limitera les frottements lors de la nage, au détriment de la manœuvrabilité (Hjelm *et al.*, 2001; Sibbing & Nagelkerke, 2001).

**Largeur du corps :** les individus adaptés à une nage prolongée possèdent généralement un corps dont la largeur est proche de la profondeur (corps fusiforme, Sibbing & Nagelkerke, 2001). À l'instar de ce qui a été montré pour les corps comprimés latéralement, les individus avec un corps large semblent subir de plus importants frottements. Piet *et al.* (1998) ont également montré une corrélation négative entre la largeur du corps et la poussée développée lors de l'attaque de proies dans un assemblage de poissons plats.

**Indice de forme de la nageoire caudale :** il s'agit d'une variable sans dimension calculée par  $cfar = h^2/A$ , où  $h$  est l'envergure de la nageoire caudale (ou profondeur, sauf pour les poissons plats) et  $A$  est sa surface.

Des études empiriques (*e.g.* Palomares & Pauly, 1998, 1989) ont montré que cet indice est positivement corrélé aux besoins métaboliques ( $Q/B$ , le rapport entre la consommation de nourriture  $Q$  et la biomasse  $B$ ).



D'autre part, une nageoire caudale avec un indice de forme élevé produit moins de frottements dans l'eau mais autorise une force de poussée moindre qu'une nageoire caudale avec un indice faible. En conséquence, les poissons présentant des types de nage soutenue tirent avantage d'un indice de forme élevé, tandis que ceux nécessitant de fortes accélérations gagneront à avoir un indice de forme faible (Sibbing & Nagelkerke, 2001).

**Épaisseur du pédoncule caudal :** c'est la largeur du pédoncule caudal dans le même plan que la nageoire caudale (dans un plan vertical dans la plupart des cas, sauf chez les poissons plats). Un pédoncule étroit offre moins de frottements dans l'eau lors de la nage qu'un pédoncule épais. Il sera donc profitable aux poissons nageant vite et de manière soutenue (Sibbing & Nagelkerke,

2001). Ce trait peut donc être utilisé comme un indicateur complémentaire du type et des capacités de nage.

D'autres caractéristiques sont davantage liées à la préhension des proies et à l'ingestion de nourriture au travers des capacités à attraper et manipuler les proies :

**Ouverture de la bouche.** C'est l'une des dimensions prépondérantes pour la sélection des proies par la taille (*e.g.* Ward-Campbell *et al.*, 2005; Lima-Junior & Goitein, 2003; Xie *et al.*, 2001; Piet *et al.*, 1998; Labropoulou & Eleftheriou, 1997; Persson *et al.*, 1996; Luczkovich *et al.*, 1995). Il faut cependant noter que la section optimale des proies (profondeur et largeur du corps), bien qu'étant une fonction de la taille de la bouche du prédateur, lui est généralement nettement inférieure (Ward-Campbell *et al.*, 2005; Wainwright & Richard, 1995).

La dimension de la bouche peut également influencer sur d'autres processus. Dans le cas de la préhension des proies par succion, le fait d'avoir une petite ouverture de la bouche permet d'améliorer la vitesse du flux entrant dans la cavité buccale et augmente donc l'efficacité de succion (Carroll *et al.*, 2004; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Norton, 1995). Il existe un compromis entre efficacité de succion et taille des proies potentielles (les plus grandes contenant en règle générale davantage d'énergie). D'autre part, posséder une grande bouche permet d'améliorer le succès de capture sur des proies élusives, dans le cas des poissons qui se projettent vers leur proie (ou '*ram*' *feeding*, Carroll *et al.*, 2004). En revanche, il ne semble pas y avoir d'influence de la taille de la bouche sur le succès de capture de proies faciles (sans capacité à s'échapper, sans adhérence à un substrat, etc., Norton, 1995).

**Orientation de la bouche :** l'axe dans lequel se trouve la bouche lorsqu'elle est ouverte est décrit comme un indicateur de la position des prédateurs par rapport à leurs proies (Ward-Campbell *et al.*, 2005; Sibbing & Nagelkerke, 2001). Un prédateur qui "broute" des proies benthiques tirera avantage d'une bouche sub-terminale ou terminale, tandis que ceux qui chassent en embuscade, seront avantagés par une bouche pointant vers le haut (*e.g.* la baudroie, *Lophius* spp).

**Longueur de la tête :** elle peut être utilisée comme un estimateur du volume pharyngal. Avoir un volume pharyngal élevé permet d'améliorer les performances pour la préhension de proies par succion ou bien par filtrage d'importants volumes d'eau (Sibbing & Nagelkerke, 2001).

**Longueur de protrusion** de la bouche : la protrusion de la mâchoire supérieure

est un moyen de décroître rapidement la distance entre le prédateur et sa proie, à un moindre coût énergétique (Sibbing & Nagelkerke, 2001). Le caractère protractile de la bouche est généralement associé aux stratégies de préhension par succion.

**Longueur de l'appareil digestif :** plusieurs études ont mis en évidence une relation forte entre la longueur de l'appareil digestif, relative à la longueur de l'individu, et le régime alimentaire (*e.g.* Boyle & Horn, 2006; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Xie *et al.*, 2001). Un appareil digestif court est suffisant pour un régime à base animale exclusive, tandis que plus le régime alimentaire contient de composantes non-animales (végétaux, détritus...), plus il nécessite un appareil digestif long.

### 1.1.3.2 Caractéristiques de prédateurs types

Un important travail de revue bibliographique et de compilation des caractéristiques requises pour se nourrir sur un type de proie donné a été conduit par Sibbing & Nagelkerke (2001), pour des poissons du genre *Barbus* (Cyprinidae) du lac Tana (Éthiopie). Ce travail a été adapté par Diderich (2006, sous la direction notamment des auteurs précités) à la communauté de poissons démerso-benthiques de la Mer du Nord. Les caractéristiques théoriques de spécialistes se nourrissant sur des types de proies donnés, selon les stratégies choisies, présentées ci-dessous (tableau 1.1), sont assez largement tirées de ces travaux (Sibbing & Nagelkerke, 2001, généralisables, d'après les auteurs).

Nous présentons donc ici des types de proies susceptibles d'être consommées. Pour chacune, les stratégies de préhension/manipulation possibles et les caractéristiques morphologiques attendues sont listées.

**Tableau 1.1** – Descriptions des stratégies pour consommer différents types de proies et leurs traits fonctionnels caractéristiques. Sélection d'après Sibbing & Nagelkerke (2001).

Type de proie	Stratégie de capture et de consommation	Traits fonctionnels caractéristiques
<b>Algues sessiles et macrophytes</b>	Les stratégies développées pour les consommer sont soit de les racler, soit de les découper en mordant dedans. Les caractéristiques communes sont	<ul style="list-style-type: none"> <li>– un corps haut</li> <li>– une surface de la bouche/surface frontale faible</li> <li>– un appareil digestif long</li> <li>– indice de forme de la nageoire caudale et épaisseur relative du pédoncule moyens</li> <li>– ne nécessite pas de barbillon</li> <li>– des yeux de petite taille</li> </ul>
	<b>racler</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– bouche sub-terminale</li> <li>– légèrement protractile</li> </ul>
	<b>mordre</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– bouche terminale</li> <li>– non protractile</li> </ul>
<b>Détritus</b>		<ul style="list-style-type: none"> <li>– barbillons longs</li> <li>– petite bouche protractile</li> <li>– bouche sub-terminale</li> <li>– appareil digestif long</li> <li>– yeux petits</li> <li>– indice de forme de la nageoire caudale et épaisseur relative du pédoncule moyens</li> </ul>

*suite sur la prochaine page*

*suite du tableau 1.1*

Type de proie	Stratégie de capture et de consommation	Traits fonctionnels caractéristiques
<b>micro-zooplancton</b>	Deux stratégies basées sur le filtrage de grandes quantités d'eau existent. L'une consiste à effectuer un pompage actif (à l'arrêt) tandis que l'autre utilise les déplacements (nage continue, bouche largement ouverte) pour créer un courant dans la cavité buccale. Les caractéristiques morphologiques associées communes sont	<ul style="list-style-type: none"> <li>- bouche terminale</li> <li>- appareil digestif court</li> <li>- pas de barbillon requis</li> </ul>
	<p><b>pompage actif</b></p> <p><b>nage continue</b></p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- grande bouche</li> <li>- indice de forme de la nageoire caudale et épaisseur relative du pédoncule moyens</li> <li>- très grande bouche (surface proche de la surface frontale)</li> <li>- indice de forme de la nageoire caudale élevé</li> <li>- pédoncule caudal fin</li> <li>- corps relativement peu haut (profil fusiforme)</li> </ul>
<b>macro-zooplancton</b> (petit crustacés notamment)	ces animaux étant chassés "à vue", deux stratégies distinctes existent, la poursuite et l'embuscade	<ul style="list-style-type: none"> <li>- yeux de grande taille</li> <li>- appareil digestif court</li> <li>- pas de barbillon</li> </ul>
	<b>poursuite</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- indice de forme de la nageoire caudale élevé</li> <li>- pédoncule caudal fin</li> <li>- très grande bouche (surface proche de la surface frontale)</li> <li>- protrusion moyenne</li> <li>- profil fusiforme</li> </ul>

*suite sur la prochaine page*



suite du tableau 1.1

Type de proie	Stratégie de capture et de consommation	Traits fonctionnels caractéristiques
<b>crustacés benthiques</b> (crabes en particulier)	<b>embuscade</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- indice de forme de la nageoire caudale faible</li> <li>- pédoncule caudal épais</li> <li>- grande bouche</li> <li>- protrusion marquée</li> <li>- profil fusiforme</li> </ul>
	les stratégies sont différentes selon que ceux-ci sont enfouis (le prédateur doit être un fouisseur) ou non	<ul style="list-style-type: none"> <li>- petite bouche sub-terminale</li> <li>- appareil digestif court</li> <li>- indice de forme de la nageoire caudale faible</li> <li>- pédoncule épais</li> <li>- corps haut (?)</li> </ul>
	<b>fouisseurs</b> (proies enfouies)	<ul style="list-style-type: none"> <li>- barbillon(s)</li> <li>- petits yeux</li> <li>- protrusion élevée de la bouche</li> </ul>
<b>poissons</b>	<b>non fouisseurs</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- pas de barbillon requis</li> <li>- yeux de taille moyenne</li> <li>- protrusion moyenne de la bouche</li> </ul>
	différentes stratégies peuvent être utilisées, en fonction notamment de l'habitat des proies. Des poissons se situant à proximité du sédiment ou bien sur celui-ci pourront être chassés soit en embuscade, soit en poursuite. En revanche, les proies enfouies la plupart du temps nécessiteront une stratégie de fouisseur	<ul style="list-style-type: none"> <li>- appareil digestif court</li> </ul>

suite sur la prochaine page

*suite du tableau 1.1*

Type de proie	Stratégie de capture et de consommation	Traits fonctionnels caractéristiques
	<b>poursuite</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>- corps fusiforme</li><li>- très grande bouche (surface proche de la surface frontale)</li><li>- indice de forme de la nageoire caudale élevé</li><li>- pédoncule caudal fin</li><li>- grand yeux</li><li>- protrusion moyenne</li></ul>
	<b>embuscade</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>- corps fusiforme</li><li>- grande bouche</li><li>- indice de forme de la nageoire caudale faible</li><li>- pédoncule caudal épais</li><li>- yeux moyens</li><li>- protrusion moyenne</li></ul>
	<b>fouisseurs</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>- corps haut</li><li>- petite bouche</li><li>- petits yeux</li><li>- bouche protractile</li><li>- barbillons</li></ul>

## 1.2 Matériel et méthodes

### 1.2.1 Matériel biologique

#### 1.2.1.1 Espèces retenues

Les données de la campagne scientifique de chalutage de fond EVHOE, strati-fiées selon la latitude et la profondeur de la colonne d'eau, ont été utilisées pour sélectionner les espèces supposées jouer un rôle important dans le fonctionnement de la communauté de poissons démersaux. Il s'agit de données récoltées annuellement en Mer Celtique et Golfe de Gascogne de fin octobre à début décembre. Dans cette étude, seules les données issues des strates situées en Mer Celtique (seconde moitié de novembre et début décembre) ont été retenues. Les données des années 1997 à 2005 (sans interruption ni changement de protocole) ont été utilisées. Bien qu'un certain nombre de céphalopodes et de crustacés commerciaux soient également pris en compte lors de cette campagne l'étude se limite ici aux poissons.

Les espèces ont été retenues sur la base de leurs densité estimée, proportion de biomasse représentée par strate et occurrence dans les traits de chalut. Pour chacun des critères, des seuils minimum ont été définis.

Les espèces ayant une densité en nombre d'individus supérieure à  $50 \text{ individus} \cdot \text{km}^2$  et en biomasse supérieure à  $9 \text{ kg} \cdot \text{km}^{-2}$  ont été retenues. L'utilisation d'un critère de densité en biomasse se justifie par le fait que de gros prédateurs peuvent présenter une plus faible densité en nombre d'individus, sans pour autant que leur importance écologique soit mineure. Les espèces les plus abondantes (en biomasse), nécessaires à la représentation d'au moins 80% de la biomasse d'une strate sont également sélectionnées.

L'occurrence (% , le nombre de traits de chalut où une espèce apparaît, divisé par le nombre total de traits de chalut) permet de sélectionner les espèces correctement échantillonnées. Parmi les espèces précédemment sélectionnées, seules celles présentant une occurrence supérieure à 10% sont retenues.

Selon ces critères, 34 espèces ont été sélectionnées (liste complète en annexe I), représentant 98% de la biomasse de poissons dans les captures de la campagne EVHOE, sur la période considérée.

#### 1.2.1.2 Échantillonnage

L'échantillonnage des individus utilisés dans cette étude à été fait lors de la campagne de surveillance des communautés démersales par chalutage de fond EV-

HOE, du 20 novembre au 12 décembre 2006. Tous les poissons échantillonnés ont été capturés en mer Celtique.

Comme les données doivent permettre l'étude des relations entre la taille des individus et les valeurs prises par différents traits morphologiques, il a été nécessaire de prélever pour chaque espèce un échantillon couvrant autant que possible de façon homogène la gamme de tailles de l'espèce (du moins dans la zone étudiée). C'est pourquoi, préalablement à l'échantillonnage, 6 classes de tailles (longueurs totales) à échantillonner ont été définies pour chaque espèce. Afin d'obtenir un échantillon de taille convenable (30 individus par espèce), 5 individus par classe de taille étaient ciblés. Les classes ont été définies de la façon suivante : entre deux bornes, 4 classes d'égales largeurs ont été créées. Le domaine au delà de ces bornes définit les deux classes marginales qui correspondent aux tailles extrêmes. Celles-ci doivent être également suffisamment échantillonnées afin d'obtenir des relations entre traits morphologiques valides sur la gamme de taille la plus étendue possible.

Les 2 bornes ont été définies différemment selon l'abondance des espèces (en fonction du nombre d'individus que nous étions susceptible de trouver dans ces classes marginales durant la période d'échantillonnage) :

- pour les espèces dont plus de 1000 individus avaient été pêchés durant la campagne en moyenne au cours des 3 années précédentes (2003-2005) en Mer Celtique : les quantiles 0,01 et 0,99 ont été utilisés.
- pour les espèces dont plus de 150 individus avaient été pêchés durant la campagne en moyenne au cours des 3 années précédentes *ou* l'année précédente *ou* sur toute la période (1997-2005) en Mer Celtique : les quantiles 0,10 et 0,90 ont été utilisés. Ce seuil de 150 a été choisi car la période d'échantillonnage pour la présente étude correspondait à environ 2/3 du temps d'échantillonnage en Mer Celtique pour la campagne EVHOE. Nous pouvions donc nous attendre à pêcher environ 100 individus, ce qui correspond à 10 individus dans chaque classe marginale.

Les poissons pêchés ont été identifiés et sélectionnés d'après leur taille et leur bon état général. Pour les plus gros individus, les mesures morphométriques ont été faites à bord (voir [section 1.2.2](#) pour le protocole de mesure), à l'exception de celles concernant la nageoire caudale. Les autres individus, ainsi que les caudales de ceux mesurés à bord ont été congelés à  $-20^{\circ}\text{C}$  pour être traités à terre.

## 1.2.2 Mesures et estimation des traits fonctionnels

Les traits fonctionnels quantitatifs qui ont été retenus sont :

**Traits absolus :**

- taille individuelle (*poids humide* : **wg**)
- dimension de la bouche en ouverture maximale. Elle peut être estimée soit comme le diamètre maximal d'un cylindre qui peut entrer dans la bouche en ouverture maximale (Hjelm *et al.*, 2003; Scharf *et al.*, 2000) soit par la largeur de la bouche (dimension latérale de la bouche en ouverture maximale) et sa hauteur (dimension dorso-ventrale – sauf chez les poissons plats où ces deux dimensions sont inversées – de la bouche ouverte), lorsque l'ouverture est supposée non circulaire (Scharf *et al.*, 2000; Piet, 1998). C'est sur cette dernière option que s'est porté notre choix. Le trait fonctionnel retenu est la *surface de la bouche* : **ma**.

**Traits relatifs :**

- *hauteur du corps/longueur standard* ou hauteur relative du corps (**dbls**).
- *largeur du corps/hauteur du corps* ou indice de compression (**wbdb**).
- *longueur de la tête/longueur standard* ou longueur relative de la tête (**lhls**).
- *longueur de l'appareil digestif/longueur standard* ou longueur relative de l'appareil digestif (**ldls**).
- *longueur de protrusion/longueur de la tête* ou rapport de protrusion (**lplh**). La longueur de protrusion  $lp$  est estimée par  $lp = lhp - lh$  où  $lhp$  et  $lh$  sont respectivement la longueur de la tête avec la bouche en protrusion maximale et bouche fermée.
- *longueur de l'œil/longueur de la tête* ou rapport de diamètre de l'œil (**loclh**; la longueur de l'œil est ici une approximation de son diamètre moyen).
- *épaisseur du pédoncule caudal/hauteur du corps* ou rapport d'épaisseur du pédoncule caudal (**dpdb**). Une exception notable concerne les poissons plats, pour lesquels la profondeur du pédoncule est relativisée par la *largeur du corps*, afin que la dimension utilisée pour la relativisation soit dans le même plan que la mesure du pédoncule.
- *l'indice de forme de la nageoire caudale* =  $h^2/A$  (**cfar**), où  $h$  est l'envergure de la nageoire caudale et  $A$  sa surface.

Une fois ces traits fonctionnel sélectionnés, nous avons pu identifier 14 caractéristiques morphologiques quantitatives (mensurations) nécessaires à leur estimation pour chaque individu :

- *poids humide* (**wg**, g) : poids du poisson entier non éviscéré.
- *longueur total* (**lt**, mm; qui sera utilisée ultérieurement pour passer de la longueur totale à la longueur standard dans les données de campagne).
- *longueur standard* (**ls**, mm) : distance linéaire de l'extrémité antérieure à

l'extrémité du pédoncule caudal.

- *longueur de la tête* (**lh**, mm) : bouche fermée, jusqu'à l'extrémité de la dernière fente branchial le cas échéant. Pour les poissons plats, la mesure est effectuée en face inférieure et, pour les raies, la cloison cartilagineuse entre la tête et le reste du corps est utilisée
- *longueur de la tête en protrusion* (**lhp**, mm) : bouche ouverte en protrusion maximale.
- *longueur de l'œil* (**loc**, mm) : dimension de l'orbite dans le sens de la longueur du poisson.
- *hauteur de la bouche* (**hm**, mm) en ouverture maximale.
- *largeur de la bouche* (**wm**, mm) en ouverture maximale.
- *longueur de l'appareil digestif* (**ld**, mm) du début de l'œsophage à la fin de l'anus.
- *hauteur maximale du corps* (**db**, mm) sans les nageoires.
- *largeur maximale du corps* (**wb**, mm) sans les nageoires.
- *épaisseur du pédoncule caudal* (**dp**, mm) : épaisseur minimale du pédoncule, dans le même plan que la nageoire caudale.
- *envergure de la nageoire caudale* (**h**, pixels)
- *surface de la nageoire caudale* (**A**, pixels<sup>2</sup>)

Pour les individus pesant plus de 20 g, la pesée, au g, a été faite avec une balance de précision Marel 3/6 kg 0,5 g compensée (certains gros individus ont été mesurés à bord, lors de la campagne). Ceux pesant moins de 20 g, ont été pesés à terre au 1/10<sup>e</sup>g avec une balance Sauter KM 200 (5-200 g) ayant une précision de 0,01 g.

La longueur totale (**lt**) a été mesurée au mm le plus proche à l'aide d'un ichtyomètre gradué au mm.

Pour la mesure de la longueur de l'appareil digestif, l'abdomen a été ouvert, l'appareil digestif coupé au niveau de l'anus et du début de l'œsophage (si nécessaire) puis déroulé en prenant garde à bien éliminer toutes les adhérences. Il a ensuite été mesuré au mm à l'aide d'un mètre ruban, permettant de correctement mesurer les parties recourbées.

En ce qui concerne les autres mesures de longueurs, elles ont été effectuées soit au 1/10<sup>e</sup>mm avec un pied à coulisse électronique (Mitutoyo CD-15PP, précision : 0,02 mm ; pour les mesures  $\leq 150$ mm), soit au mm à l'aide d'un compas pointe-sèche avec lequel la mesure était reportée sur une règle graduée au mm. Dans certains cas (mesures  $\geq 300$ mm), les mesures ont été faites avec l'ichtyomètre (au mm le plus proche toujours). Ce cas s'est essentiellement présenté pour la longueur standard chez les gros individus, ainsi que pour la largeur du corps chez certains

poissons plats de grande taille.

Pour l'estimation de la surface de la nageoire caudale et son envergure (afin d'estimer l'indice de forme), une photographie de la nageoire caudale bien étalée a été prise à l'aide d'un appareil numérique Kodak EasyShare DX7630 fixé sur un pied orientable, à la verticale de la nageoire. Le poisson a été placé sur une table éclairante afin de bien repérer la limite entre le pédoncule caudal et la nageoire. Une règle graduée au mm a été placée à proximité de la nageoire pour – si besoin est – pouvoir estimer les valeurs absolues de la surface de la nageoire caudale et son envergure. Les réglages de l'appareil photo sont détaillés dans le cadre qui suit.

**Réglages de l'appareil photo numérique :**

Les réglages optimaux compte tenu des mouvement du bras orientable (dus à sa flexibilité), des conditions de lumière et de la distance par rapport aux sujets sont :

- **mode macro**, sans flash
- **sensibilité** : 400 ISO
- **mode S (priorité d'obturation)** : réglé sur 1/90<sup>e</sup>s.
- **détection automatique de la rotation** : désactivée

Les images ont ensuite été traitées en plusieurs étapes :

**rotation** : la partie de l'image contenant la nageoire et son pédoncule a été sélectionnée et une rotation a été effectuée de façon à ce que la nageoire soit dans la position qu'elle occuperait lorsque le poisson est bien à l'horizontale. L'ajustement de l'angle a été fait visuellement en s'aidant d'un guide horizontal placé au milieu du pédoncule comme repère. Cette étape est nécessaire pour une estimation précise de l'envergure de la nageoire caudale, à l'aide de "guides magnétiques" (nécessairement parallèles aux bords).

**détourage** : Le contour de la nageoire caudale a ensuite été dessiné à l'aide d'un outil de création de chemins sur une image. Lorsque la limite de la nageoire n'était pas claire, un filtre de normalisation des couleurs ("normalisation Retinex" destiné à obtenir un meilleur contraste pour la vision humaine) a été appliqué sur les parties concernées, préalablement au détourage, afin de mieux discerner les contours.

Ces deux premières étapes ont été accomplies à l'aide du logiciel de traitement d'image The Gimp, version 2.2.13.

**estimation des dimensions** : le masque de sélection de la nageoire caudale a ensuite été traité avec le logiciel d'analyse ImageJ. Celui-ci a permis d'estimer la surface, en pixels<sup>2</sup>, de la partie correspondant à la nageoire, ainsi que la hauteur, en pixels, d'un rectangle la contenant, c'est à dire la profondeur de la nageoire (d'où la nécessité de l'étape de rotation).

Il a été choisi de conserver ces dimensions en pixels pour l'estimation du rapport sans dimension l'indice de forme de la nageoire caudal car l'estimation des tailles en mm aurait nécessité un étape supplémentaire longue : l'estimation, pour chaque photographie, de la correspondance entre pixels et mm à l'aide de la règle graduée.

### 1.2.2.1 Erreurs de mesures

Lors d'une étude préliminaire portant sur la pertinence et la faisabilité d'une approche écomorphologique, les erreurs de mesures pour différentes mensurations ont été étudiées. Pour explorer les relations entre l'erreur de mesure et la taille du trait, un même trait morphologique a été mesuré à plusieurs reprises pour un même individu. Comme la mesure est effectuée plusieurs fois sur le même individu, sa variabilité peut être considérée comme une erreur de mesure (la taille du trait est supposée constante sur le laps de temps nécessaire à la mesure des différents réplicats).

Les mensurations pour lesquels les erreurs de mesure ont été étudiées sont la longueur totale (**Lt**), la longueur standard (**Ls**), la longueur de la tête (**Lh**), la longueur de l'œil (**Eye**), la hauteur maximale du corps (**Db**) et sa largeur maximale (**Wb**), l'épaisseur du pédoncule caudal (**Dp**) et l'envergure de la nageoire caudale (**Dcf**).

La longueur totale a été mesurée au plus proche mm à l'aide d'un ichtyomètre gradué au mm. Tous les autres traits ont été mesurés avec un compas pointe-sèche utilisé pour reporter la distance entre deux points sur une règle graduée et ont été enregistrés au plus proche 1/2mm.

Les poissons utilisés pour l'étude des erreurs de mesure ont été prélevés lors d'une campagne d'observation des captures de navires professionnels (sur un langoustinier) dans le Golfe de Gascogne, en août 2006. L'échantillon se compose de six espèces. Le nombre d'individus par espèce est résumé dans le tableau 1.2.

**Tableau 1.2** – Espèces utilisées pour l'étude des erreurs de mesure et nombres d'individus.

Nom latin	Nom vernaculaire	nombre
<i>Arnoglossus laterna</i>	Arnoglosse lanterne	2
<i>Callionymus lyra</i>	Dragonnet lyre	1
<i>Aspitrigla cuculus</i>	Grondin rouge	4
<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	8
<i>Micromesistius poutassou</i>	Merlan bleu	1
<i>Trisopterus minutus</i>	Petit tacaud	7

Il a tout d'abord été nécessaire de déterminer quel nombre de mesures constitue le meilleur compromis entre la bonne représentation de la variabilité et l'effort



d'acquisition des données. Le choix s'est porté sur 4 réplicats, en raison du temps requis pour effectuer l'ensemble des mesure sur un individu ( $\geq 15$  minutes par réplicat).

Les mensurations ont donc été mesurées à quatre reprises pour des individus issus d'une sélection d'espèces, et pour chaque individu, la variance de chaque mensuration a été calculée à partir de ces quatre réplicats.

Afin de comparer les erreurs de mesure des différentes mensurations, les coefficients de variation ont été calculés pour chaque jeu de quatre réplicats. L'utilisation des coefficients de variation produit des estimations de variabilité comparables pour des mensurations d'ordres de grandeur différents.

Pour caractériser les erreurs de mesures, les relations entre la valeur d'un trait et sa variabilité ont été explorées. Pour cela, la variance et la moyenne de chaque jeu de quatre réplicats a été utilisée. Les relations ont été linéarisées en transformant les deux variables avec le logarithme naturel. En raison d'un certain nombre de zéros dans les estimations de variances, le  $\ln(\text{variance})$  a été utilisé après avoir remplacé les 0 par 0,03. La valeur du terme ajouté a été choisie telle qu'elle soit inférieure à la plus petite variance détectée lors des mesures, à savoir environ  $0,06 \text{ mm}^2$  puisque les zéros correspondent davantage à une variance non détectée qu'à de véritables valeurs nulles.

Si aucune relation n'est mise en évidence, l'erreur de mesure ne dépend pas de la taille mesurée. l'erreur est alors qualifiée d'*additive*. En revanche, si l'erreur de mesure augmente avec la taille mesurée, elle est dite *multiplicative*. En particulier, si la variance augmente avec le carré de la taille mesurée, l'erreur de mesure est proportionnelle à celle-ci (car la variance doit être proportionnelle au carré de l'erreur de mesure).

### 1.2.3 Caractérisation des traits fonctionnels

#### 1.2.3.1 Classification des traits fonctionnels

La plupart des mensurations présentent des valeurs fortement liées à la taille. Toutefois, s'il existe quelques mensurations dont la valeur absolue a une signification d'un point de vue fonctionnel, la plupart des mensurations n'ont de signification fonctionnelle qu'une fois relativisées par la taille. Nous appellerons ces rapports des *traits fonctionnels relatifs*. Par ailleurs, les mensurations originales seront appelées des *traits fonctionnels absolus*.

En ce qui concerne les traits absolus – masse individuelle, ouverture de la bouche –, il est évident qu'ils sont fortement liés à la taille de l'individu (*e.g.*

longueur standard), et ce, au sein même de l'espèce. Leur statut individuel ne fait donc pas de doute.

En revanche, un trait relatif peut soit être constant sur la gamme de taille d'une espèce et avoir un statut spécifique, soit il peut varier en fonction de la taille utilisée pour la relativisation et être de ce fait individuel.

Ce dernier cas résulte d'une allométrie entre la mensuration et la taille utilisée pour la relativiser.

C'est donc l'étude des relation entre les mensurations non relativisées et les tailles utilisées pour la relativisation (souvent la longueur standard, mais pas nécessairement) qui a été utilisée pour classifier les traits fonctionnels relatifs.

Pour chaque trait fonctionnel relatif, au sein de chaque espèce, un modèle non-linéaire de la forme  $y = a \times x^b$  a été ajusté, où  $y$  représente le trait non-relativisé,  $x$  la taille servant à la relativisation et  $a$  et  $b$  les paramètres à ajuster. Une exception a toutefois été faite pour l'indice de forme de la nageoire caudale : Les profondeur et surface de la nageoire caudale ayant été estimées en pixels et pixels<sup>2</sup>, elles sont relatives l'une à l'autre, mais leurs tailles réelles (en unités de longueur et surface étalonnées) ne sont pas connues. Dans ce cas, la relation entre le trait fonctionnel relatif et la taille de l'individu a donc été estimée. Deux hypothèses sur la valeur du paramètre  $b$  ont alors été testées :

$H_0$  :  $b$  est égal à 0

$H'_0$  :  $b$  est égal à 1

Pour classer le trait relativisé, trois cas sont alors distingués :

- **$H_0$  ne peut être rejetée** : il n'y a pas de relation. Si le trait non relativisé est constant, il peut être supposé que le trait relativisé (*i.e.* le trait fonctionnel) est une fonction linéaire décroissante de la taille utilisée pour la relativisation. Le trait fonctionnel devrait donc être individuel.

Il est cependant possible que le non rejet de  $H_0$  intervienne alors que le trait non relativisé croît avec la taille (selon la puissance du test sur  $b$ ). Il convient dans ce cas de vérifier la décroissance du trait fonctionnel en ajustant un modèle de la forme  $y/x = a' + b' \cdot x$  et en testant la significativité de  $b'$ .

- **$H_0$  et  $H'_0$  sont rejetées** : on accepte donc  $b \neq 0$  et  $b \neq 1$ , ce qui signifie que la relation est allométrique. Dans ce cas, le trait relatif est considéré comme *individuel*.
- **$H_0$  est rejetée mais pas  $H'_0$**  : la relation est donc linéaire. Dans ce cas de figure un modèle linéaire de la forme  $y = a'' + b'' \cdot x$  est ajusté, où  $a''$  et  $b''$  sont les paramètres à ajuster. La valeur de l'ordonnée à l'origine est testée ( $H''_0$  :  $a''$  est égale à 0) et deux possibilités se présentent alors :

- $H_0''$  est rejetée : l'ordonnée à l'origine est différente de zéro et le rapport entre le trait non relativisé et la taille varie donc en fonction de celle-ci. Le trait est donc classé comme *individuel*.
- $H_0''$  n'est pas rejetée : le rapport ne varie pas et le trait est considéré comme *spécifique*.

Les ajustements de modèles non linéaires ont été faits à l'aide de la fonction *nls* (pour *nonlinear least squares*) du logiciel R (version 2.4.1, R Development Core Team, 2006), avec un algorithme d'optimisation utilisant des dérivées aux différences finies (*package port*). Cette fonction fournit une estimation de  $p$ -valeurs (par rapport à 0) pour les paramètres estimés. Pour tester la valeur de  $b$  par rapport à 1, un modèle de la forme  $y = a \times x^{b+1}$  a donc également été ajusté.

Pour toutes les analyses, le seuil de significativité retenu est  $p = 0,05$ .

### 1.2.3.2 Que discriminent les traits fonctionnels ?

Pour explorer le pouvoir discriminant des traits fonctionnels, des analyses multivariées ont été utilisées. Pour une exploration globale, le choix s'est porté sur des analyses en composantes principales (ACP) avec en variables les traits fonctionnels.

Pour pouvoir effectuer de telles analyses multivariées, il a d'abord fallu régler un problème de données manquantes. En effet, pour certaines espèces, qui ne présentent pas de nageoire caudale bien définie, le rapport d'aspect de celle-ci, ainsi que la profondeur du pédoncule caudal n'ont pas de sens. Dans le présent jeu de données cela concerne le congre (*Conger conger*, abrégé CONGCON) et la raie fleurie (*Leucoraja naevus*, abrégé LEUCNAE). Il a donc fallu leur assigner des valeurs arbitraires en tenant compte du rôle fonctionnel de ces traits.

Ces deux espèces ne fournissant pas de nage soutenue, il a été choisi de leur assigner des valeurs faibles de l'indice de forme de la nageoire caudale et élevées pour l'épaisseur du pédoncule caudal.

Concernant l'indice de forme de la nageoire caudale, trois cas ont été testés et les ACP correspondantes, avec les traits relatifs (sans l'épaisseur du pédoncule caudal, relative à la hauteur du corps), ont été analysées. Les valeurs de l'indice attribuées aux individus de ces deux espèces étaient :

1. 0,
2. la plus petite moyenne spécifique,
3. la moyenne des moyennes spécifiques (afin de ne pas donner plus de poids aux espèces représentées par davantage d'individus).

En représentant les espèces dans les plans factoriels constitués par les composantes principales des différentes ACP, le positionnement des deux groupes sur l'axe 2 – celui auquel l'indice de forme de la nageoire caudale est le plus fortement corrélé – est sensiblement influencé par la valeur assignée. En revanche, la structure générale reste la même. Il a été choisi d'assigner le minimum des moyennes spécifiques (0,55) à tous les individus. Cela peut se justifier car la valeur 0, en étant trop différentes des autres, était la moins neutre dans l'analyse, et d'autre part, assigner la moyenne de moyennes spécifiques aurait été équivalent à faire l'hypothèse que *Leucoraja naevus* et *Conger conger* se comportent comme des espèces moyennes sur cette dimension de l'espace des traits fonctionnels. Or cette dernière hypothèse ne saurait être retenue. Par ailleurs, l'utilisation de la plus petite moyenne spécifique met ces deux espèces sur le même plan que celles présentant une nageoire caudale bien définie mais ne l'utilisant pas prioritairement pour la nage (histoire évolutive différente, mais perte ou changement de fonction de la nageoire).

Concernant le pédoncule caudal, c'est l'épaisseur du pédoncule caudal, relative à la hauteur du corps qui a été fixée (c'est lui qui a un sens fonctionnel). L'assignation du maximum des moyennes spécifiques (0,4) n'influence pas le schéma général mais seulement légèrement le positionnement des groupes d'espèces *Leucoraja naevus* et *Conger conger* par rapport aux autres espèces, comparé à l'analyse sans l'épaisseur relative du pédoncule caudal. C'est donc cette valeur qui a été retenue car elle reste, d'une part, cohérente avec l'information portée par les autres traits, et d'autre part parce qu'elle correspond aux valeurs mesurées chez des individus développant des styles de nage alternatifs.

L'échantillonnage ayant fourni, pour la plupart des espèces, davantage de petits individus que de gros, une première étape a été de vérifier dans quelle mesure cela modifie les résultats de l'analyse, par rapport à un échantillon pour lequel les distributions en taille sont équilibrées au sein de chaque espèce. Pour y répondre, 30 individus virtuels par espèce, répartis de façon homogène sur la gamme de taille de l'espèce, ont été créés. Les valeurs des mensurations pour ces individus virtuels ont été estimées à l'aide de modèles non linéaires (en utilisant la longueur standard comme variable explicative).

Deux cas ont été testés :

- sans variabilité aléatoire :  $y = a \times ls^b$ , où  $y$  est la mensuration estimée.
- avec variabilité aléatoire :  $y = a \times ls^b + \varepsilon$ , où  $\varepsilon$  représente un terme aléatoire. Celui-ci est construit à l'aide de l'écart type des résidus du modèle,  $\sigma$  (qui représente la part de la variabilité non expliquée par le modèle) :  $\varepsilon = \sigma \times r$  avec  $r \sim \mathcal{N}(0, 1)$ , obtenu à l'aide d'un générateur de nombres aléatoires.

Ces deux cas doivent permettre de tester dans quel mesure les structures mises

en évidence à l'aide des analyses multivariées, sont influencées par le déséquilibre d'échantillonnage entre différentes classes de tailles, y compris en tenant compte de la variabilité morphologique intra-spécifique non expliquée par le modèle (second cas). Le premier cas doit également permettre de clarifier l'effet des allométries de croissance sur les positions des individus dans les analyses factorielles, en se focalisant sur la part expliquée de variabilité intra-spécifique.

Cette méthode a été appliquée pour les mensurations ayant fait l'objet, pour les individus réels, de mesures directes. Les estimations des traits fonctionnels pour ces échantillons virtuels ont ensuite été déduites des valeurs estimées des mensurations. Cependant, la longueur de protrusion, qui n'a pas fait l'objet de mesures directes, n'a pu être estimée à partir de la longueur de la tête et la longueur de la tête en protrusion maximale, dans le cas de l'échantillon virtuel avec variabilité. En effet, cela revenait à perdre une part de la corrélation entre la longueur de la tête en protrusion maximale et la longueur de la tête bouche fermée, et donc à surestimer la variabilité de longueur de protrusion. Cette variable a donc également fait l'objet d'une estimation d'après sa relation avec la longueur standard.

De même, la méthode utilisée pour estimer l'indice de forme de la nageoire caudale (données réelles) ne permettait pas de relier la surface ou la profondeur de la nageoire caudale (en pixels uniquement) à la taille de l'individu. Là aussi la régression non linéaire entre le trait fonctionnel estimé et la taille de l'individu a été utilisée.

Afin de faciliter les comparaisons, à la représentation des individus dans les plans factoriels ont été ajoutés les barycentres et ellipses d'inertie par espèce (coefficient d'inertie : 1).

Les résultats des ACP obtenues avec les données observées et avec les estimations ont alors pu être comparés visuellement.

L'ACP avec les traits fonctionnels relatifs comme variables a été utilisée pour déterminer ce que discriminent ces traits relatifs. Une attention particulière a été portée aux regroupements d'espèces ainsi qu'à l'effet de la taille des individus.

Pour explorer les regroupements d'espèces, c'est l'ACP sur les données réelles qui a été utilisée (ACP 1). Pour éclaircir l'effet de la taille, l'ACP avec les individus virtuels sans variabilité a été utilisée (ACP 2). En effet, l'absence de variabilité permet dans ce cas de mettre à jour les trajectoires théoriques d'un individu dans les plans factoriels, au cours de sa croissance. Ces changements de position dans l'espace factoriel avec la taille seront, par la suite, appelés "trajectoires de croissance". Les tailles des individus ont donc été représentées par des points de taille variable. Le diamètre d'un point pour un individu donné a été calculé de façon qu'il soit proportionnel à la longueur standard de l'individu par rapport à la plage

de taille de l'espèce.

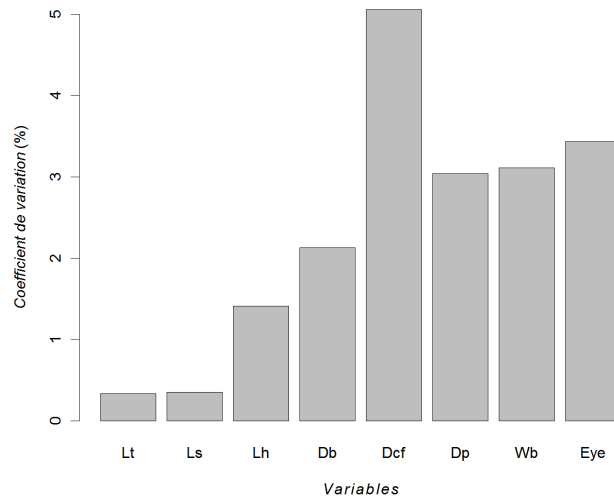
Enfin, pour explorer les éventuelles relations entre les valeurs des traits absolus (et donc dans une certaine mesure la taille des individus) et les valeurs des traits relatifs, d'un point de vu global<sup>4</sup>, une ACP a été faite avec tous les traits fonctionnels en colonnes et les individus (réels) en ligne (ACP 4).

Les analyses multivariées ont été faites avec le *package* ADE4 pour R.

## 1.3 Résultats

### 1.3.1 Erreurs de mesures

Les moyennes des coefficients de variation pour chaque trait morphologique pour chaque individu, et leur moyenne par trait morphologique sont présentés en figure 1.1



**Figure 1.1** – Moyennes des coefficients de variation par variable morphologique, estimés d'après quatre réplicats des mesures par individu.

*Lt* : longueur totale ; *Ls* : longueur standard ; *Lh* : longueur de la tête ; *Db* : profondeur du corps ; *Dcf* : profondeur de la nageoire caudale ; *Dp* : profondeur du pédoncule caudal ; *Wb* : largeur du corps ; *Eye* : longueur de l'œil.

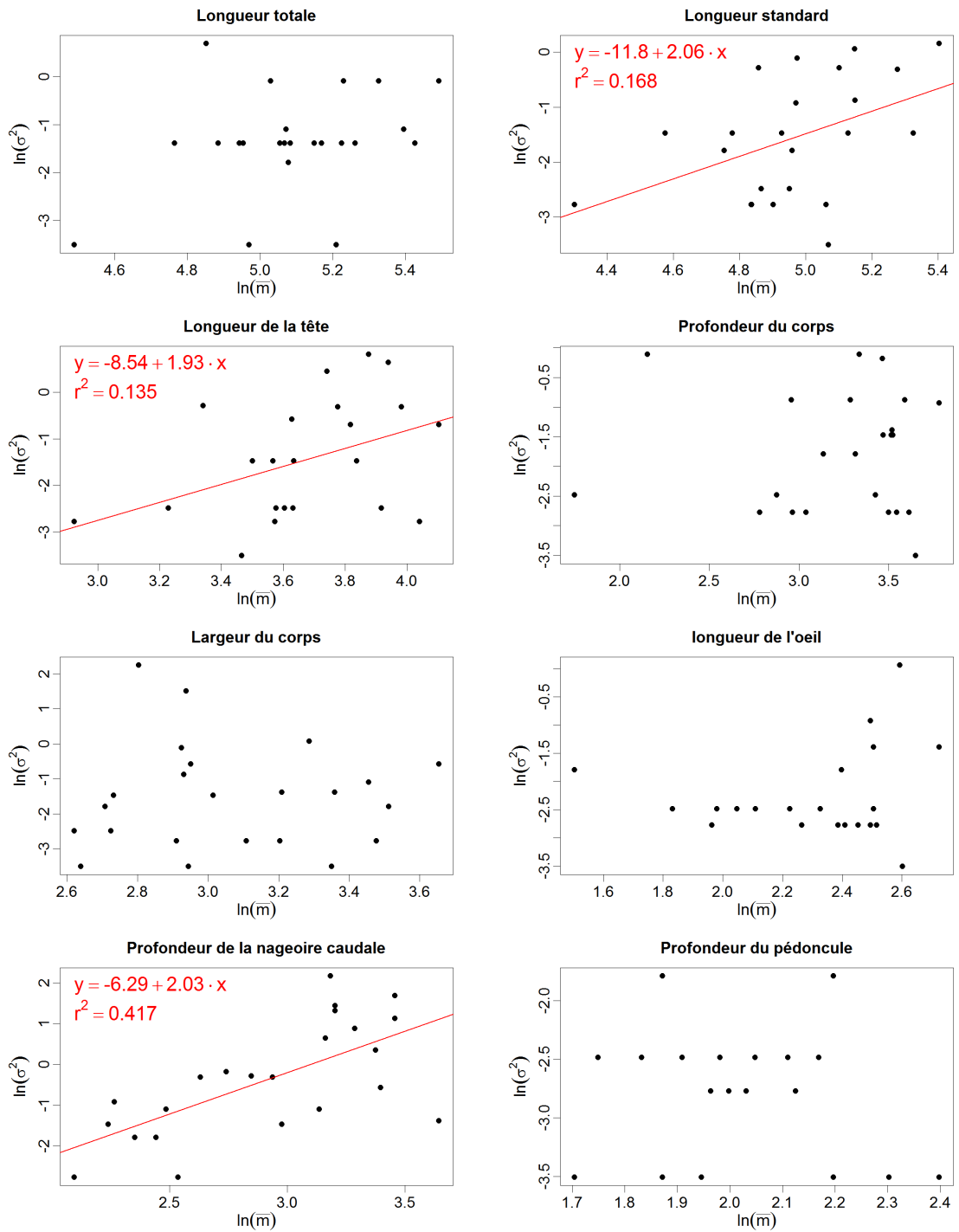
Les mesures de longueur totale et de longueur standard présentent les plus faibles erreurs de mesure, avec des coefficients de variation inférieurs à 0,5 %. La plus forte erreur de mesure est observée pour l'envergure de la nageoire caudale,

4. Qui n'est pas supposé fournir les mêmes informations que l'étude des relations trait relatifs/taille étudiées à l'aide des allométries (voir section 1.2.3.1)

avec un coefficient de variation de 5,1 %. Les mesures des autres traits morphologiques présentent des erreurs de mesure intermédiaires ( $< 3,5 \%$ ).

Les relations entre variance et moyenne ont été également explorées pour chacun des traits morphologiques de cette étude préliminaire (figure 1.2).

Dans la majorité des cas, aucune relation entre  $\ln(\text{moyenne})$  et  $\ln(\text{variance})$  n'a été mise en évidence. Dans les cas des variables longueur standard (**Ls**), longueur de la tête (**Lh**) et envergure de la nageoire caudale (**Dcf**), l'existence d'une relation de type  $\ln(\text{variance}) = a + b \cdot \ln(\text{moyenne})$  ( $b \approx 2$ ), a cependant pu être montrée (voir les détails des relations en figure 1.2). Cela équivaut à des relations de type puissance de la forme  $\text{variance} = e^a \times \text{moyenne}^b$ .



**Figure 1.2** – Relation  $\ln(\text{variance}(\text{mesure})) \sim \ln(\text{moyenne}(\text{mesure}))$  par trait morphologique.

Les droites de régression sont données pour les relations significatives (pente significative avec un risque de première espèce de 5%).



## 1.3.2 Caractérisation des traits fonctionnels

### 1.3.2.1 Classification des traits fonctionnels relatifs

Les résultats des estimations du paramètre  $b$  des relation non linéaires (par espèce et par trait fonctionnel) sont présentés en figure 1.3.

Les détails des relations ajustées figurent en annexe II. Dans les cas où le paramètre  $b$  de l'ajustement non-linéaire n'était pas significativement différent de 1, un modèle linéaire a été ajusté. Les résultats de ces régressions linéaires sont détaillés en annexe III. Les résultats sont résumés, pour chaque trait relatif dans le tableau 1.3.

**Tableau 1.3** – Résumé de l'étude des relations entre trait morphologique non-standardisé et taille, et classification des traits fonctionnels.

**Résumé :** nombre d'espèces pour lesquelles il n'y a pas de relation significative (*n.s.*), il y a une relation non-linéaire (*n.l.*), une relation linéaire (*lin.*), une ordonnée à l'origine significative (*a sign.*; *cas des relations linéaires uniquement*) et nombre d'espèces pour lesquelles une relation ne peut être calculée (*n.c.*).

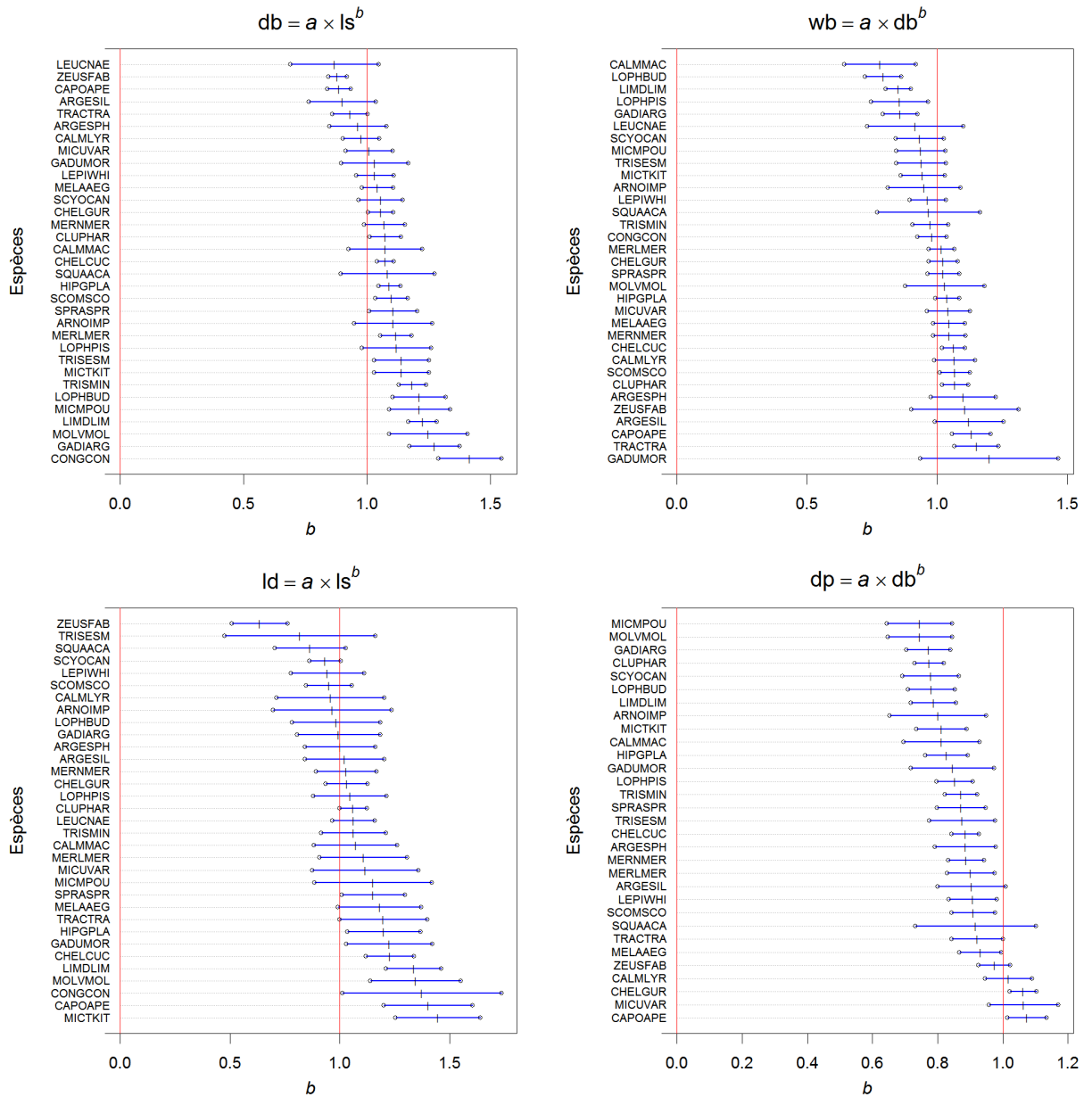
**Classification :** nombre d'espèces pour lesquelles le trait fonctionnel est spécifique (*spéc.*) ou individuel (*indiv.*).

**Traits morphologiques :** les codes utilisés sont ceux décrits en section 1.2.2. Les traits fonctionnels correspondants sont la variable expliquée divisée par l'explicative (*e.g.* db *v.s.* ls donne db/ls ou **dbls**). Une exception est faite pour **cfar**, car c'est la relation entre le trait standardisé et la taille qui est explorée dans ce cas.

Relations	Traits fonct.	Résumé					Classification	
		n.s.	n.l.	lin.	a sign.	n.c.	spéc.	indiv.
db <i>v.s.</i> ls	dbls	0	18	15	0	0	15	18
wb <i>v.s.</i> db	wbdb	0	10	23	0	0	23	10
ld <i>v.s.</i> ls	ldls	0	9	24	0	0	24	9
dp <i>v.s.</i> db	dpdb	0	24	7	1	2	6	25
lh <i>v.s.</i> ls	lhls	0	25	8	0	0	8	25
lp <i>v.s.</i> lh	lplh	16	4	13	1	0	28	5
loc <i>v.s.</i> ls	locls	1	21	11	1	0	11	22
loc <i>v.s.</i> lh	loclh	1	21	11	1	0	11	22
cfar <i>v.s.</i> ls	cfar	8	23	0	0	2	8	23

Certains traits relatifs comme l'indice de compression, la longueur relative de l'appareil digestif ou le rapport de protrusion sont spécifique dans la majorité des cas, alors que d'autres, tels que le rapport d'épaisseur du pédoncule caudal, la longueur relative de la tête, le rapport de diamètre de l'œil et l'indice de forme de la nageoire caudale sont plus souvent individuels. Il n'y a donc pas de motif général qui se dessine dans la classification des traits relatifs.

En revanche, aucun trait relatif n'est spécifique pour toutes les espèces ou individuel pour toutes les espèces. De plus, dans la plupart des cas, des allométries



**Figure 1.3** – valeurs estimées du paramètre  $b$  par espèce, à l’aide d’ajustements par la méthode des moindres carrés. Les marques verticales indiquent les valeurs estimées et les barres horizontales donnent les intervalles de confiance à 95%. Les codes d’espèces sont ceux donnés en annexe I.  $db$  : hauteur du corps ;  $ls$  : longueur standard ;  $wb$  : largeur du corps ;  $ld$  : longueur de l’appareil digestif ;  $dp$  : épaisseur du pédoncule caudal.

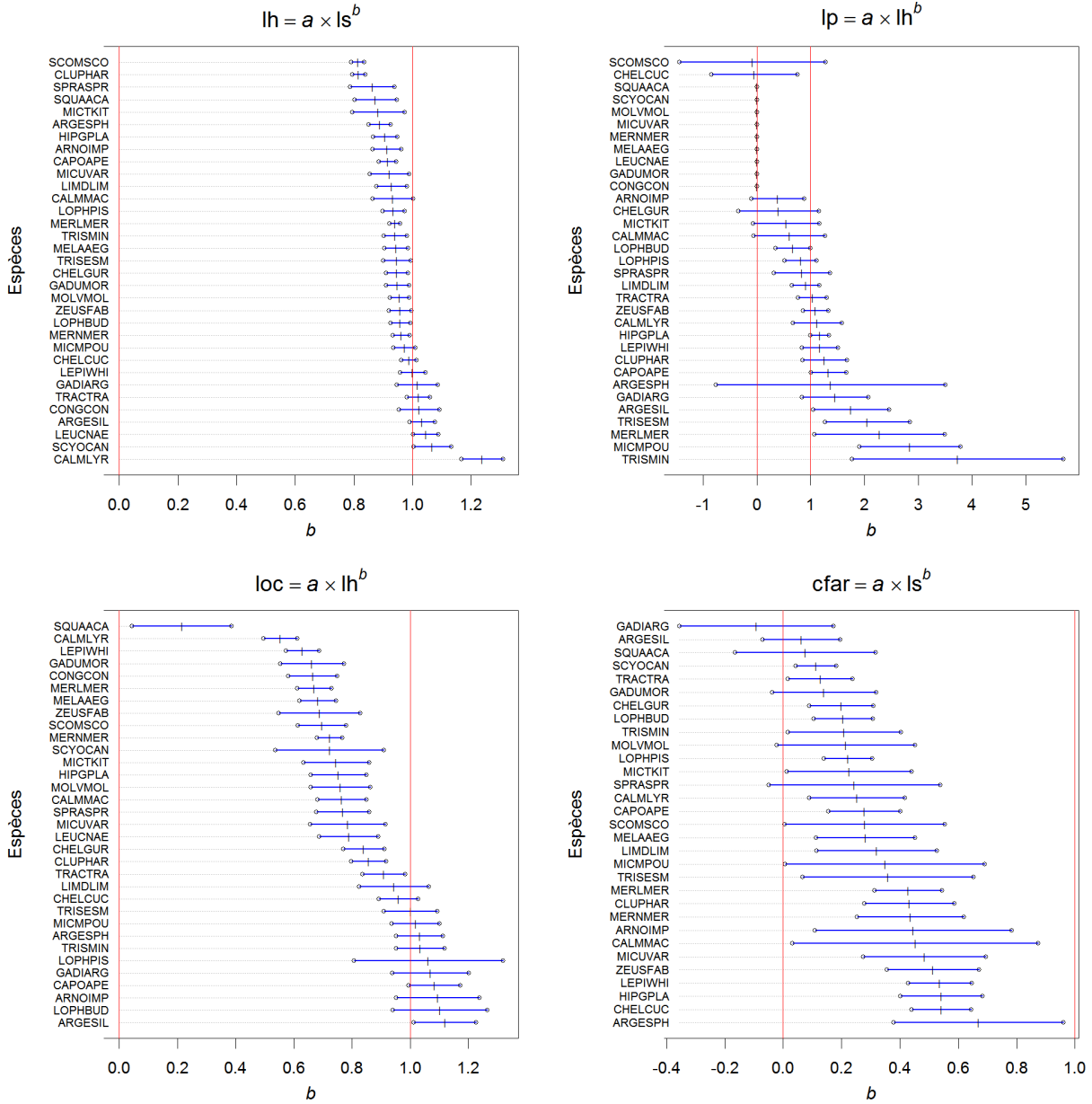
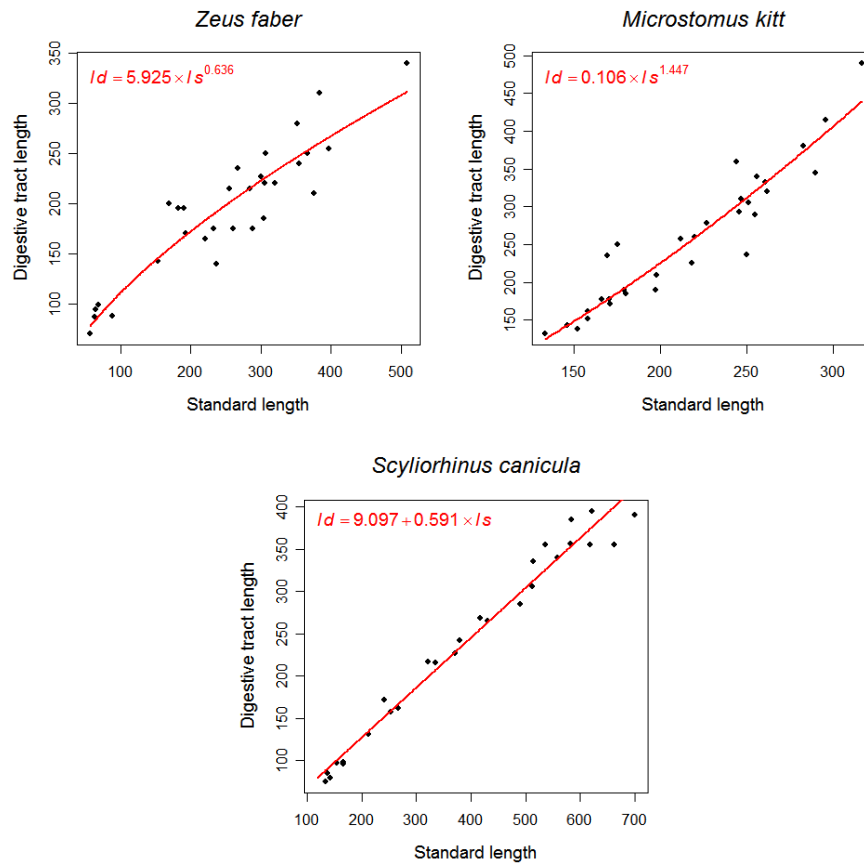


Figure 1.3 – (suite)

$lh$  : longueur de la tête ;  $ls$  : longueur standard ;  $lp$  : longueur de protrusion ;  $loc$  : longueur de l'œil ;  $cfar$  : indice de forme de la nageoire caudale.

négatives aussi bien que positives sont obtenues (exemples en figure 1.4).



**Figure 1.4** – Exemples de relations obtenues entre la longueur de l'appareil digestif et la longueur standard : a) allométrie négative ; b) allométrie positive ; c) isométrie.

Les représentations graphiques par relation et par espèce des ajustements obtenus figurent en annexe IV.

### 1.3.2.2 Analyses multivariées

Les résultats des ACP avec les traits relatifs, faites avec les données réelles sont présentés en figures 1.5 (composantes principales 1 et 2) et 1.6 (composantes 3 et 4), ceux pour les individus virtuels sans variabilité non expliquée en figures 1.7 et 1.8 et avec variabilité en figures 1.9 et 1.10. Il est pertinent de se limiter aux quatre premiers axes car ils portent environ 80% de l'information dans chacun des cas.

Sur le premier plan factoriel (figure 1.5, 1.7 et 1.9), les parts d'information expliquée par les deux premiers axes sont très proches dans les trois cas. Les structures mises en évidence sont similaires, comme l'indiquent en particulier les positions relatives des barycentres des différentes espèces.

L'étendue des groupes formés par les espèces est similaire dans les deux cas avec variabilité (données réelles ou rééquilibrées par taille).

Sur le plan formé par les axes 3 et 4 (figure 1.6, 1.8 et 1.10), la part d'information représentée est également proche dans les trois cas, de même que les structures.

Le premier plan de l'ACP avec les individus réels et en variables les traits fonctionnels relatifs (figure 1.5), représente 52,6 % de l'information du jeu de données.

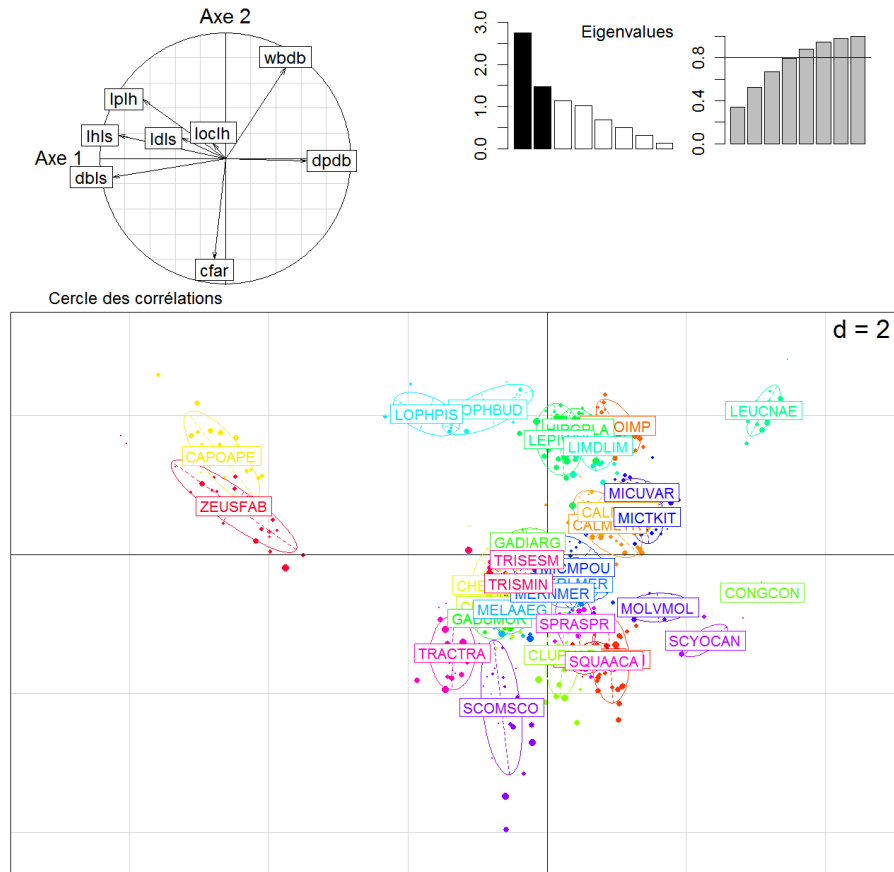
Le premier axe est négativement corrélé à la hauteur relative du corps, à la longueur relative de la tête et au rapport de protrusion, et positivement corrélé au rapport d'épaisseur du pédoncule caudal. Les contributions des traits fonctionnels aux composantes principales sont présentées dans le tableau 1.4. Ce sont les traits décrivant la forme du corps de profil (longueur relative du corps, hauteur relative du corps, rapport de protrusion et d'épaisseur du pédoncule caudal) qui contribuent le plus à cette première composante principale. Nous appellerons cet axe "axe de silhouette".

**Tableau 1.4** – Contributions (%) des variables (traits fonctionnels relatifs) aux quatre premières composantes principales de l'ACP 1.

Trait fonctionnel	Comp1	Comp2	Comp3	Comp4
ldls	4,5	1,8	36,5	23,2
lhls	26,5	2,3	4,1	0,06
dbls	29,2	1,5	1,2	5,3
wbdb	8,3	35,2	0,48	10,8
lplh	15,6	14,9	2,2	3,7
lochl	0,35	1,0	54,6	24,9
dpdb	15,3	0,03	0,49	24,9
cfar	0,3	43,2	0,40	7,1

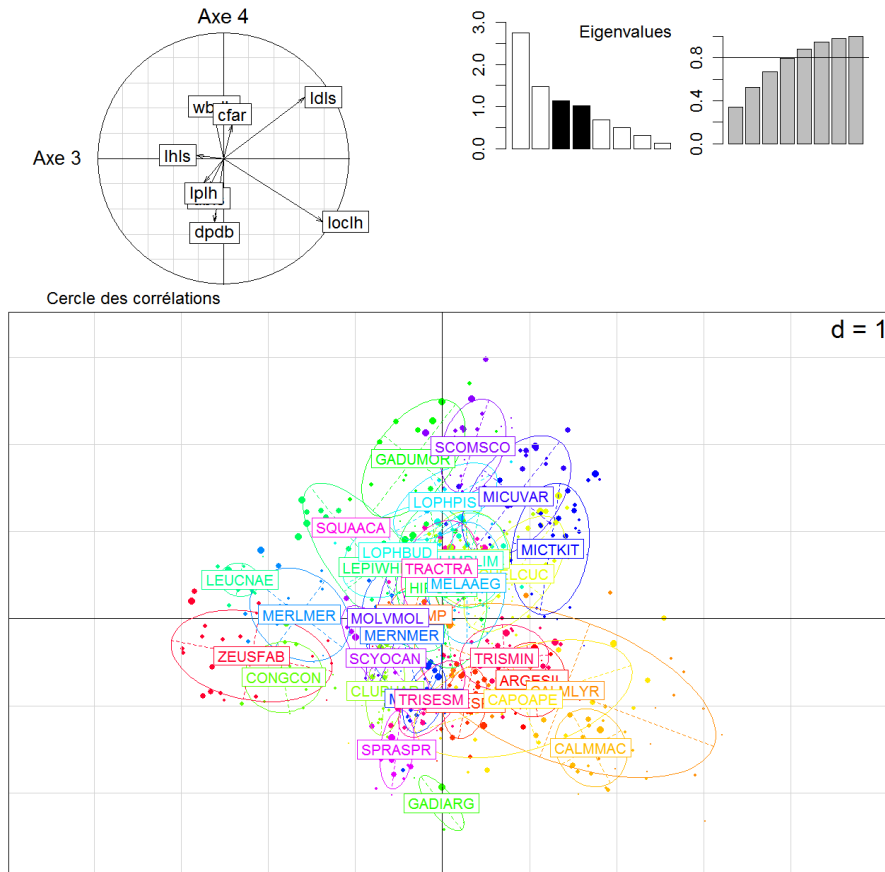
Le second axe, en revanche, est négativement corrélé à l'indice de forme de la nageoire caudale et, dans une moindre mesure, négativement corrélé à l'indice de compression du corps. Ce sont essentiellement l'indice de forme de la nageoire caudale et l'indice de compression du corps qui définissent cet axe (tableau 1.4). Il s'agit donc d'un "axe de forme de la nageoire et de compression corporelle".

Ce plan factoriel (figure 1.5) sépare les espèces en plusieurs groupes compacts, avec notamment le Saint-Pierre et le sanglier (ordre des zeiformes) qui se regroupent autour de valeurs fortement négatives sur l'axe 1, les individus du genre *Lophius*, regroupés vers des valeurs fortement positives sur l'axe 2, ou encore les poissons plats (ordre des pleuronectiformes), qui présentent des valeurs positives sur l'axe 2 et légèrement positives sur l'axe 1. Les gadiformes constituent un groupe proche des origines des deux axes. Les individus y sont en grande partie regroupés en fonction de leur taxonomie (ordre, famille), à un niveau plus élevé que l'espèce.



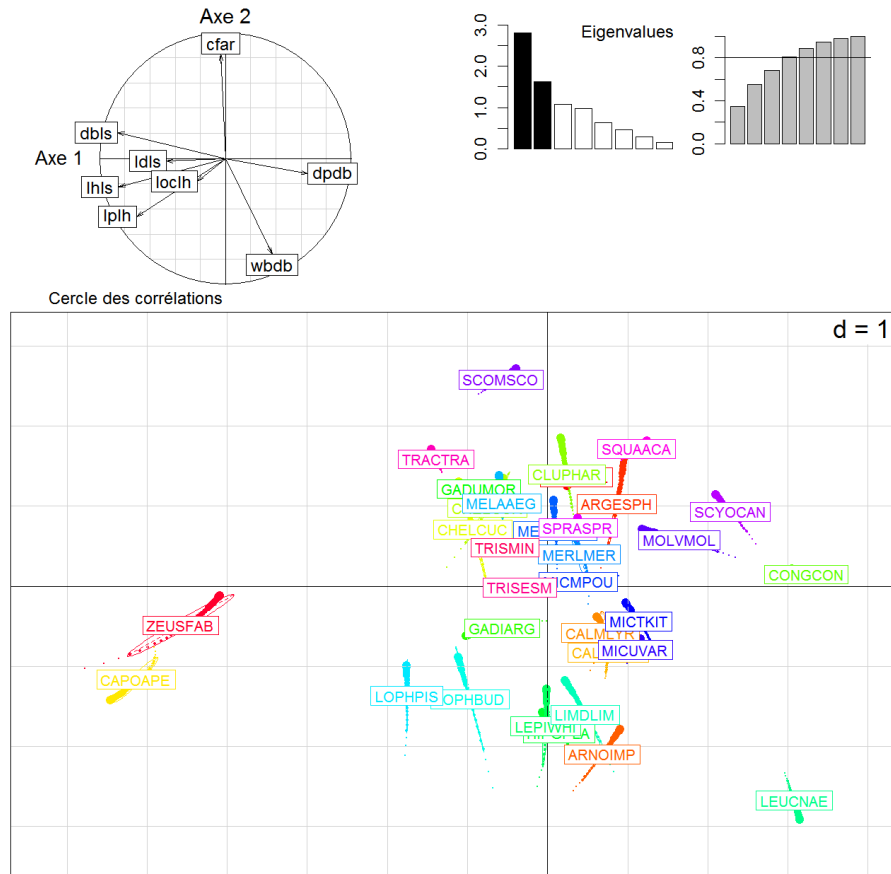
**Figure 1.5** – Premier plan factoriel (composantes 1 et 2) de l’ACP 1 sur les traits fonctionnels relatifs (données réelles). Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2. Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

Le premier axe décrit les silhouettes de profil des individus et le second la forme de la nageoire caudale et la compression (dorso-ventrale) du corps.



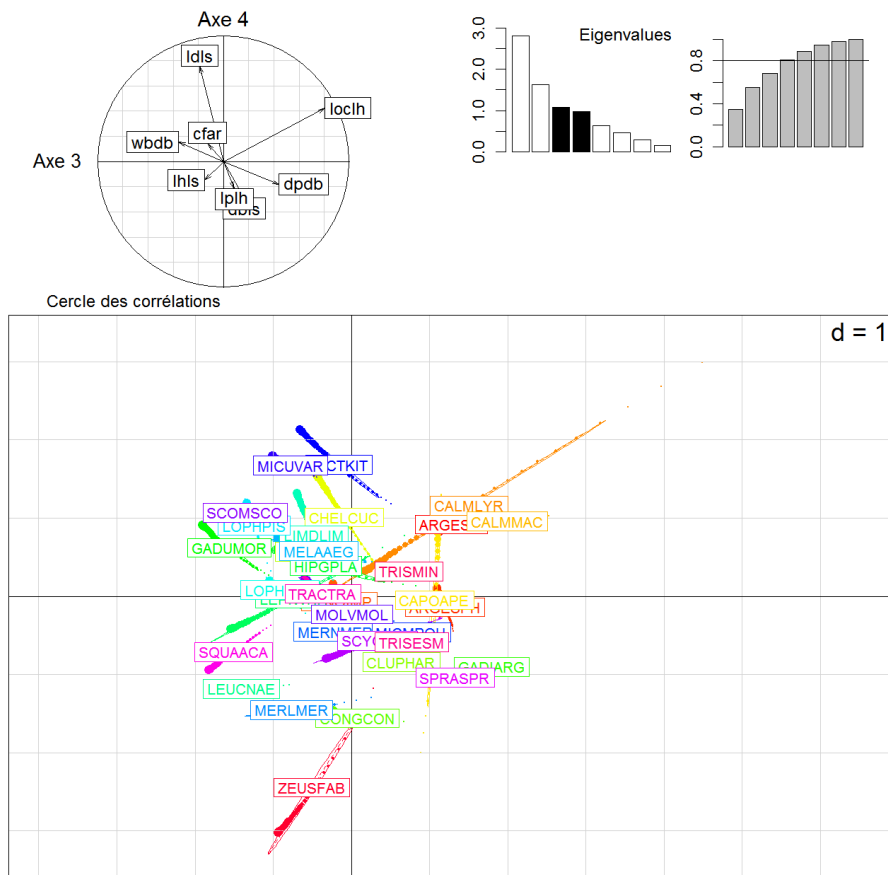
**Figure 1.6** – Second plan factoriel (composantes 3 et 4) de l'ACP 1 sur les traits fonctionnels relatifs (données réelles). Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2 Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

Ces deux axes décrivent essentiellement l'acuité visuelle ainsi que les capacités digestives.

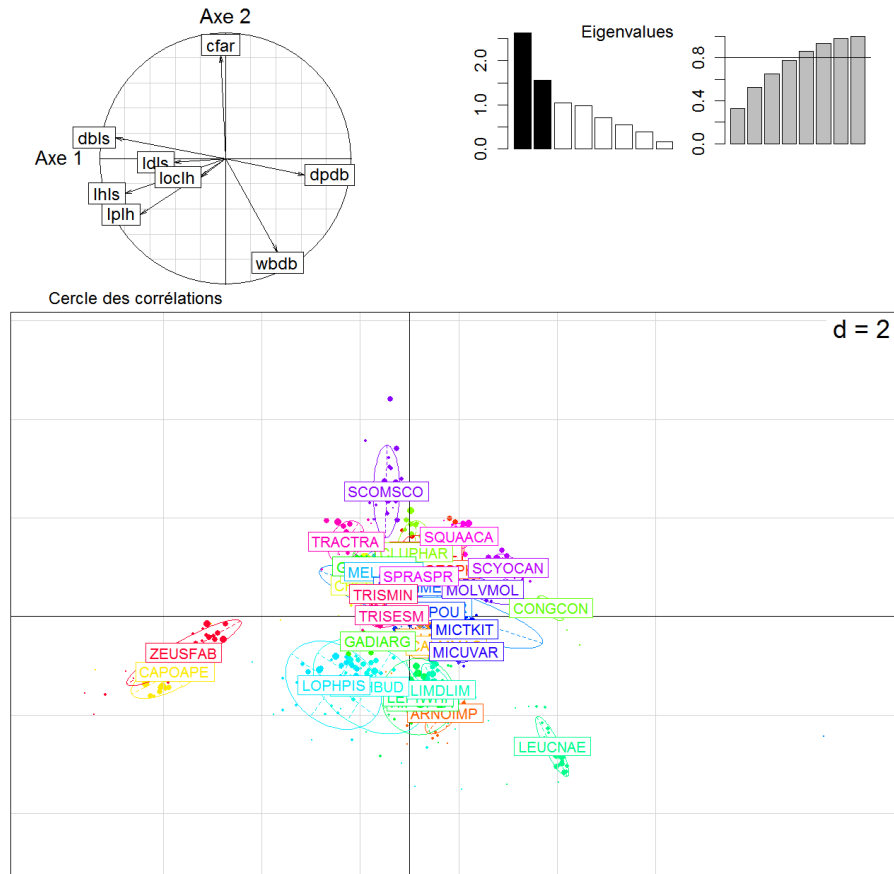


**Figure 1.7** – Premier plan factoriel (composantes 1 et 2) de l’ACP 2 sur les traits fonctionnels relatifs avec les individus virtuels sans variabilité. Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2 Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

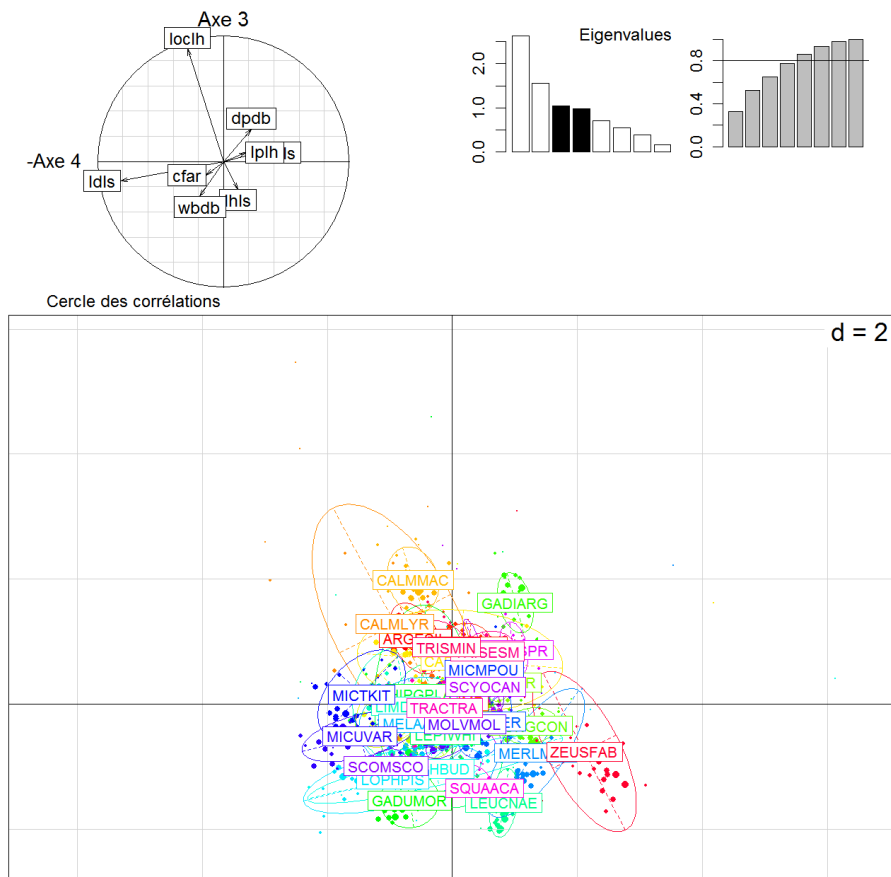




**Figure 1.8** – Second plan factoriel (composantes 3 et 4) de l'ACP 2 sur les traits fonctionnels relatifs avec les individus virtuels sans variabilité. Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en [section 1.2.2](#). Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.



**Figure 1.9** – Premier plan factoriel (composantes 1 et 2) de l’ACP 3 sur les traits fonctionnels relatifs avec les individus virtuels avec variabilité non expliquée. Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en [section 1.2.2](#) Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.



**Figure 1.10** – Second plan factoriel (composantes 3 et 4) de l'ACP 3 sur les traits fonctionnels relatifs avec les individus virtuels avec variabilité non expliquée. Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2 Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

Sur le plan formé par les axes 3 et 4 (figure 1.6 ; porteur de 26,9 % de l'information), ce sont les traits fonctionnels rapport de diamètre de l'œil et longueur relative de l'appareil digestif qui ressortent davantage. Ils ne semblent pas liés à un axe en particulier, mais tous deux sont bien représentés dans ce plan factoriel. Ces deux traits définissent environ 90 % du 3<sup>e</sup> axe (tableau 1.4), et près de 50 % du 4<sup>e</sup>. Notons que le rapport d'épaisseur du pédoncule caudal contribue également à hauteur de 25 % à la définition de cette composante principale. Le 3<sup>e</sup> axe pourra donc être qualifié “d'axe de l'acuité visuelle et des capacités digestives” et le 4<sup>e</sup> “d'axe secondaire de l'acuité visuelle et des capacités digestives”.

Les groupes d'espèces s'y recouvrent davantage et le regroupement de plusieurs espèces dans une même zone semble moins influencé par leur taxonomie que sur le premier plan factoriel.

Les résultats de l'ACP avec les individus virtuels sans variabilité aléatoire permettent d'éclaircir le rôle de la taille sur la place qu'occupent les individus dans l'espace des traits fonctionnels *relatifs*. Sur le premier plan factoriel (figure 1.7), si l'influence de la taxonomie mise en évidence grâce à l'ACP sur les données réelles apparaît clairement, l'influence intra-spécifique de la taille y est également sensible. Des trajectoires de croissance apparaissent au sein de plusieurs espèces dans ce plan factoriel.

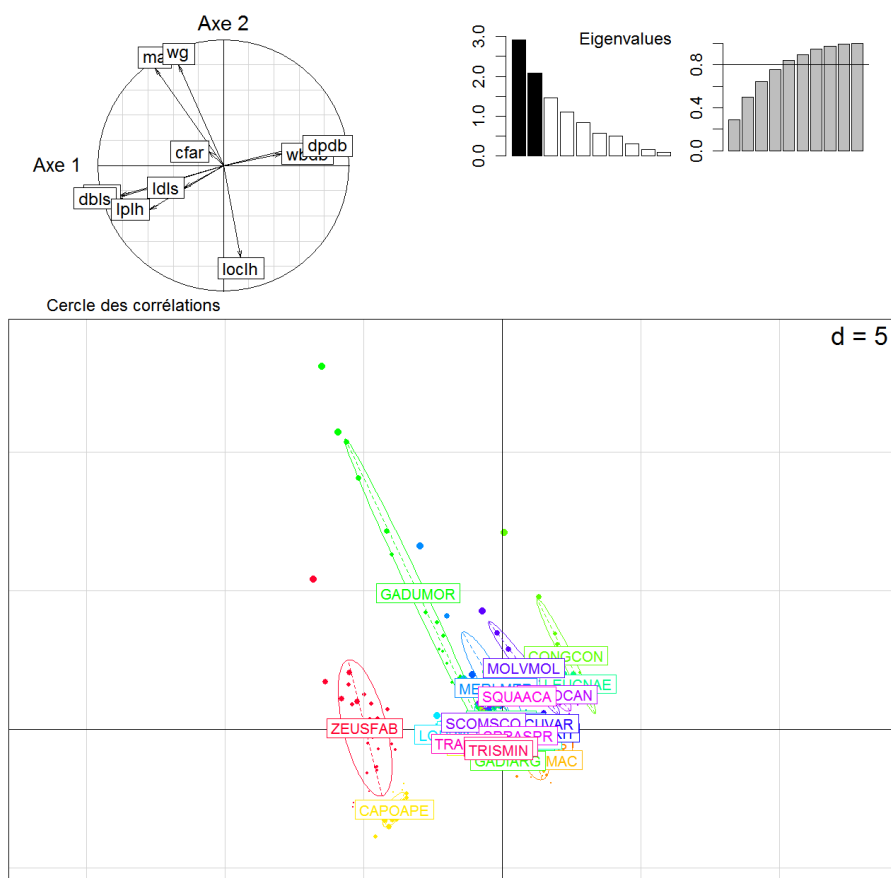
C'est également le cas sur le second plan factoriel (figure 1.8), mais de façon plus sensible, car davantage d'espèces y présentent des trajectoires de croissance marquées.

L'ACP effectuée avec tous les traits fonctionnels, y compris absolus, donne des résultats différents : le premier plan (figure 1.11) montre une première composante principale essentiellement expliquée par des traits relatifs (tableau 1.5), en particulier la longueur relative de la tête et le rapport d'épaisseur du pédoncule caudal, tandis que le second axe est fortement corrélé aux traits absolus (surface de la bouche et poids) ainsi qu'au rapport de diamètre de l'œil. La taille des individus semble donc avoir une forte influence sur leur projection sur cette composante principale (les plus grosses espèces ont les plus fortes valeurs sur l'axe 2).

Concernant le plan factoriel constitué des composantes principales 3 et 4 (figure 1.12), il fait essentiellement ressortir l'indice de forme de la nageoire caudale et dans une moindre mesure l'indice de compression du corps sur l'axe 3, et la longueur relative de l'appareil digestif sur l'axe 4. La taxonomie, à un niveau supérieur à l'espèce, semble jouer un rôle dans la projection des individus sur l'axe 3, avec des familles ou des genres qui ont tendance à se regrouper. Il faut cependant noter que des recouvrements importants apparaissent entre espèces taxonomiquement éloignées (*e.g.* *Lophius* spp, zeiformes, et certains pleuronectiformes). Sur le

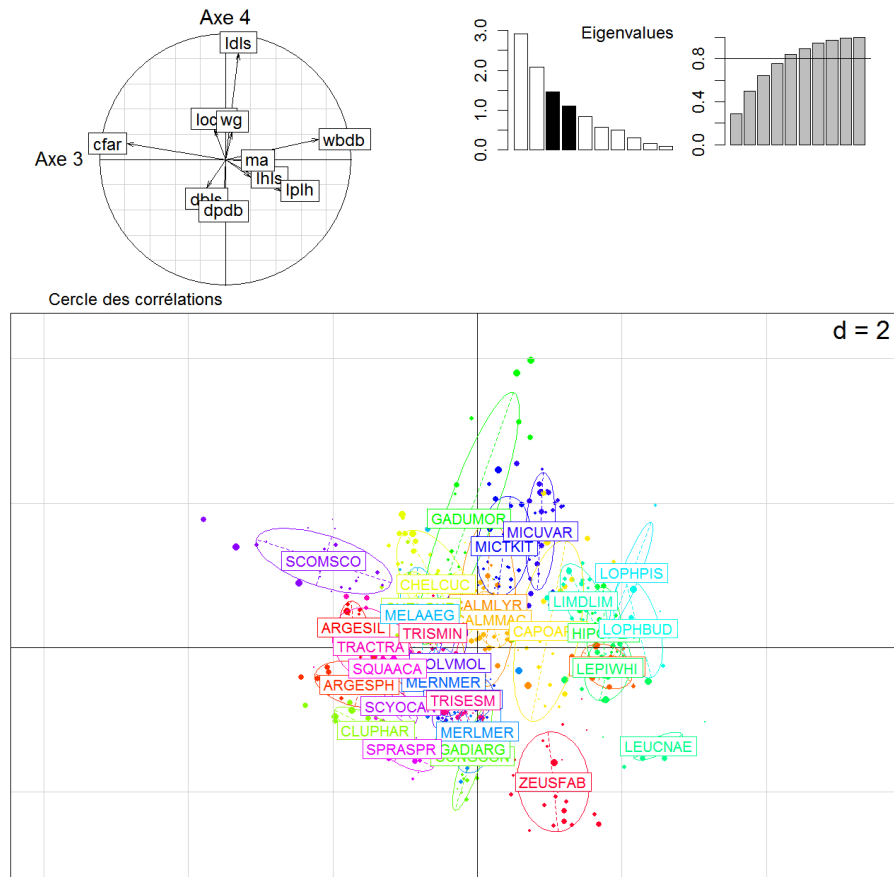
**Tableau 1.5** – Contributions (%) des variables (traits fonctionnels relatifs et absolus) aux quatre premières composantes principales de l'ACP 4.

Trait fonctionnel	Comp1	Comp2	Comp3	Comp4
ldls	3,4	1,5	0,75	65,0
lhls	23,2	2,7	2,8	1,8
dbls	25,0	3,3	1,6	4,5
wbdb	7,3	0,40	37,5	2,4
lplh	11,8	5,9	13,3	5,6
loch	0,6	25,4	0,57	5,3
dpdb	13,6	1,2	0,02	9,6
cfar	0,46	0,60	42,3	1,5
ma	10,2	28,4	1,1	0,01
wg	4,4	30,7	0,18	4,3



**Figure 1.11** – Premier plan factoriel (composantes 1 et 2) de l'ACP 4 sur les traits fonctionnels relatifs *et* absolus (données réelles). Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2. Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

4<sup>e</sup>, en revanche, la taxonomie semble jouer un rôle moins marqué.



**Figure 1.12** – Second plan factoriel (composantes 3 et 4) de l'ACP 4 sur les traits fonctionnels relatifs *et* absolus (données réelles). Les codes des traits fonctionnels dans le cercle des corrélations sont ceux donnés en section 1.2.2 Les groupes sont les espèces (codes détaillés en annexe I). Les tailles des points sont proportionnelles à la taille des individus dans la gamme de taille de leur espèce.

## 1.4 Discussion

### 1.4.1 Erreurs de mesure

L'étude des relations entre la moyenne, représentant la taille mesurée, et la variance de mesure, montre ici que cette dernière ne dépend pas de la taille du trait morphologique dans la plupart des cas. Il s'agit donc d'une erreur de lecture et positionnement qui est constante et peut être qualifiée d'erreur additive.

Trois cas ont été mis en évidence, pour lesquels la variance de mesure augmente avec le carré de la taille du trait. Cela signifie que l'erreur de mesure est, dans ce cas, proportionnelle à la taille du trait mesuré. La longueur standard, la longueur de la tête et la profondeur de la nageoire caudale présentent donc des erreurs de mesures multiplicatives. Ceci est cohérent avec les difficultés rencontrées lors des mesures de ces traits morphologiques.

Dans le cas de la mesure de la longueur standard, la limite entre la nageoire caudale et le pédoncule est parfois difficile à discerner chez certaines espèces (*e.g. Aspitrigla cuculus*). Il paraît donc cohérent que l'erreur de localisation de cette limite soit proportionnelle à la taille de l'individu.

En ce qui concerne la longueur de la tête, la difficulté provient du placement de l'appareil de mesure, en particulier pour les espèces présentant une tête large. En effet, la mesure doit être faite dans un plan sagittal, or l'extrémité de la fente branchiale et l'extrémité de la tête ne sont pas exactement dans le même plan. D'où des erreurs de mesures d'autant plus grandes que la tête est large (et donc l'individu grand).

Enfin, concernant l'envergure de la nageoire caudale, la difficulté réside dans l'élasticité de la structure : lorsque la nageoire caudale est étalée, son envergure peut varier, en fonction de la force appliquée pour l'étirer, ou – dans le cas où elle présente des déchirures, ce qui est inévitable chez certaines espèces – de la qualité du raccordement entre les différentes parties. Il est donc légitime de considérer que cette imprécision est proportionnelle à la profondeur de la nageoire.

Les coefficients de détermination ( $r^2$ ) des relations sont cependant relativement faibles. Ceci est probablement une conséquence de la mauvaise estimation de la variance, obtenue à l'aide de seulement quatre réplicats. Il est donc probable qu'avec une meilleure estimation de la variance, les relations soient plus marquées.

Pour la longueur standard et la longueur de la tête, quoique multiplicative, l'erreur de mesure reste très faible, comme le montrent les faibles coefficients de variation de ces deux variables (figure 1.1, page 38). Concernant l'envergure de la nageoire caudale, l'erreur de mesure est plus importante : le coefficient de variation

d'environ 5 % indique, si l'on fait l'hypothèse de la normalité de l'erreur de mesure, que dans plus de 30 % des cas, la mesure est hors de la gamme de valeurs constituée par la moyenne de l'envergure  $\pm 5$  %.

Quoi que le coefficient de variation diminue avec la taille mesurée, pour les autres variables (il est constant lorsque la variance augmente avec le carré de la moyenne), la figure 1.1 nous indique que leurs erreurs de mesures sont faibles. En faisant toujours l'hypothèse de normalité des erreurs de mesure, les valeurs des rapports (traits fonctionnels) sont comprises, dans 90 % des cas, dans une gamme de valeurs égale à la moyenne  $\pm 3,9$  % dans le cas du rapport longueur de la tête/longueur standard, jusque  $\pm 9,8$  % dans les cas du rapport épaisseur du pédoncule caudal/hauteur du corps et de l'indice de compression. Les estimations de ces rapports peuvent donc être considérées comme correctes.

En ce qui concerne l'indice de forme de la nageoire caudale, l'information sur l'erreur de mesure de la surface de la nageoire est manquante. Un intervalle de confiance ne peut donc être estimé. En revanche, l'intervalle de confiance de l'envergure au carré seule, est égal à sa *moyenne*  $\pm 19,5$  %. Comme l'erreur sur l'estimation de l'aire est probablement élevée elle aussi, l'intervalle de confiance de l'estimation de l'indice de forme doit être encore plus étendu.

## 1.4.2 Caractérisation des traits fonctionnels

### 1.4.2.1 Classification des traits fonctionnels

Au vu des résultats de la classification des traits fonctionnels, une première chose qui peut être remarquée est le très faible nombre d'ordonnées à l'origine qui sont significatives pour le nombre de relations linéaires (voir tableau 1.3, page 41). Ces cas représentent environ 3,3 % des relations linéaires, ce qui est inférieur aux 5 % de risque de rejet de l'hypothèse  $\mathbf{H}_0''$  ( $a' = 0$ ) alors qu'elle est vraie. Par ailleurs, l'estimation de l'ordonnée à l'origine peut-être fautive si le modèle n'est pas linéaire en deçà des tailles considérées ( $< 60$  mm dans la plupart des cas). Ce sont donc des extrapolations.

Comme aucune ordonnée à l'origine n'est significative au seuil de 1 %, il est fort probable que les quelques cas significatifs avec un risque  $\alpha$  de 5 %, observés dans le tableau de classification (tableau 1.3, page 41) ne soit que le résultat d'erreurs de première espèce.

Les résultats de classification n'en sont toutefois que peu affectés d'un point de vue général.

Parmi les traits majoritairement individuels, les causes de ces changements de



valeurs du trait, au sein d'une espèce, avec la taille de l'individu, peuvent être multiples. Pour certains traits fonctionnels, elle peut être structurale. Cela signifie que la croissance du trait morphologique correspondant est contrainte par d'autres raisons que la croissance individuelle, et de telles contraintes peuvent notamment être liées à la complexité d'un organe. C'est ce que semble indiquer, dans le cas de la taille de l'œil, le fait que parmi les 21 espèces pour lesquelles une allométrie est mise en évidence entre la longueur de l'œil et la longueur standard (ou la longueur de la tête), 19 présentent une allométrie négative (20 dans le cas de la relation entre longueur de l'œil et longueur standard). Ce fait pourrait être interprété comme résultant d'une contrainte structurale sur la croissance de l'œil. Le fait que chez certaines espèces, comme *Argentina silus* et *Gadiculus argenteus*, l'œil croisse plus vite que l'individu est donc le signe d'une probable stratégie visant à augmenter leur acuité visuelle au cours de leur développement. L'hypothèse d'une cause structurale peut également être émise dans le cas de la longueur relative de la tête (traits **lhls**) et du rapport d'épaisseur du pédoncule (**dpdb**), bien qu'elle paraisse moins évidente dans ces deux cas.

En revanche, pour d'autres traits, comme l'indice de forme de la nageoire caudale, l'hypothèse structurale paraît plus difficile à justifier. Il pourrait donc s'agir de stratégies visant à modifier les capacités individuelles vis-à-vis d'une fonction, au cours de la croissance. Dans le cas de l'indice de forme de la nageoire caudale, une telle stratégie d'augmentation des capacités de nage et du niveau métabolique semble partagée par la plupart des espèces.

Pour les traits fonctionnels présentant une majorité de cas spécifiques, l'hypothèse de fortes contraintes structurales autres que la taille peut être écartée. Dans ces cas, l'occurrence d'espèces pour lesquelles ces traits sont individuels semble également relever de stratégies de modification des fonctions écologiques au cours de l'ontogenèse. Ceci semble particulièrement marqué pour la largeur du corps, qui présente de fortes divergences de croissance (par rapport à sa hauteur : indice de compression du corps) entre les espèces, avec des cas d'allométries négatives ou positives. Ou encore pour la longueur relative de l'appareil digestif, constante pour la plupart des espèces, mais présentant une croissance importante dans quelques cas et une forte décroissance chez le Saint-Pierre. Ce qui semble indiquer, dans ce dernier cas, un changement de régime alimentaire au cours de la croissance, vers une piscivorie plus exclusive.

Il n'y a donc pas de schéma général qui se dessine, uniquement certaines tendances pour certains traits fonctionnels.

Préalablement à la caractérisation des traits fonctionnels, des hypothèses avaient été émises quant à leur caractère individuel ou spécifique. Le [tableau 1.6](#) permet

une comparaison entre les hypothèses de départ et les résultats obtenus.

**Tableau 1.6** – Hypothèses et résultats de caractérisation des traits fonctionnels. Un résultat en police grasse indique qu’il concerne plus des deux tiers des espèces étudiées.

Traits fonctionnels	Hypothèse	Résultats
<i>traits relatifs</i>		
indice de forme de la nageoire caudale ( <b>cfar</b> )	spécifique	<b>individuel</b> /spécifique
rapport d’épaisseur du pédoncule caudal ( <b>dpdb</b> )	spécifique	<b>individuel</b> /spécifique
longueur relative de la tête ( <b>lhls</b> )	spécifique	<b>individuel</b> /spécifique
hauteur relative du corps ( <b>dbls</b> )	spécifique	individuel/spécifique
rapport de diamètre de l’œil ( <b>loclh</b> )	spécifique	individuel/spécifique
indice de compression du corps ( <b>wbdb</b> )	spécifique	individuel/ <b>spécifique</b>
rapport de protrusion ( <b>lplh</b> )	spécifique	individuel/ <b>spécifique</b>
longueur relative de l’appareil digestif ( <b>ldls</b> )	spécifique (?)	individuel/ <b>spécifique</b>
<i>traits absolus</i>		
longueur standard	individuel	<b>individuel</b>
surface de la bouche	individuel	<b>individuel</b>
poids individuel	individuel	<b>individuel</b>

Il montre que seuls trois traits fonctionnels qui étaient supposés spécifiques le sont pour une majorité des espèces dans la communauté étudiée. Cela permet de souligner la sous estimation que l’on a tendance à faire, de l’importance de l’effet intra-spécifique de la taille sur des caractéristiques morphologiques en relation directe avec les fonctions écologiques des individus.

Ces résultats semblent aller dans le sens de l’existence de différentes stratégies de changement des fonctions écologiques au cours de l’ontogenèse, pour différentes espèces.

#### 1.4.2.2 Que discriminent-ils ?

La comparaison de l’ACP sur les données réelles avec celles sur avec les individus virtuels, montre une cohérence certaine entre les résultats des trois ACP. La conclusion peut être tirée que le déséquilibre dans la représentation des différentes classes de tailles n’aura pas une influence importante sur les interprétations de l’ACP sur les données réelles. Cette cohérence a également pour conséquence de rendre possible l’utilisation de l’ACP sur les individus virtuels, sans variabilité aléatoire, pour l’exploration des effets de la taille.

L’ACP 1 permet de mettre en évidence, sur le premier plan factoriel (figure 1.5), des traits fonctionnels assez fortement liés à la taxonomie, et ce, à des niveaux plus élevés que l’espèce. Un certain nombre d’espèces y sont effectivement groupées par ordre, avec notamment un groupe de pleuronectiformes en bas à gauche de la figure, les zeiformes regroupés vers des valeurs négatives sur l’axe 1 ou encore les gadi-formes, formant un groupe central. Cependant, des discriminations par ces traits

peuvent apparaître au sein d'un même ordre, comme le montrent les perciformes, représentés d'une part par *Scomber scombrus* et *Trachurus trachurus* (valeurs positives sur l'axe 2) et d'autre part par *Callionymus spp* (valeurs négatives sur cette même seconde composante principale).

Il ne semble pas y avoir d'axe qui discrimine davantage les ordres que l'autre dans ce plan factoriel : les deux sont complémentaires. Le second axe, essentiellement corrélé à l'indice de forme de la nageoire caudale et à l'indice de compression du corps, est à l'origine de plus de discrimination au sein des ordres (perciformes) et même au sein des familles (*e.g.* *Microstomus kitt*, séparé de *Limanda limanda* et *Hippoglossoides platessoides*, tous trois de la famille des *pleuronectidea*).

Les traits fonctionnels dominant dans ce plan factoriel (hauteur relative du corps, longueur relative de la tête, rapport de protrusion, rapport d'épaisseur du pédoncule caudal, indice de forme de la nageoire caudale et indice de compression du corps), ayant pour la plupart un sens fonctionnel bien documenté, sont assez fortement liés à la taxonomie des individus. La taxonomie, y compris à niveau aussi élevé que l'ordre, a donc une influence sur les fonctions écologiques dont ces traits sont les estimateurs.

Sur le plan factoriel formé par les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> composantes principales (figure 1.6), le recouvrement entre les groupes d'espèces est plus important que sur le premier plan. Par ailleurs, des regroupement par ordre ou famille ne se détachent pas, tandis que des regroupements d'espèces issues de groupes taxonomiques très différents apparaissent (par exemple le groupe formé autour des plus fortes valeur sur l'axe 3, par *Conger conger*, *Zeus faber*, *Merluccius merluccius* et *Leucoraja naevus*).

Les traits rapport de diamètre de l'œil et longueur relative de l'appareil digestif, qui sont tous deux bien représentés dans ce plan factoriel, sont donc plus indépendants de la taxonomie des individus que ceux qui ressortent dans le premier plan factoriel.

Le premier plan de l'ACP 2 (figure 1.7), faite avec les individus virtuels construits sans variabilité aléatoire, montre que l'effet de la taille au sein des espèces, bien qu'existant, est peu important au regard de l'effet de la taxonomie. Cependant, l'effet de la taille y semble plus marqué sur le second axe, dominé par l'indice de forme de la nageoire caudale et la compression dorso-ventrale du corps. Comme tous les traits utilisés dans cette analyse sont des traits relatifs, l'existence de trajectoires liées à la taille ne peut-être que le fruit des allométries de croissance.

Le second plan de l'ACP 2 (fig.1.8), en revanche, paraît dominé par l'effet taille. La majorité des trajectoires de croissance y sont essentiellement influencées par la taille de l'œil, les gros individus ayant de plus petits yeux par rapport à la taille de leur tête. Ceci est parfaitement cohérent avec les allométries négatives mises

en évidence au niveau spécifique. En revanche, quelques trajectoires de croissance (*e.g.* pour *Microstomus kitt* ou *Capros aper*) sont davantage liées à la croissance allométrique de l'appareil digestif.

Le premier plan de l'ACP 4 montre que de façon globale, la plupart des traits relatifs sont indépendants des traits absolus (corrélés à la taille des individus). La seule exception concerne le rapport de diamètre de l'œil, corrélé négativement au poids et à la surface de la bouche. Cela signifie qu'au niveau de la population également, les plus gros individus ont de plus petits yeux (relativement à leur taille). La taille relative de l'œil ne pourrait donc être utilisée pour comparer des stratégies adaptatives que pour des individus de même taille. La relativisation devient alors inutile. L'utilisation de la taille de l'œil comme variable absolue semble plus pertinente.

Ce qui apparaît globalement, semble également vrai au sein des espèces, comme le montrent les trajectoires de croissance spécifiques dans le second plan factoriel de l'ACP 2 (figure 1.8, page 49). En effet, chez la plupart des espèces, l'axe de la trajectoire est corrélé au rapport de diamètre de l'œil, avec les petits individus présentant des valeurs plus élevées sur ce trait (*i.e.* ont de plus grands yeux).

En revanche, quelques espèces présentent des trajectoires de croissance presque perpendiculaires à la variable rapport de diamètre de l'œil (*e.g.* MICUVAR), ce qui indique des stratégies différentes, davantage tournées vers l'augmentation de la taille relative de l'appareil digestif. Par ailleurs, l'interprétation des allométries positives entre la longueur de l'œil et la longueur standard pour des espèces telles que *Argentina silus* et *Gadiculus argenteus* (section 1.4.2.1) reste valide.

En conclusion cette étude a permis de clarifier ce qu'une approche écomorphologique est susceptible d'apporter au développement d'indicateurs basés sur les fonctions trophiques de prédation.

Si la taxonomie des individus reste une caractéristique clé de leur positionnement dans l'espace des traits fonctionnels, cette étude montre que la taille joue un rôle non négligeable, y compris pour les traits relatifs. Pour ces derniers, ceci résulte du fait de l'influence des allométries de croissance sur les valeurs des traits fonctionnels.

En se basant sur l'hypothèse (qui constitue la base de l'écomorphologie) que les traits fonctionnels renseignent sur les fonctions écologiques de l'individu, il ressort que tant la taxonomie que la taille de l'individu peuvent aider à identifier ces fonctions.

Par ailleurs, les différences de croissance allométrique ou isométrique entre espèces, ainsi que le fait que différentes espèces puissent présenter des trajectoires de croissance dans des directions différentes sur les plans factoriels constituent des

résultats intéressants. Toujours en se basant sur l'hypothèse d'une relation entre fonction et valeur des traits fonctionnels, ces résultats plaident en faveur de l'existence de stratégies spécifiques de modification des fonctions écologiques au cours de l'ontogenèse.

L'ensemble de ces résultats justifie donc l'utilisation d'une approche visant à tenir compte à la fois des effets de la taille et de la taxonomie sur les fonctions écologiques.



---

---

## CHAPITRE 2

---

# Identification de groupes de prédation basés sur la taille et l'espèce dans la communauté de poissons benthiques de mer Celtique à l'aide d'une approche écomorphologique

### Sommaire

---

<b>2.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>64</b>
<b>2.2</b>	<b>Article</b>	<b>65</b>
	INTRODUCTION	66
	MATERIALS AND METHODS	67
	RESULTS	74
	DISCUSSION	83
	References	85
	APPENDIX A	90
<b>2.3</b>	<b>Conclusions</b>	<b>96</b>

---

## 2.1 Introduction

Il a été montré dans le chapitre précédent que plusieurs traits fonctionnels, y compris relatifs à la taille, étaient susceptibles de discriminer des individus d'une même espèce mais de tailles différentes ainsi que des individus d'espèce différentes. À la lumière de ces résultats préliminaires, les traits fonctionnels paraissent pertinents pour mener l'exploration des fonctions trophiques dans une communauté de poissons en tenant compte à la fois des adaptations spécifiques et de l'influence de la taille sur les interactions trophiques.

Dans ce chapitre, nous proposons une méthode pour définir des groupes fonctionnels de prédation à partir de traits fonctionnels dans une communauté riche du point de vue de la taxonomie et des gammes de tailles présentes. Cette méthode est testée avec une sélection de traits fonctionnels quantitatifs caractérisés au Chapitre 1 sur la communauté de poissons démersaux de mer Celtique. Certains n'ont pas été retenus en raison de trop faibles évidences de leur intérêt dans ce type de communauté (si la taille de l'œil semble étroitement liée à l'acuité visuelle dans des eaux peu profondes, ce lien reste discutable dans des communautés vivant à des profondeurs supérieures à quelques dizaines de mètres); d'autres ont été adaptés pour faciliter l'anticipation des fonctions d'après la morphologie (*e.g.* le diamètre moyen de la bouche a été préféré à sa surface, plus délicate à lier avec la sélection des proies par la taille). À ces traits fonctionnels quantitatifs ont été ajoutés une sélection de traits fonctionnels qualitatifs (orientation de la bouche et présence/absence de barbillons), retenus pour leur facilité de collecte et leur intérêt écologique. La méthode développée doit donc permettre d'incorporer différents types de données.

Ces groupes fonctionnels sont définis dans le but de décrire les relations trophiques plus finement qu'en se basant sur la taille ou l'espèce seule. La capacité des groupes à décrire les fonctions de prédation est testée en comparant fonctions potentielles (les capacités conférées par la morphologie) avec les fonctions réalisées (régimes alimentaires). Ces résultats sont comparés à ceux obtenus avec des groupes de taille afin de vérifier l'apport d'une telle méthode à une meilleure description des fonctions trophiques.



## 2.2 Article

### Identification of species- and size-based predation groups in the Celtic Sea demersal fish community by an ecomorphological approach.

Y. REECHT<sup>1</sup>, M.-J. ROCHET<sup>1</sup>, V. M. TRENKEL<sup>1</sup>, S. JENNINGS<sup>2</sup> AND J. K. PINNEGAR<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *IFREMER, Rue de l'Île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 NANTES Cedex 03, FRANCE*

<sup>2</sup> *Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft Fisheries Laboratory, Lowestoft NR33 0HT, UK.*

*(In prep.)\**

The definition of functional groups helps to categorize individuals and species in food webs for the purposes of analysis and modeling. An ecomorphological method was developed, with focus on predation functions, to define size-and-species-driven functional groups in a taxonomically diverse Celtic Sea fish community. Eleven functional traits were described for 930 individuals from 33 species and these traits were used to define 12 functional groups. The composition of the functional groups defined by the analysis was driven by size and taxonomy. Size effects were revealed by size differences among groups and ontogenic changes in group membership for seven species. Taxonomic effects were revealed because several species were assigned to only one functional group despite spanning a wide range of body sizes. When the diet compositions of fishes in the functional groups were compared, morphology-based predictions accounted for 40% to 56% of the variance in diet. This was greater than the variance that could be explained solely on the basis of size (26% to 36% of variance explained).

Key words: trophic functions; ecomorphology; functional groups; predation; species; size

---

\*. Cet article a été initialement soumis le 10 avril 2009 à *Journal of Fish Biology* et rejeté le 24 juin ; j'envisage de le re-soumettre à la même revue après modification.

## INTRODUCTION

To describe the properties of marine food webs and to predict how they respond to human impacts requires an understanding of the types and strengths of interactions among components of the web. The classification of individuals and/or species into functional groups may help to improve our understanding of these complex interactions by providing simplifications that are tractable for analysis. Functional groups can therefore be useful tools to study, monitor and manage marine communities. Biological components of food webs tend to be described in two principal ways: as species groups (*e.g.* Dumay *et al.*, 2004; Heath, 2005) or size-based groups (Jennings *et al.*, 2002; De Roos *et al.*, 2003; Shin *et al.*, 2005). The size based approach relies on the assumption that size, because of its relationships with life history traits, metabolic rates and energy transfer, can be used as a surrogate for trophic position. However, few studies have investigated effects of both size and taxonomy to describe the functional roles within communities (but see Garrison & Link, 2000a,b; Inoue *et al.*, 2005). The difficulties in developing such approach lie in the limited knowledge about ecological functions at different life history stages and make identifying functionally homogeneous size-and-species based groups a challenging task.

Effect functions, hereafter referred to as ‘functions’, describe how an entity affects its environment (Naeem & Wright, 2003; Jax, 2005). The ecomorphological approach may provide a useful framework for investigating the contribution of size and species identity to defining functions. This approach is based on the assumption that morphology is shaped by evolution of functions (review: Sibbing & Nagelkerke, 2001). For instance, the traits that constrain the range of prey that a predator can catch, handle and digest will determine the impact of this predator on the ecosystem (*i.e.* its predation effect function). A number of recent studies have provided evidence for relationships between morphology and function (*e.g.* Hjelm *et al.*, 2001, 2003; Carroll *et al.*, 2004).

A range of functional traits are known to be related to diet. For example, fishes with long relative gut length feed on hard to digest and energetically poor food (*i.e.* algae, detritus), while fishes with short guts tend to be piscivores that feed on energy and protein rich prey (Piet *et al.*, 1998; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Xie *et al.*, 2001; Boyle & Horn, 2006; Ibañez *et al.*, 2007) and fishes with greater gape tend to select larger prey (Luczkovich *et al.*, 1995; Norton, 1995; Persson *et al.*, 1996; Labropoulou & Eleftheriou, 1997; Piet *et al.*, 1998; Scharf *et al.*, 2000; Xie *et al.*, 2001; Lima-Junior & Goitein, 2003; Ward-Campbell *et al.*, 2005; Ibañez

*et al.*, 2007).

Here, a method is proposed to define size and species-based functional groups in a fish community, focusing on predation functions in Celtic Sea fishes and using an ecomorphological approach. Morphological measurements are used to predict different processes contributing to the predation function, here called sub-functions: (1) the swimming capacity and its relationship with pursuit ability and energy needs (2) the type of approach to capture prey and (3) the potential size range of prey and digestive capacity, including the ability to feed on prey with structures difficult to digest. The classifications obtained with these sub-functions are then combined to define functional groups. The extent to which the classification is driven by size and/or taxonomy is investigated and the suitability of a functional group-based classification for predicting differences in diet composition is tested by comparing and contrasting the observed diets of size-classes and species in the functional groups with the diets of groups defined solely on the basis of size.

## MATERIALS AND METHODS

### BIOLOGICAL MATERIAL

Data from the ground-fish survey EVHOE were used to identify the most abundant species in the Celtic Sea food-web. This annual survey covers the Celtic Sea (ICES Statistical Areas VIIIf to h and j) in November and December every year. It is stratified by depth (seven levels) and by area (South, North-East and North-West).

For species with occurrence  $> 10\%$  (where occurrence=number of hauls with species present/total number of hauls), those species (1) with densities  $> 50$  individuals  $\cdot \text{km}^{-2}$  or  $> 9 \text{ kg} \cdot \text{km}^{-2}$ , (2) that together contributed to  $80\%$  of biomass in at least one stratum when ranked by biomass were selected. Thirty-three fish species were selected based on these criteria applied to data for 1997-2005.

Individuals were sampled in the Celtic Sea in 2006. Each species was sampled across the whole size range caught; target sample size was 30 individuals per species. The largest individuals were measured on board. Others were frozen and subsequently measured in the laboratory.

Diets were described by stomach content data for the most abundant fish predators, recorded in the Celtic Sea between 1977 and 1994 (see Pinnegar *et al.*, 2003, for details). Stomach contents were recorded in the guts of 66 predator species

as the number of prey items classified into 145 prey types, corresponding to the highest level of taxonomic resolution possible. Only two of the selected species, *Argentina silus* (Ascanius) and *Callionymus maculatus* (Rafinesque), were not included among the 66 predator species in the dataset.

## FUNCTIONAL TRAIT MEASUREMENTS

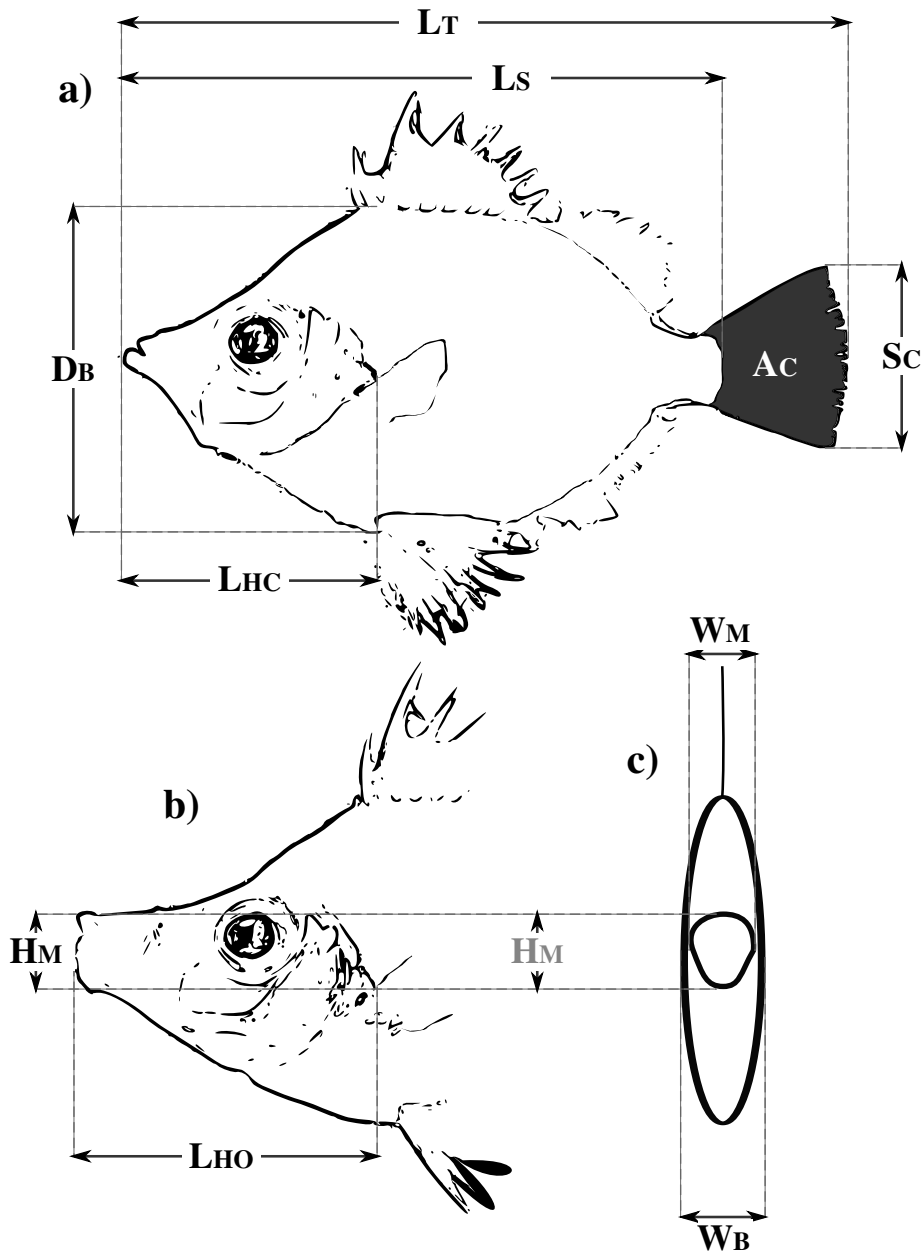
11 functional traits were calculated (Table I), based on measurements reported in Fig. 1. Total (or standard) length was not treated as a functional trait since mass and mouth gape were deemed to be more directly related to trophic functions. However, total length was recorded ( $L_t$ ; Fig. 1) to support subsequent prediction of traits from species and size.

To measure fin dimensions and areas, photographs of the fishes were taken with caudal fin widely spread. The span and area of fins were measured using ImageJ (version 1.38X, Rasband, 1997-2007).

**Table I:** List of functional traits recorded. Formula are based on measurements listed in Fig. 1. The first column indicates to which sub-functions these functional traits are related. References report relationships between morphological traits and predation functions.

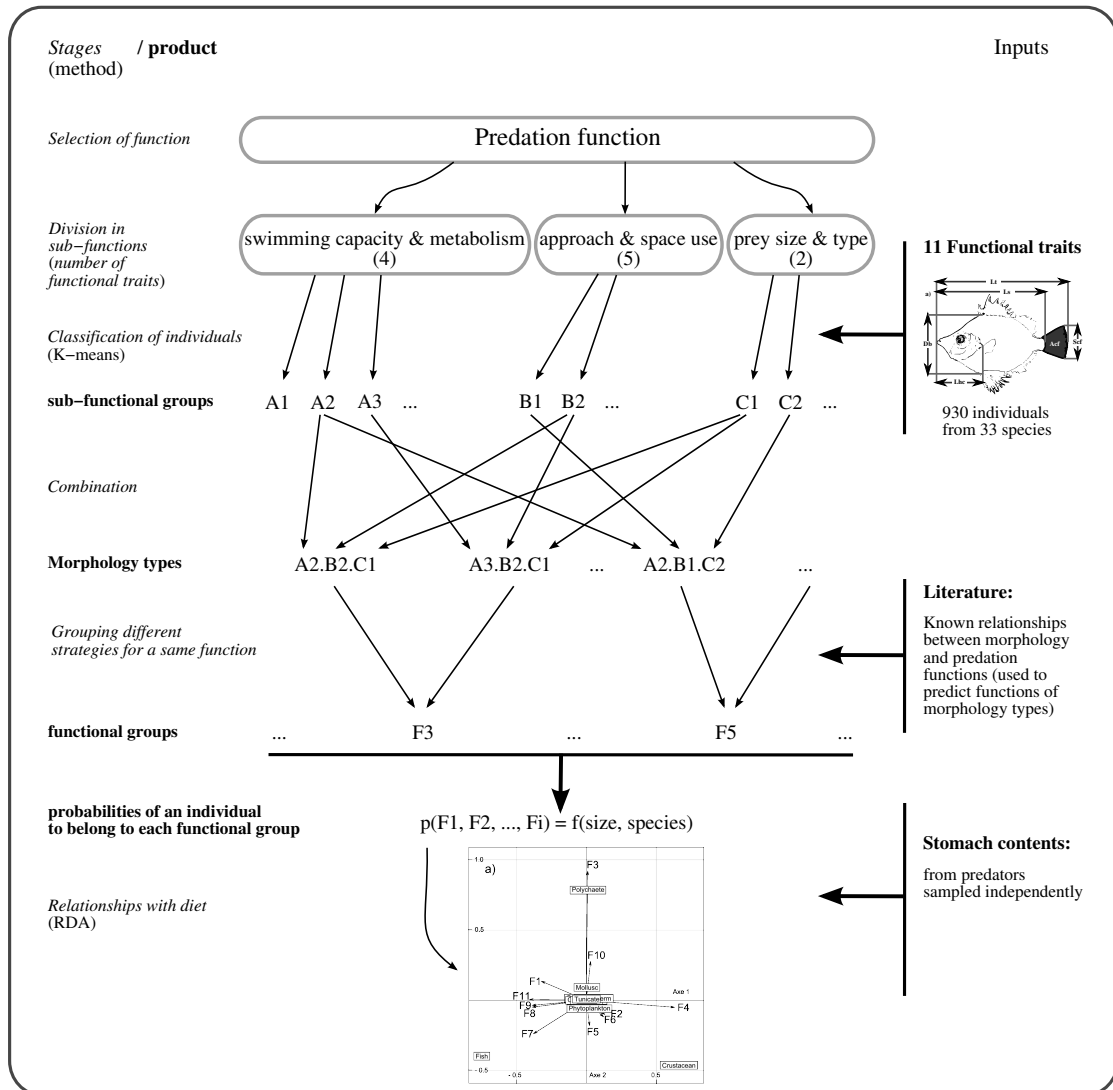
Measurements not shown on Fig. 1 are  $M_w$ : wet mass (g, precision scale);  $L_G$ : gut length from beginning of oesophagus to the anus (mm, flexible ruler); B: presence/absence of barbels and O: mouth orientation (ordinal categories: ventral = 1, ventral/terminal = 2, terminal = 3, terminal/dorsal = 4, dorsal = 5).

Sub-function	Functional trait (unit)	Formula definition	References
prey size & type	mean mouth diameter (mm)	$(H_M + W_M)/2$	Piet, 1998; Scharf <i>et al.</i> , 2000; Hjelm <i>et al.</i> , 2003
	relative gut length	$L_g/L_s$	Xie <i>et al.</i> , 2001; Boyle & Horn, 2006
swimming capacity & metabolism	individual weight (g)	$W_w$	
	relative body depth	$D_b/L_s$	Hjelm <i>et al.</i> , 2001, 2003; Svanbäck & Eklöv, 2004
	relative body width	$W_b/L_s$	Piet <i>et al.</i> , 1998; Sibbing & Nagelkerke, 2001
	caudal fin aspect ratio	$S_{cf}^2/A_{cf}$	Palomares & Pauly, 1989, 1998
type of approach & space use	relative head length	$L_{hc}/L_s$	
	relative protrusion length	$(L_{ho} - L_{hc})/L_{hc}$	Sibbing & Nagelkerke, 2001
	relative mouth opening	$(2\pi \cdot H_m \cdot W_m)/$ $(2\pi \cdot D_b \cdot W_b)$	
	presence/absence of barbels	B	Piet, 1998
	orientation of opened mouth	O	Sibbing & Nagelkerke, 2001; Ward-Campbell <i>et al.</i> , 2005



**Figure 1:** Measurements performed on individual fish. a) Fish with closed mouth:  $L_S$ : standard length,  $L_T$ : total length;  $L_{HC}$ : head length;  $D_B$ : maximum body depth;  $W_B$ : maximum body width (all in mm); both  $S_C$ : caudal fin span (pixels) and  $A_C$ : caudal fin area (pixels<sup>2</sup>) were assessed using image processing. b) Fish with fully opened mouth:  $H_M$ : mouth height,  $W_M$ : mouth width &  $L_{HO}$ : head length (all in mm). c) Frontal view, fully opened mouth:  $W_B$ : body width;  $W_M$ : mouth width (both in mm).

$L_T$  &  $L_S$  were measured using a fish measuring board (nearest mm), the other measurements with a digital calliper (nearest 0.1mm) up to 150mm, with a divider and a ruler (nearest mm) beyond.



**Figure 2:** Main stages of the analysis, their data inputs and outputs.

## IDENTIFICATION OF FUNCTIONAL GROUPS

The definition and analysis of functional groups was conducted in several stages summarised in Fig. 2.

Individuals with similar combinations of functional traits (Table I) were allocated to sub-functional groups that were assumed to reflect the ability to (A) swim, (B) approach their prey (detection, hunting strategies) and prey habitats (bottom, water column) and (C) eat similar prey types and size. Sub-functional groups were obtained using k-means with the algorithm of Hartigan & Wong (1979) with 25 sets of random centres. The optimal number of groups was defined graphically based on a step in the relationship of within groups sum of squares vs number of groups. To use k-means with mixed data types (sub-function ‘approach & space use’), additional steps were required before classification: a similarity matrix was

built, using Gower’s (1971) similarity index as modified by Podani (1999). This allows both ordinal and categorical data to be included. Metric properties were kept calculating a distance matrix as  $d = \sqrt{1-s}$  (Legendre & Legendre, 1998, p 276), with  $d$  the distance and  $s$  the similarity. The distance matrix transformed to euclidean (Lingoes, 1971) was then analysed using Principal Coordinates Analysis (PCoA, Legendre & Legendre, 1998) to obtain the coordinates of individuals in euclidean space.

The sub-functions were combined so that each group is a unique combination of the three sub-functional groups. Documented relationships between morphology and predation functions (reviewed in Sibbing & Nagelkerke, 2001) were used to infer the sub-function and function (combined groups) from morphology.

Several morphology types, can serve the same ecological function: thus morphologically homogeneous combined groups were defined as strategy groups. The potential functions predicted from morphology were used to further combine the strategy groups into functional groups, based on four predicted prey characteristics, each with two to three levels (Table II).

**Table II:** Potential prey characteristics used to gather predation strategy groups into functional groups. Sub-f. describe the related sub-functions of predators (A: swimming capacity; B: type of approach; C: prey size and type). A potential prey characteristic can rely on interactions between several sub functions. For instance, prey mobility may depend on swimming capacity and the strategy the predator uses to approach prey (e.g. ambush predation).

Prey Charac- teristic	sub-f.	levels	term in predation description	level description
prey habitat	B	bottom	benthic.....	prey found on or into the bottom
		water-column	water-column.....	prey near the bottom or pelagic
prey mobility	A, B	low	low-mobility.....	prey which cannot escape by swimming (low mobility compared to most fishes)
		medium/high	elusive.....	prey able to present swimming escape
prey size	C	small	small.....	predator mouth diameter $\leq 30$ mm
		medium	medium.....	$30 \text{ mm} < \text{predator mouth diameter} \leq 70$ mm
		large	large.....	predator mouth diameter $\geq 70$ mm
prey digestibility	C	difficult	omnivorous.....	plants, detritus, animals,...
		medium	hard-prey-feeders....	animals with protection
		easy	soft-prey-feeders....	animals with no or weak protection (fishes, worms, shrimps,...)

## SPECIES AND SIZE-BASED PREDICTIONS

Since the functional traits might change with size, individuals of the same species but different sizes may be assigned to different functional groups. Also owing to within-species inter-individual variability in morphology, individuals of the same size may end up in different groups. To predict the probability of an individual belonging to a functional group, according to its species and size, within-species size classes that were functionally homogeneous for each sub-function were graphically defined. The proportions  $> 10\%$  of sub-functional groups in these size-classes were rescaled (sum to 1) and used as probabilities.

To check whether functional groups were size-driven, inter-group differences in total length were tested using a Kruskal-Wallis rank sum test (Hollander & Wolfe, 1973). When the size effect was significant, it was examined whether the functional groups were only size-based by testing among-species size differences with a Kruskal-Wallis test, within each functional group. Significant differences would indicate an additional taxonomic effect on the classification.

## RELATIONSHIPS BETWEEN FUNCTIONAL GROUPS AND DIET

The dataset of Pinnegar *et al.* (2003) contained data on the stomach contents of 5047 predators within the species and size range of the functional classification, for which 8831 prey items had been recorded. Functional classification of predators was first predicted based on individual size and species identity. As the numbers of smaller prey items (typically zooplankton or smaller) were not recorded in a consistent way in the dataset, prey numbers were set to one in stomachs of *Argentina sphyraena* L., *Capros aper* L., *Clupea harengus harengus* L., *Scomber scombrus* L., *Sprattus sprattus sprattus* L. and *Trachurus trachurus* L. Three levels of prey identification were used (1) taxonomic groups (algae, cephalopods, chaetognath, cnidarian, crustacean, echinoderm, fish, mollusc, polychaete, tunicate, phytoplankton and uncategorised), (2) categories based on expected prey role (Table III) and (3) habitat (benthic-or-demersal and pelagic). As most stomachs contained few prey individuals and species, up to 20 individual predators of the same species and size class were pooled to decrease variability in the estimated prey proportions. Fishes diet-functional groups relationships were investigated using Redundancy Analysis (RDA) with the diet as explained variable and probabilities of functional group membership as explanatory variables (adapted from Ibañez *et al.*, 2007). RDA is an extension of multiple-regression to ordinate the explained matrix (e.g. characteristics of stomach contents, i.e. diet matrix) under the constraint of the



**Table III:** Prey categories: taxonomic groups of preys split according to expected habitat (benthic: bt; water-column: wc), digestibility (easy: ea; medium: md; difficult: di) and mobility (low: lo; elusive: el) (see Table II).

Category	description	Characteristics		
		habitat	digestibility	mobility
CRA	Crabs & lobsters	bt	md	
SHR	Shrimp + <i>Nephrops</i> spp	bt	md/ea	
EMA	Euphosids, Mysids, Amphipods, Isopods		md/ea	
ZOO	Copepods (zooplankton)	wc	md/ea	
GAS	Gasteropods	bt		lo
BIV	Bivalves	bt	md	lo
CEP	Cephalopods		ea	el
POL	Polychaetes & worms		ea	
URC	Urchins + holoturians	bt	md	lo
OPH	Ophiurids & starfish	bt	md	lo
SES	Sessile invertebrate	bt		lo
JEL	Jellyfish + sagita...	wc	ea	lo
CLU	Clupeoids (herring, sprat, anchovy) + <i>Argentina</i> spp	wc	ea	el
TRI	<i>Trisopterus</i> spp + silvery pout		ea	el
BWG	Blue whiting	wc	ea	el
GAD	Other gadoids		ea	el
FLA	Flatfishes	bt	ea	el
BEN	Other benthic fishes	bt	ea	el
MAC	Mackerel & horse mackerel	wc	ea	el
PEL	Other pelagic fishes	wc	ea	el
ELA	Elasmobranchs	bt <sup>a</sup>		el
VEG	Phytoplankton	wc	di	lo
OTH	Others: none categorised preys			

<sup>a</sup> for species in the dataset.

explanatory variables (e.g. a matrix of morphological characteristics). Rows were weighted by the number of prey used to assess the proportions. The percentage of constrained variance was tested using a Monte-Carlo routine ( $10^5$  simulations). RDAs were performed using R 2.7.1 (R Development Core Team, 2006) and the ADE4 package.

The analyses were repeated with individuals classified in size classes rather than functional groups (12 length classes on a log scale).

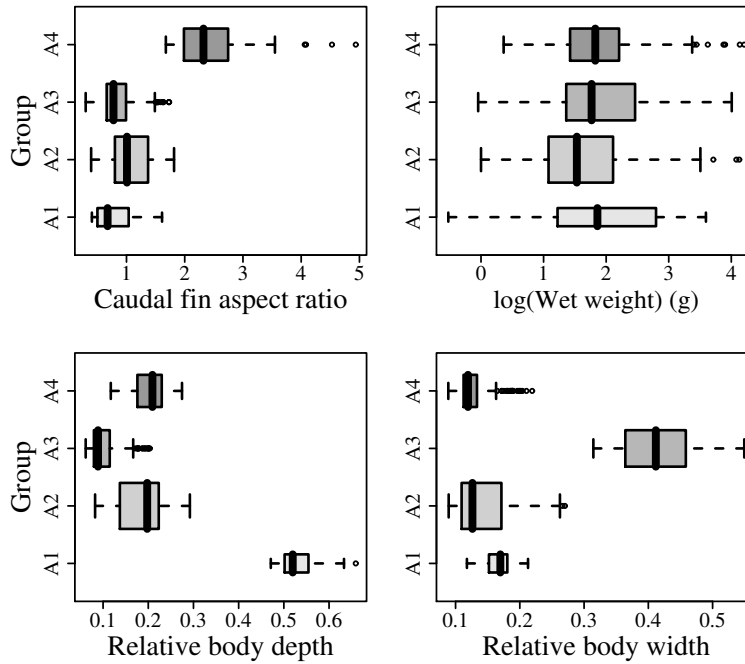
## RESULTS

### IDENTIFICATION AND CHARACTERISATION OF FUNCTIONAL GROUPS

The classification based on ‘swimming capabilities & metabolic rates’ revealed four sub-functional groups. Individuals in the group A1 were characterised by high relative body depth and low caudal fin aspect ratio (Fig. 3), and are therefore expected to have low capacity for sustained swimming and low metabolic rates. Moreover, their laterally compressed body make them ‘highly manoeuvrable individuals’. Those in group A2 were characterised by low caudal fin aspect ratio and low body width and depth relative to length (fusiform body). They are adapted for strong acceleration but not for sustained swimming and should have low to medium metabolism (‘burst swimmers’). Individuals from group A3 presented the widest and more dorso-ventrally compressed bodies (‘flatfishes’) and had low caudal fin aspect ratios and thus have also low capacity for sustained swimming and relatively low metabolism. In group A4, highest caudal fin aspect ratios and fusiform bodies are the sign of fish capable of sustained swimming and having higher metabolic rates (‘sustained swimmers’). In this classification, wet mass did not play an important role. *Conger conger* L. and *Leucoraja naevus* (Müller & Henle) were excluded from this classification because aspect ratio could not be calculated for species that lacked a defined caudal fin.

The classification based on ‘approach & space use’ revealed three groups. Group B1 was characterised by the presence of barbels and no protrusive terminal mouth, sometimes pointing downward (Fig. 4), and fishes in this group are therefore expected to feed near the bottom (possibly on muddy bottoms) and to be ‘fishes adapted to turbid conditions’. In group B2, short heads and protrusive mouths pointing downward, with small gape indicate individuals likely to catch preys directly on the bottom (‘bottom feeders’). Group B3 included individuals with large heads, a protrusive terminal or upward pointing mouth and medium to large relative mouth opening (‘suction, ram, pursuit or ambushed predators’). Except for ambush predators, most capture their prey in the lower part of the water column.

Classification based on potential ‘prey size & types’ revealed three sub-functional groups. Group C1 included animals characterised by small gapes limiting prey size and relatively long digestive tracts (Fig. 5), which are potential ‘small-hard-



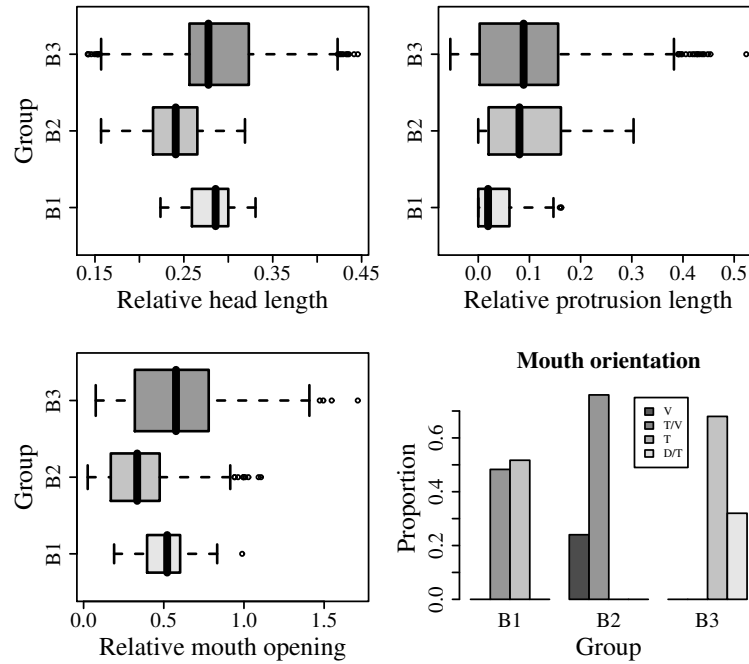
**Figure 3:** Summary of functional trait values by group for the swimming capabilities & metabolic rates sub-function. Group A1: high manoeuvrability; A2: burst swimming; A3: flatfishes; A4: sustained swimmers.

Thick vertical bar: medians; Boxes: inter-quantiles range; the whiskers extend to the data point at  $\leq 1.5$  times the box length away from the box; values outside this range are represented by points. Box widths are proportional to the square-roots of group size.

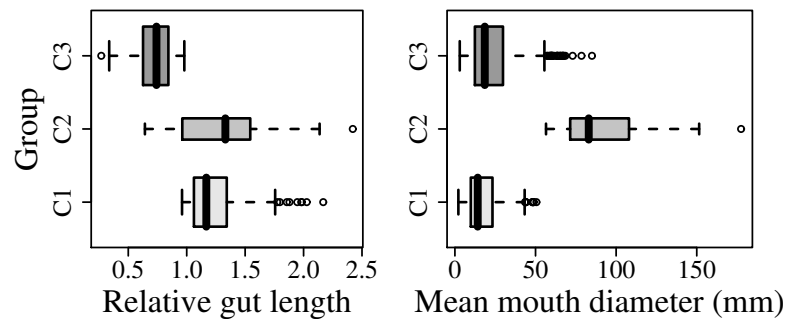
to-digest prey eaters'. Individuals from group C2 were characterised by long guts and large mouth opening and are potentially 'large-hard-prey eaters'. Those fishes in group C3 were characterised by short guts and small gapes and are therefore expected to feed on easy to digest animal preys of small size ('small-soft-prey eaters').

Size matters regardless of species for the 'prey size & type' sub-function only (Fig. 6). Individuals of the 'large hard-prey feeders' group (C2) are generally larger than those of other groups. In the sub-function 'swimming capacity & metabolic rate', a within species size effect was shown for five species (Fig. 7.a). For the sub-function 'prey size & type', a size effect appeared within seven species (namely *Zeus faber* L., *T. trachurus*, *Lophius piscatorius* L., *Lophius budegassa* (Spinola), *Gadus morhua* L., *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius) and *Limanda limanda* L.; Fig. 7.b). The sub-function 'type of approach & space use' was independent of size (Table IV). The morphology of functionally homogeneous species size-classes is summarised in Appendix A.

After combinations of groups from the three sub-functional classifications, 19 strategy groups were identified out of 36 possible combinations (Table V). Based

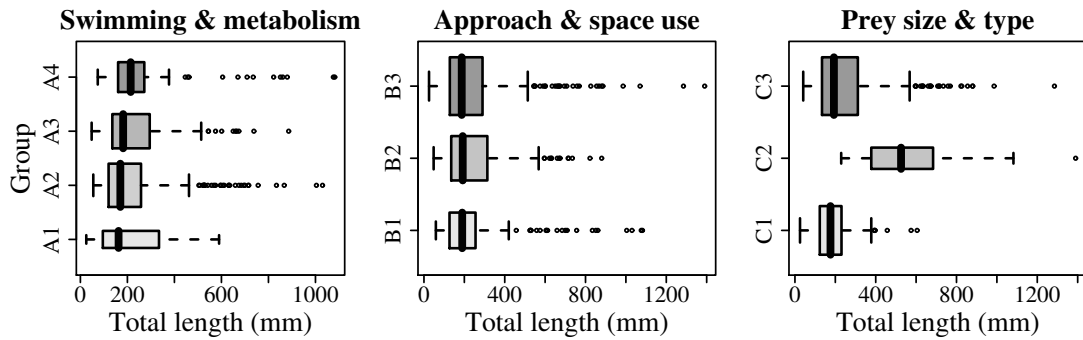


**Figure 4:** Summary of functional trait values by group for ‘type of approach & space use’ sub-function. Mouth orientation: V: ventral; T/V: terminal/ventrally oriented; T: terminal; D/T: dorsally oriented/terminal. Group B1: Fishes adapted to turbid conditions; B2: Bottom feeders; B3: Suction, ram, pursuit or ambushed predators. See Fig. 3 for box description.



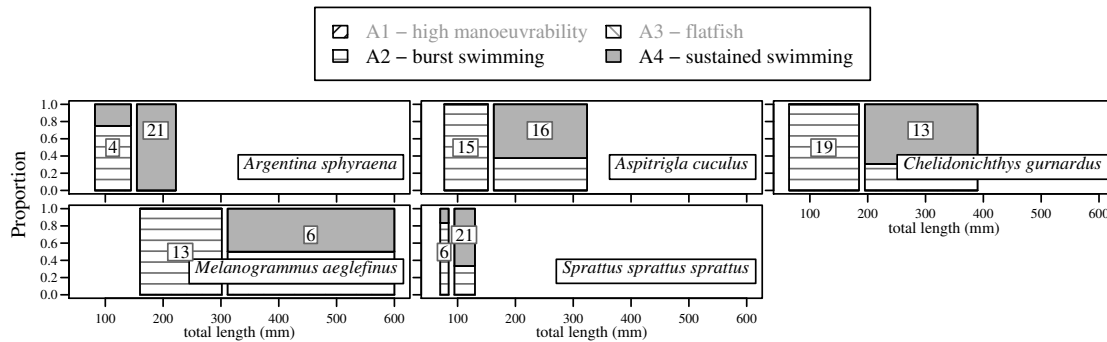
**Figure 5:** Summary of functional traits by group for ‘prey size & type’ sub-function. Group C1: small-hard-prey eaters; C2: large-hard-prey eaters; C3: small-soft-prey eaters. See Fig. 3 for box description.

on known relationships between morphology and predation functions, different strategies are used to feed on similar prey types (described in Table II). These were identified and amalgamated, leading to 12 predation groups (Table V). Size (total length) was significantly different among these functional groups (Kruskal-Wallis test,  $\chi^2 \simeq 223$ ,  $df = 11$ ,  $p \leq 2 \cdot 10^{-16}$ ). Potential omnivorous groups (F1 & 2) included the smallest individuals. In turn, the largest individuals seem adapted to feed mainly on medium or large and easy to digest prey (mainly fish; groups

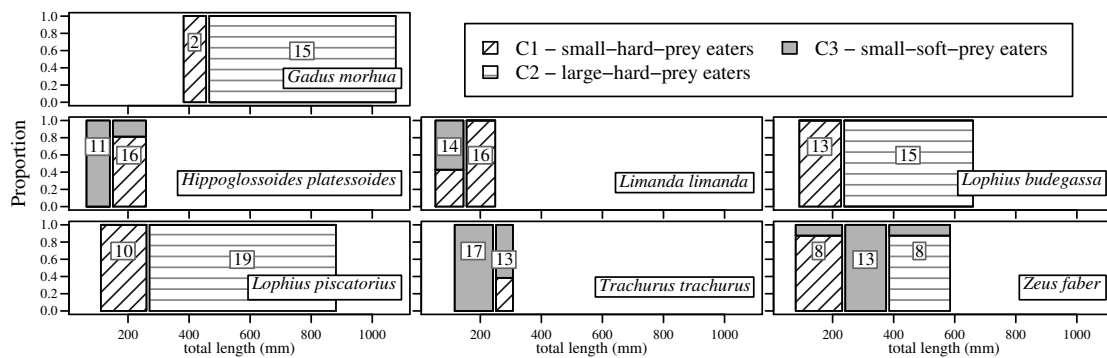


**Figure 6:** Distribution of individual size by group, for the three sub-functional classifications. Identification of groups as in Fig. 5 for ‘prey size & type’, Fig. 3 for ‘swimming capacity & metabolism’ and Fig. 4 for ‘approach & space use’. See Fig. 3 for box description.

a) Swimming capacity & metabolism



b) Size & type of preys



**Figure 7:** Proportion of individuals assigned to each group by size class and species for a) ‘swimming capacity & metabolism’ sub-functions, b) ‘prey size & type’. Only species with evidenced ontogenetic shifts are represented. Number of individuals is shown on each size class. Proportions < 10% not shown.

F12 & 9) or, in few cases, on harder prey (group F5).

Three functional groups were mono-specific (groups F8, 9 & 12; Fig. 8), two being defined by different size classes of *Z. faber*. All other groups were multi-specific and even included species belonging to different orders and/or families (listed in Appendix A), e.g. group F1 included both *Microchirus variegatus* (Donovan) (O.

**Table IV:** Species composition for groups of sub-function ‘type of approach & space use’

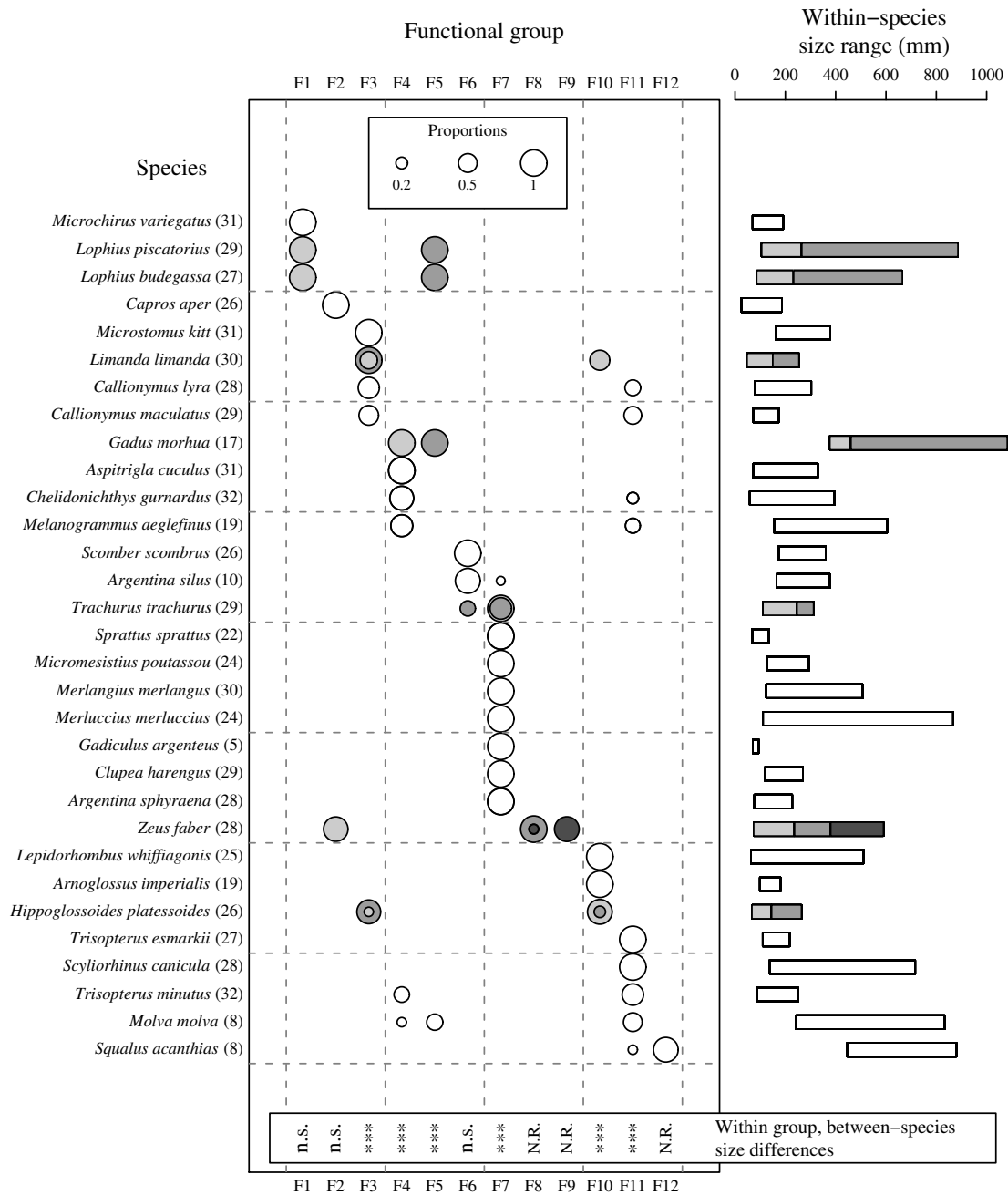
B1: fishes adapted to turbid conditions	B2: bottom feeders	B3: suction, ram, pursuit or ambushed predators
<i>Aspitrigla cuculus</i>	<i>Arnoglossus imperialis</i>	<i>Argentina silus</i>
<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Argentina sphyraena</i>
<i>Gadus morhua</i>	<i>Callionymus maculatus</i>	<i>Capros aper</i>
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	<i>Clupea harengus harengus</i>
<i>Molva molva</i>	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	<i>Conger conger</i>
<i>Trisopterus esmarkii</i>	<i>Leucoraja naevus</i>	<i>Gadiculus argenteus</i>
		<i>argenteus</i>
<i>Trisopterus minutus</i>	<i>Limanda limanda</i>	<i>Lophius budegassa</i>
	<i>Microstomus kitt</i>	<i>Lophius piscatorius</i>
	<i>Scyliorhinus canicula</i>	<i>Merlangius merlangus</i>
	<i>Squalus acanthias</i>	<i>Merluccius merluccius</i>
		<i>Microchirus variegatus</i>
		<i>Micromesistius poutassou</i>
		<i>Scomber scombrus</i>
		<i>Sprattus sprattus</i>
		<i>Trachurus trachurus</i>
		<i>Zeus faber</i>

Pleuronectiformes) and angler fishes (*Lophius* spp, O. Lophiiformes). Within these multi-specific functional groups, different species often had different sizes as shown for instance by within species size classes and Kruskal-Wallis test for group F10 and F4. Most within-species size classes were assigned to only one group, *e.g.* *C. aper*, *Microstomus kitt* (Walbaum) or *G. morhua* (Fig. 8), while for other species (*e.g.* *Melanogrammus aeglefinus* L., *C. maculatus*, *Trisopterus minutus* L.) some size-classes belonged to different functional groups, indicating within-species variability of morphology. For *Molva molva* L., the small sample size (8 individuals) did not allow to define size classes with different functions.

Seven species had a within species size effect (Fig. 8), owing to the persistence of within-species size effect for the sub-function ‘prey size & type’ (Fig. 7.b). Conversely, the within-species size effects shown for sub-function ‘swimming capacity & metabolism’ were removed by grouping strategies.

## PREDATION FUNCTION VERSUS DIET

According to RDAs, all diet composition matrices were significantly related to the functional classification ( $p < 10^{-5}$ ). Prey habitat was best predicted by functional groups, followed by prey category and taxonomic group (Table VI). In all cases, functional groups better explained diet than size groups, but except for prey habitat the difference was moderate. Functional groups with the lowest correlation with diet were least well represented in the stomach content data base.



**Figure 8:** Size and species composition of functional groups. Number of individuals is given in brackets after each species' name. Circle area is proportional to the proportion of a size class assigned to each group. Within group between-species size differences (Kruskal-Wallis rank tests): n.s.: non significant; \*\*\*:  $p < 10^{-3}$ ; N.R.: not relevant (mono-specific groups). Grey levels refer to different size groups within species.

**Table V:** Functional groups (FG) with their potential functional roles predicted from morphology. Group sizes (Lt: total length) are expressed as *mean*  $\pm$  *standard deviation*. SG: strategy groups.

The codes for the combined groups are built as the group codes for respectively the sub-functions ‘swimming capacity’, ‘type of approach’ and ‘prey type & size’, dot separated. For instance, an individual classified in groups A4, B1 and C3 of the corresponding sub-functions ends in functional group A4.B1.C3.

FG	Potential predation function	SG	... Characterisation/strategy	Lt (mm)
F1	benthic-small-prey omnivorous	A3.B3.C1	... ambushed/suction	141 $\pm$ 39
F2	water-column-small-prey omnivorous	A1.B3.C1	... suction feeding	119 $\pm$ 54
F3	benthic-low-mobility-small-hard prey-feeders	A2.B2.C1	... grazing	193 $\pm$ 71
F4	benthic-elusive-small-hard prey-feeders	A3.B2.C1	... suction/grazing	204 $\pm$ 102
		A2.B1.C1	... hunter (adapted to turbid conditions)	
		A4.B1.C1	... swimming hunter, adapted to turbidity	
F5	benthic-elusive-large-hard-prey-feeders	A2.B1.C2	... hunter (adapted to turbid conditions)	563 $\pm$ 224
		A3.B3.C2	... slow swimming, ambushed	
		A4.B1.C2	... swimming hunter, adapted to turbidity	
F6	water-column-small-hard-prey-feeders	A4.B3.C1	... cruising hunter	239 $\pm$ 65
F7	water-column-small-soft-prey-feeders	A2.B3.C3	... ram feeding	201 $\pm$ 93
F8	water-column-medium-soft-prey-feeders	A4.B3.C3	... cruising hunter	323 $\pm$ 62
		A1.B3.C3	... suction feeding	
F9	water-column-large-soft-prey-feeders	A1.B3.C2	... suction feeding	459 $\pm$ 64
F10	benthic-small-soft-prey-feeders	A3.B2.C3	... suction feeding	211 $\pm$ 133
F11	benthic-medium-mobility-small-soft-prey-feeders	A2.B1.C3	... high manoeuvrability, adapted to turbidity	233 $\pm$ 155
		A2.B2.C3	... hunter	
		A4.B1.C3	... hunter, adapted to turbidity	
F12	benthic-elusive-medium-soft-prey-feeders	A4.B2.C3	... hunter	639 $\pm$ 184

Multiple regressions (the first step of RDAs) showed that for both taxonomic groups and prey-function-based categories, the proportion of variance explained varied among prey items (Table VII). Prey items with no variance explained were those that were scarce in stomachs (mean proportion  $<$  0.3% for prey-function-based categories).



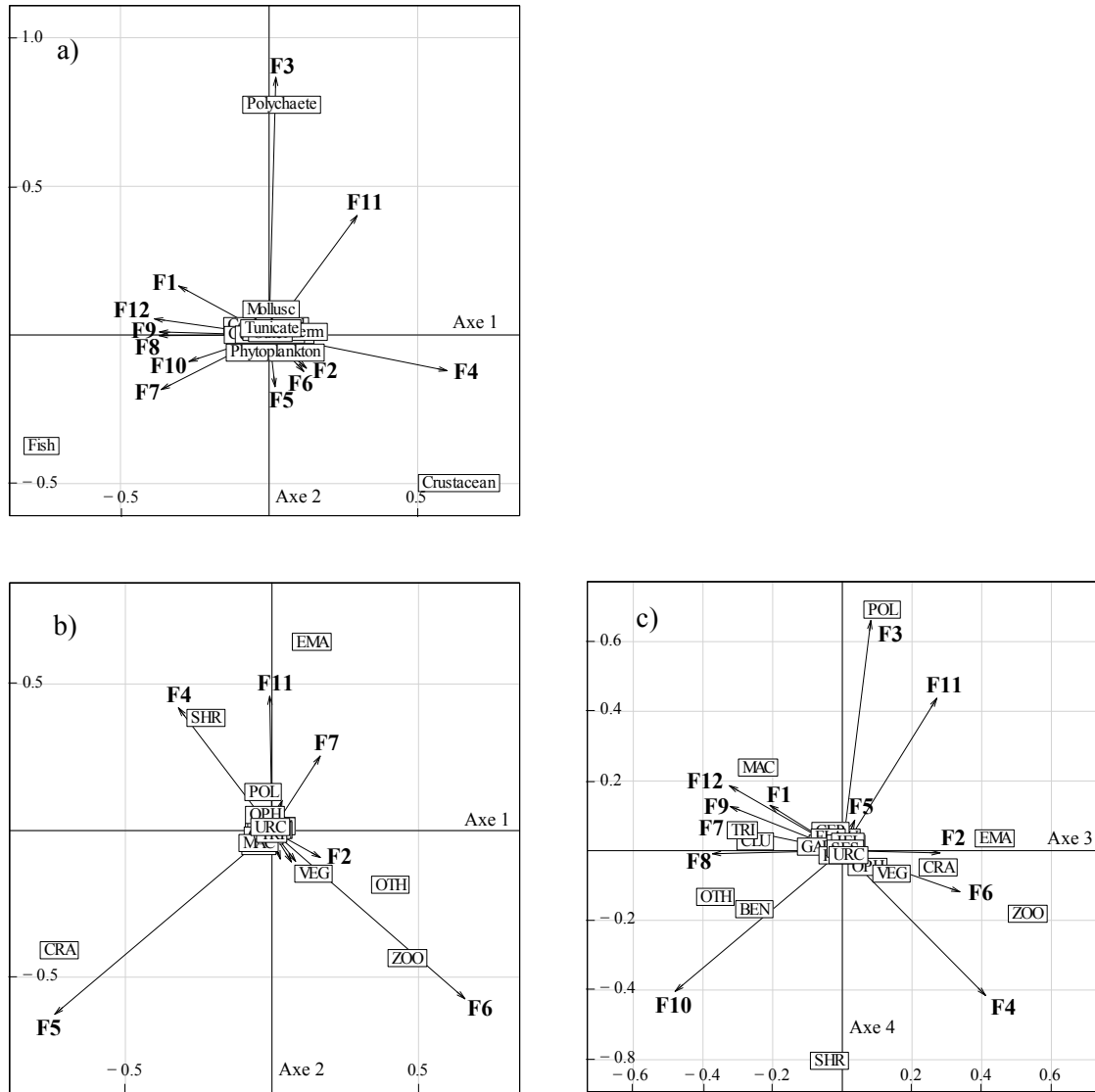
**Table VI:** Percent of diet variance explained by size-and-species-based functional groups and size-only groups, for different diet characteristics.

Diet characteristics (proportions)	size-and-species based functional groups	size groups
taxonomic groups	39.8 % (of which 96 % on 2 axes)	28.8 %
prey-function-based categories <sup>a</sup>	45.7 % (of which 94.8 % on 4 axes)	36.3 %
prey habitat	56.1 %	26.1 %

<sup>a</sup> see Table III**Table VII:** Percent variance explained by the functional classification for each diet variable, obtained from multiple regressions. Prey-function-based categories are described in Table III. Only proportions > 10% were significant ( $p < 10^{-3}$ ).

taxonomic groups		prey-function-based categories			
group	% explained	category	% explained	category	% explained
Algae	1.7	BEN	38.9	MAC	22.9
Cephalopod	13.5	BIV	33.4	OPH	10.8
Chaetognath	none	BWG	11.0	PEL	4.0
Cnidarian	3.2	CEP	13.5	POL	56.0
Crustacean	32.0	CLU	31.5	SES	4.0
Echinoderm	11.1	CRA	38.3	SHR	37.4
Fish	42.5	ELA	2.6	TRI	33.3
Mollusc	32.7	EMA	20.4	URC	4.3
Other	1.7	FLA	41.9	VEG	38.8
Phytoplankton	38.8	GAD	16.4	ZOO	69.9
Polychaete	56.0	GAS	6.7	OTH	31.6
Tunicate	7.1	JEL	6.0		

Most potential soft-prey eaters (groups F7-10 & 12) consumed fish. Those adapted to feed on ‘benthic-low-mobility-small-hard-prey’ (group F3) and group F11 (benthic-medium-mobility-small-soft-prey-feeders), fed on Polychaetes (Fig. 9.a & c). Individuals of group F5 (adapted to benthic, large and hard prey) were characterised by a high consumption of crabs, whereas group F4 (adapted to eat benthic-elusive-small-hard prey) rather fed on shrimp and in a lesser extent on other small crustaceans (zooplankton, euphosids/mysids/amphipods) (Fig. 9.b & c). Unsurprisingly, potential omnivores (groups F1 and 2) were not well characterised by particular prey types. ‘Hard-prey eaters’ of group F6 consumed zooplankton but were more omnivorous than expected with the consumption of a low proportion of phytoplankton (Fig. 9.b). Also contrary to expectations, ‘small-soft-prey eaters’ of group F11 (and at a lesser extent F7) ate Euphosids/mysids/amphipods and shrimps (Fig. 9.b), all prey that have exoskeletons.



**Figure 9:** Results of Redundancy analyses (RDA): correlations of predator groups (arrows) with analyses component and prey items scores (explained variables; boxes) for (a) taxonomic groups of prey and (b) and (c) prey-role-based categories as explained variables. Functional groups are identified as in Table V; prey-role categories are defined in Table III.

## DISCUSSION

Twelve functional groups were defined which were based on both species and size and which significantly explained diet. Size effects were revealed by size differences among groups and ontogenic changes in membership, while taxonomic effects were revealed because several species were assigned to only one functional group despite spanning a wide range of body sizes. The within-species size effect reflects the size effect found in sub-function ‘prey size & type’. Such a result could not have been obtained with a taxonomic approach without detailed knowledge of predation function at different life stages of each species. However, it is achieved by the use of the two-level classification. Some effect of taxonomy is suggested by significant size differences between species within several groups and also by some species assigned to only one group despite their wide size range. It is also suggested by the grouping of only flatfishes in group F10. The fact that intra-specific size-effects as well as species-effects within size-structured groups occurred, shows the mixing up of the two effects. This is consistent with the findings of Jennings *et al.* (2002) who showed that in the North Sea demersal community (not only fishes), trophic level, in part an outcome of predation function, was positively correlated with body size at both community and species levels, but at a given trophic level, different species had different sizes.

The use of categorical variables in the calculation of a similarity matrix based on the Gower’s index as modified by Podani (1999) may have undesirable effects. Since similarity between different levels is null, categorical variables tend to create higher contrasts than continuous variables. The problem is comparable for ordinal data with few levels. Size effects in predation processes, which are generally described by continuous variables (*e.g.* mouth size) can therefore be reduced by the use of ordinal or categorical data. This could limit the improvement, using categorical functional traits, of the resolution of the classification on ‘prey size & type’. For instance, teeth types (categorical) might help to improve the classification concerning the type of prey a predator could handle, but would in turn dramatically reduce the information on size selection provided by mouth size (continuous).

General properties of food web structure were recovered in the functional groups as evidenced by decreases in abundance and species numbers with increasing trophic level. Thus the majority of functional groups are either omnivorous or adapted to feed on small and hard to digest prey whereas only a small proportion of groups were adapted to feed on medium or large and easy to digest animals (groups F5, 9, 8 & 12, at the highest trophic levels). Moreover, groups

at low trophic levels were generally more multi-specific than those at the highest trophic levels (the mono-specific groups are only medium/large soft-prey eaters). Mono-specificity in some groups (*e.g.* medium & large *Z. faber*) may indicate a key-species (*i.e.* the collapse of the species means the collapse of its associated function, Walker, 1992), but it could also result from incomplete sampling of the community, owing to the gear used.

Diet composition was better explained by functional groups than by size groups. Moreover, the predictions of prey type based on morphology were consistent with observed diet characteristics, including prey digestibility, size (despite limited information in the stomach content data) and habitat. However, in some groups, unexpected types of prey were found. Potential ‘soft-small-prey feeders’ consumed euphosids/mysids/amphipods and shrimps (groups F11 & 7), perhaps because they have fragile exoskeletons and are easier to digest than other crustaceans. Furthermore, adaptations to feed on harder prey, that were not considered in this analysis, may exist. For instance, all species in groups F6 and 7 (consuming prey that were harder to digest than expected) have well developed stomachs shaped as pockets (personal observation). These might improve the residence time of prey and hence the capacity of the species to digest them.

In contrast with our results, Motta *et al.* (1995) found morphology a poor predictor of diet, although they used a very similar set of functional traits (including individual size). One notable difference was the absence of gut length in their trait selection. Ibañez *et al.* (2007) and this study showed relative gut length to be one of the functional traits which helped to explain a large proportion of variance in diet. The analysis of functional traits related to space use and hunting strategies allowed to correctly predict prey habitat. The identification of different strategies for a similar predation function allows the identification of morphologically distant individuals with similar functions (*e.g.* *M. variegatus* and small *Lophius* spp). The existence of such strategies could in part explain the weak morphology-diet relationships found by Motta *et al.* (1995). In accordance with studies on the George Bank fish community (Garrison & Link, 2000a, using a trophic guild approach) and a Mediterranean lagoon fish community (Dumay *et al.*, 2004, using an ecomorphological approach), fishes belonging to different families were shown to present similar ecological functions (Fig. 8, appendix A). This suggests at least partial redundancy in ecological functions, supported by taxonomically distant fish taxa and is the sign of evolutionary convergence toward similar functions. This also corroborates the findings of Ibañez *et al.* (2007) who found no effect of phylogenetic distance on several functional traits related to diet, and even showed a significant positive autocorrelation of gut length with phylogenetic distance, which

suggested convergence phenomena.

The fact that over 50% of diet variance was not constrained by the classification could arise from variability in diet, limitations in diet classification and limitations of ecomorphology. Sources of extra-variability include (1) that individual predation ability (*i.e.* potential function) is not the only factor influencing the range of prey caught. Prey availability and interactions with other predators are also expected to constrain diet (realised niche, Norton *et al.*, 1995; Motta *et al.*, 1995); (2) The classification itself is a simplification of the diversity in potential predation roles, *i.e.* the lower the number of groups, the higher the expected intra-group diet variability; (3) assessment of diet may be biased by differences in the digestion time of different prey types and therefore in the capacity to identify them (*e.g.* piscivory might be underestimated, since fishes are easier to digest than most invertebrates) and (4) unreliable estimation of prevalence for scarce prey types. Known limitations of ecomorphological approaches are (Norton, 1995; Sibbing & Nagelkerke, 2001): (1) the confounding effects of evolutionary processes and structural constraints altering the morphology-function relationship (*e.g.* shapes may be more similar within than among families as a consequence of a common evolutionary history, also called ‘phylogenetic artifact’ by Douglas & Matthews, 1992) and (2) behavioural plasticity of predators, notably in response to competition. Unfortunately, it is not possible to disentangle the effects of ecomorphological limitations from other causes of diet variability.

The developed method has help to define predation functional groups for a broad range of predators based on techniques that are less expensive and less time consuming to implement than ongoing stomach sampling. Moreover, this method does not require complete knowledge of predation functions by size-and-species based entities, just knowledge of documented relationships between morphology and functions. This is particularly advantageous for communities with a large diversity of potential predator species and sizes. Given that the traits used are expected to be relatively constant over ecological time, and depend on size and species identity, the groups can be used to categorize individuals and species in food webs for the purposes of analysis and modeling.

## References

- Boyle, K. S. & Horn, M. H. (2006). Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **319**: 65–84.
- Carroll, A. M., Wainwright, P. C., Huskey, S. H., Collar, D. C. & Turingan, R. G.

- (2004). Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes. *Journal of Experimental Biology*, **207**: 3873–3881.
- De Roos, A., Persson, L. & McCauley, E. (2003). The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecology Letters*, **6**(5): 473–487.
- Douglas, M. E. & Matthews, W. J. (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream. *Oikos*, **65**(2): 213–224.
- Dumay, O., Tari, P.-S., Tomasini, J.-A. & Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, **64**: 970–983.
- Garrison, L. P. & Link, J. S. (2000a). Dietary guilds structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, **202**: 231–240.
- Garrison, L. P. & Link, J. S. (2000b). Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 723–730.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27**: 857–871.
- Hartigan, J. A. & Wong, M. A. (1979). A K-means clustering algorithm. *Applied Statistics*, **28**: 100–108.
- Heath, M. R. (2005). Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973-2000, and the impacts of fishing and climate. *ICES Journal of Marine Science*, **62**: 847–868.
- Hjelm, J., Svanback, R., Bystrom, P., Persson, L. & Wahlstrom, E. (2001). Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch. *Oikos*, **95**(2): 311–323.
- Hjelm, J., van de Weerd, G. H. & Sibbing, F. A. (2003). Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **60**: 700–709.
- Hollander, M. & Wolfe, D. A. (1973). *Nonparametric statistical methods*. New York: John Wiley & Sons.

- Ibañez, C., Tedesco, P. A., Bigorne, R., Hugueny, B., Pouilly, M., Zepita, C., Zubieta, J. & Oberdorff, T. (2007). Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*, **20**(2): 131–142.
- Inoue, T., Suda, Y. & Sano, M. (2005). Food habits of fishes in the surf zone of a sandy beach at Sanrimatsubara, Fukuoka Prefecture, Japan. *Ichthyological Research*, **52**: 9–14.
- Jax, K. (2005). Function and ‘functioning’ in ecology: what does it mean? *Oikos*, **111**(3): 641–648.
- Jennings, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C. & Warr, K. J. (2002). Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **226**: 77–85.
- Labropoulou, M. & Eleftheriou, A. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, **50**(2): 324–340.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. 2<sup>nd</sup> English edition. Developments in Environmental Modelling. Amsterdam: Elsevier.
- Lima-Junior, S. E. & Goitein, R. (2003). Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, **68**: 73–79.
- Lingoes, J. C. (1971). Some boundary conditions for a monotone analysis of symmetric matrices. *Psychometrika*, **36**: 195–203.
- Luczkovich, J. J., Norton, S. F. & Gilmore, Jr, G. R. (1995). The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 79–95.
- Motta, P. J., Clifton, K. B., Hernandez, P. & Eggold, B. T. (1995). Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes diet and microhabitat utilization. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 37–60.
- Naeem, S. & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**: 567–579.

- Norton, S. F. (1995). A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 61–78.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J. & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 287–304.
- Palomares, M. L. D. & Pauly, D. (1989). A multiple-regression model for predicting the food-consumption of marine fish populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **40**(3): 259–273.
- Palomares, M. L. D. & Pauly, D. (1998). Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*, **49**(5): 447–453.
- Persson, L., Andersson, J., Wahlstrom, E. & Eklov, P. (1996). Size-specific interactions in lake systems: Predator gape limitation and prey growth rate and mortality. *Ecology*, **77**(3): 900–911.
- Piet, G. J. (1998). Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*, **51**(1): 67–86.
- Piet, G. J., Pfisterer, A. B. & Rijnsdorp, A. D. (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, **40**(1-2): 143–152.
- Pinnegar, J. K., Trenkel, V. M., Tidd, A. N., Dawson, W. & Du buit, M. (2003). Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology*, **63**(s1): 197–212.
- Podani, J. (1999). Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon*, **48**(2): 331–340.
- Scharf, F. S., Juanes, F. & Rountree, R. A. (2000). Predator size–prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, **208**: 229–248.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J. & Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, **62**: 384–396.



- Sibbing, F. A. & Nagelkerke, L. A. J. (2001). Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **10**(4): 393–437.
- Svanbäck, R. & Eklöv, P. (2004). Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency. *Functional Ecology*, **18**: 503–510.
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**(1): 18–23.
- Ward-Campbell, B. M. S., Beamish, F. W. H. & Kongchaiya, C. (2005). Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology*, **67**(5): 1266–1279.
- Xie, S., Cui, Y. & Li, Z. (2001). Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology*, **58**(6): 1714–1729.

## APPENDIX A

Summary of traits for functionally homogeneous within-species size-classes: *mean*  $\pm$  *standard deviation*. **ldls**: relative gut length; **mmd**: mean mouth diameter (mm); **cfar**: caudal fin aspect ratio; **wm**: wet mass (g); **dbls**: relative body depth; **wbls**: relative body width; **lhls**: relative head length; **lplh**: relative protrusion length; **mafa**: relative mouth opening; **mo**: mouth orientation (**V**: ventral; **T/V**: terminal pointing downward; **T**: terminal; **D/T**: terminal, pointing upward); **ba**: presence/absence of barbels. Species are ordered by orders (**O.**; separated by thick lines) and families (**F.**). Species are individualised by alternate shading of rows. Stared size-classes have different strategies but similar functions.

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
<b>O. Anguilliformes</b>		<b>F. Congridae</b>										
Conger eel <i>Conger conger</i> , L.	[276,1390]	0.49 $\pm$ 0.13	37.2 $\pm$ 16.4		1372 $\pm$ 2081	0.07 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00	0.49 $\pm$ 0.15	T	No
<b>O. Carcharhiniformes</b>		<b>F. Scyliorhinidae</b>										
Lesser-spotted dogfish <i>Scyliorhinus canicula</i> , L.	[138,716]	0.62 $\pm$ 0.04	28.3 $\pm$ 13.0	1.43 $\pm$ 0.18	351 $\pm$ 356	0.10 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0.17 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00	0.48 $\pm$ 0.08	V	No
<b>O. Clupeiformes</b>		<b>F. Clupeidae</b>										
Herring <i>Clupea harengus</i> , L.	[119,270]	0.73 $\pm$ 0.04	18.6 $\pm$ 4.7	2.3 $\pm$ 0.40	60 $\pm$ 56	0.23 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.01	0.12 $\pm$ 0.03	0.57 $\pm$ 0.11	D/T	No
Sprat <i>Sprattus sprattus</i> <i>sprattus</i> , L.	[68,90] *	0.63 $\pm$ 0.03	7.6 $\pm$ 1.0	1.75 $\pm$ 0.33	3 $\pm$ 1	0.22 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.26 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.02	0.52 $\pm$ 0.11	D/T	No
	[90,135] *	0.69 $\pm$ 0.05	10 $\pm$ 1.4	1.83 $\pm$ 0.28	12 $\pm$ 5	0.25 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0.24 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.03	0.37 $\pm$ 0.08	D/T	No

Appendix A continued

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
<b>O. Gadiformes</b>		<b>F. Gadidae</b>										
Blue whiting <i>Micromesistius poutassou</i> (Risso)	[126,294]	0.81 ± 0.10	23 ± 5.8	0.98 ± 0.22	63 ± 46	0.17 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.27 ± 0.01	0.07 ± 0.04	0.85 ± 0.11	T	No
Cod <i>Gadus morhua</i> , L.	[377,461[	1.15 ± 0.03	40.2 ± 5.3	1.58 ± 0.35	582 ± 88	0.24 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.00 ± 0.00	0.35 ± 0.02	T	Yes
	[461,1082]	1.44 ± 0.19	85.7 ± 24.5	1.62 ± 0.20	6202 ± 5185	0.25 ± 0.02	0.18 ± 0.03	0.30 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.35 ± 0.06	T	Yes
Haddock <i>Melanogrammus aeglefinus</i> , L.	[155,307[ *	1.09 ± 0.24	18.2 ± 3.7	1.32 ± 0.23	126 ± 75	0.23 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.00 ± 0.00	0.27 ± 0.04	T/V	Yes
	[307,605] *	1.15 ± 0.19	34.4 ± 9.9	1.69 ± 0.16	1052 ± 929	0.23 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.24 ± 0.04	T/V	Yes
Norway-pout <i>Trisopterus esmarkii</i> (Nilsson)	[110,217]	0.71 ± 0.11	18.1 ± 3.6	0.87 ± 0.16	37 ± 22	0.22 ± 0.01	0.11 ± 0.00	0.26 ± 0.01	0.10 ± 0.05	0.59 ± 0.06	T	Yes
Poor-cod <i>Trisopterus minutus</i> , L.	[86,251]	0.93 ± 0.11	17.3 ± 6.1	1.01 ± 0.22	49 ± 49	0.25 ± 0.02	0.13 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.03 ± 0.04	0.48 ± 0.07	T	Yes
Silvery-pout <i>Gadiculus argenteus argenteus</i> (Guichenot)	[71,94]	0.56 ± 0.06	10.8 ± 1.0	0.8 ± 0.10	4 ± 1	0.21 ± 0.01	0.13 ± 0.00	0.30 ± 0.01	0.13 ± 0.03	0.81 ± 0.10	T	No
Whiting <i>Merlangius merlangus</i> , L.	[124,507]	0.85 ± 0.12	27.2 ± 11.4	1 ± 0.29	174 ± 252	0.21 ± 0.02	0.12 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.65 ± 0.10	T	No

## Appendix A continued

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
		<b>F. Lotidae</b>										
Ling <i>Molva molva</i> , L.	[242,834]	1.02±0.14	50.6±20.7	1.22±0.18	1151±1099	0.13±0.01	0.12±0.01	0.23±0.00	0.00±0.00	0.63±0.09	T	Yes
		<b>F. Merlucciidae</b>										
Hake <i>Merluccius merluccius</i> , L.	[111,867]	0.59±0.14	45.5±21.4	0.81±0.22	480±973	0.17±0.02	0.14±0.02	0.29±0.01	0.01±0.04	0.98±0.25	T	No
<b>O. Lophiiformes</b>		<b>F. Lophiidae</b>										
Black-bellied angler <i>Lophius budegassa</i> (Spinola)	[86,233[ [233,665]	1.43±0.18	32.8±11.1	0.70±0.20	50±54	0.14±0.02	0.50±0.02	0.39±0.02	0.19±0.05	1.21±0.23	D/T	No
Angler <i>Lophius piscatorius</i> , L.	[106,266[ [266,886]	1.60±0.25	37.7±8.9	0.63±0.15	71±55	0.16±0.02	0.49±0.02	0.38±0.02	0.23±0.04	1.08±0.19	D/T	No
		<b>F. Argentinidae</b>										
Greater-argentine <i>Argentina silus</i> (Ascanius)	[165,377]	1.06±0.08	16.1±5.2	2.42±0.20	134±110	0.18±0.01	0.12±0.01	0.25±0.01	0.03±0.01	0.24±0.03	T	No
Lesser-silver smelt	[77,150[ *	0.79±0.13	7.4±1.9	1.63±0.40	10±8	0.17±0.01	0.11±0.01	0.28±0.02	0.00±0.01	0.32±0.07	T	No
<i>Argentina sphyraena</i> , L.	[150,227] *	0.81±0.07	12.2±1.4	2.37±0.36	48±18	0.17±0.01	0.11±0.01	0.26±0.01	0.01±0.01	0.27±0.03	T	No

Appendix A continued

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
<b>O. Perciformes</b>		<b>F. Callionymidae</b>										
Dragonet <i>Callionymus lyra</i> , L.	[78,303]	1.13 ± 0.24	16.7 ± 10.1	0.90 ± 0.19	55 ± 53	0.13 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.24 ± 0.02	0.07 ± 0.04	0.39 ± 0.19	T/V	No
Spotted-dragonet <i>Callionymus maculatus</i> (Rafinesque)	[72,174]	0.99 ± 0.09	9.8 ± 2.5	0.71 ± 0.15	11 ± 6	0.12 ± 0.01	0.22 ± 0.01	0.22 ± 0.01	0.08 ± 0.02	0.39 ± 0.08	T/V	No
		<b>F. Carangidae</b>										
Horse-mackerel <i>Trachurus</i> <i>trachurus</i> , L.	[111,247[	0.77 ± 0.10	18.3 ± 7.2	2.57 ± 0.36	53 ± 53	0.23 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.14 ± 0.03	0.55 ± 0.06	T	No
	[247,312]	0.92 ± 0.12	31.5 ± 3.0	2.82 ± 0.28	185 ± 51	0.22 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.15 ± 0.03	0.57 ± 0.05	T	No
		<b>F. Scombridae</b>										
Mackerel <i>Scomber</i> <i>scombrus</i> , L.	[173,360]	1.17 ± 0.09	25.0 ± 5.4	3.21 ± 0.65	127 ± 116	0.17 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.04 ± 0.03	0.64 ± 0.15	T	No
<b>O. Pleuronectiformes</b>		<b>F. Bothidae</b>										
Imperial-scaldfish <i>Arnoglossus imperialis</i> (Rafinesque)	[99,181]	0.76 ± 0.07	11.8 ± 1.4	0.77 ± 0.12	25 ± 13	0.07 ± 0.00	0.38 ± 0.02	0.25 ± 0.01	0.19 ± 0.04	0.35 ± 0.08	T/V	No

## Appendix A continued

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
<b>F. Pleuronectidae</b>												
Dab <i>Limanda limanda</i> , L.	[48,150[ [150,254]	0.97±0.11	7.3±2.2	0.73±0.11	15±10	0.08±0.00	0.43±0.01	0.27±0.01	0.11±0.02	0.17±0.03	T/V	No
Lemon-sole <i>Microstomus kitt</i> (Walbaum)	[161,378]	1.16±0.17	8.5±1.8	1.42±0.21	238±166	0.10±0.01	0.44±0.02	0.19±0.01	0.05±0.02	0.04±0.01	T/V	No
Long-rough dab	[67,146[	0.82±0.10	9.6±3.0	0.54±0.05	7±6	0.08±0.00	0.33±0.02	0.26±0.01	0.19±0.03	0.51±0.12	T/V	No
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	[146,264]	1.05±0.15	20±3.8	0.78±0.17	91±49	0.08±0.00	0.37±0.02	0.24±0.01	0.22±0.03	0.40±0.06	T/V	No
<b>F. Scopthalmidae</b>												
Megrim <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> (Walbaum)	[63,511]	0.74±0.12	41.3±18.3	1.01±0.29	388±359	0.07±0.01	0.37±0.02	0.30±0.01	0.18±0.05	0.87±0.13	T/V	No
<b>F. Soleidae</b>												
Thick-backed sole <i>Microchirus variegatus</i> (Donovan)	[70,191]	1.40±0.21	8.1±1.9	0.69±0.13	32±22	0.09±0.00	0.36±0.02	0.22±0.01	0.00±0.00	0.15±0.02	D/T	No
<b>O. Rajiformes</b>		<b>F. Rajidae</b>										
Cuckoo ray <i>Leucoraja naevus</i> (Müller & Henle)	[172,660]	0.46±0.03	28.3±8.9		429±446	0.06±0.01	0.56±0.02	0.27±0.01	0.00±0.00	0.16±0.03	V	No

Appendix A continued

Common name <i>Latin name</i>	Size class (mm)	ldls	mmd	cfar	wm	dbls	wbls	lhls	lplh	mafa	mo	ba
<b>O. Scorpaeniformes</b>		<b>F. Triglidae</b>										
Grey-gurnard <i>Chelidonichthys gurnardus</i> , L.	[59,190[ *	1.04±0.10	16.5±4.4	1.55±0.17	27±21	0.21±0.01	0.17±0.01	0.30±0.01	0.04±0.02	0.62±0.11	T/V	Yes
Red-gurnard <i>Aspitrigla cuculus</i> , L.	[72,158[ * [158,329] *	1.13±0.12	25.9±5.5	1.87±0.21	142±163	0.20±0.01	0.18±0.01	0.30±0.01	0.03±0.02	0.49±0.07	T/V	Yes
		1.14±0.13	13.2±1.6	1.09±0.18	10±4	0.20±0.01	0.17±0.01	0.30±0.01	0.04±0.03	0.68±0.13	T/V	Yes
		1.27±0.14	27.7±4.4	1.86±0.17	151±95	0.21±0.01	0.19±0.01	0.30±0.01	0.03±0.03	0.47±0.10	T/V	Yes
<b>O. Squaliformes</b>		<b>F. Squalidae</b>										
Spurdog <i>Squalus acanthias</i> , L.	[446,880]	0.67±0.04	36.5±7.6	2.01±0.17	1313±961	0.13±0.01	0.12±0.00	0.22±0.01	0.00±0.00	0.25±0.05	V	No
<b>O. Zeiformes</b>		<b>F. Caproidae</b>										
Boarfish <i>Capros aper</i> , L.	[25.1,186]	1.50±0.32	9.5±4.3	0.55±0.12	32±30	0.54±0.04	0.18±0.01	0.40±0.02	0.30±0.10	0.13±0.02	T	No
		<b>F. Zeidae</b>										
	[74,237[	1.16±0.19	28.2±13.1	0.67±0.25	94±90	0.59±0.04	0.14±0.02	0.42±0.02	0.36±0.03	0.65±0.11	T	No
John-dory <i>Zeus faber</i> , L.	[237,381[ [381,590]	0.74±0.10	60.5±9.3	1.05±0.12	589±215	0.51±0.02	0.16±0.03	0.39±0.01	0.33±0.08	0.62±0.16	T	No
		0.69±0.08	88.8±14.0	1.19±0.25	1786±901	0.50±0.02	0.16±0.02	0.39±0.01	0.38±0.06	0.68±0.06	T	No

## 2.3 Conclusions

Dans ce chapitre, une méthode a été proposée pour définir des groupes fonctionnels en utilisant une approche écomorphologique, de façon à tenir compte des influences conjointes de la taille et de la taxonomie sur les fonctions. Cette méthode a permis de définir 12 groupes, dans la communauté de poissons démersaux de mer Celtique, dont les fonctions de prédation potentielles ont pu être identifiées d'après la morphologie. L'analyse de la composition des groupes a mis en évidence la capacité d'une approche écomorphologique à identifier les influences des facteurs taille et taxonomie : la classification obtenue permet d'identifier des changements intra-spécifiques de fonctions, gouvernés par la taille (en lien avec des changements ontogéniques) et regroupe des espèces – parfois éloignées taxonomiquement – présentant des fonctions similaires mais à des tailles différentes.

Il a par ailleurs été montré que les fonctions prévues d'après la morphologie étaient cohérentes avec les fonctions réalisées (*i.e.* régimes alimentaires). De surcroît, les groupes fonctionnels expliquent mieux les fonctions réalisées qu'autant de groupes de taille.

Les résultats de ce chapitre montrent d'une part l'intérêt de prendre en compte à la fois les effets de la taille et de la taxonomie sur les fonctions des poissons d'une communauté démersale marine ; et d'autre part qu'une approche écomorphologique est adaptée pour décrire les effets conjoints de ces deux facteurs. Les méthodes développées pour implémenter une approche écosystémique des pêches se sont essentiellement basées soit sur les tailles soit sur la taxonomie pour explorer les effets de la pêche sur le fonctionnement des écosystèmes. De tels résultats, en mettant en lumière l'importance des deux facteurs, peuvent avoir des implications importantes pour de futures recherches abordant cette problématique.



---

---

## CHAPITRE 3

---

# Effets directs et indirects de la pêche sur les fonctions trophiques en mer Celtique

### Sommaire

---

<b>3.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>98</b>
<b>3.2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>101</b>
3.2.1	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche	101
3.2.2	Séries temporelles de biomasse	106
3.2.3	Pêche et dynamiques temporelles	110
<b>3.3</b>	<b>Résultats</b>	<b>112</b>
3.3.1	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche	112
3.3.2	Définition des groupes de proies	115
3.3.3	Effets de la pêche sur les dynamiques temporelles	120
<b>3.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>127</b>

---

### 3.1 Introduction

Au cours des dernières décennies, l'importance du rôle joué par les relations trophiques (prédation, compétition) dans la réponse des communautés de poissons aux pressions, et notamment à celle de la pêche, a été largement documentée (Daan *et al.*, 2005; Shin *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002; Polunin & Pinnegar, 2002; Jennings & Kaiser, 1998). Lorsque la pêche cible préférentiellement les piscivores, il peut en résulter un relâchement de la pression de prédation sur leurs proies, qui se traduit par une augmentation des biomasses de ces dernières. De tels effets ont été mis en évidence pour la communauté de poisson de mer du Nord (Daan *et al.*, 2005; Rice & Gislason, 1996) et de mer Celtique (Pinnegar *et al.*, 2002). Ces contrôles *top-down* traduisent la propagation de perturbations des hauts niveaux trophiques vers les bas niveaux trophiques. La détectabilité de tels contrôles semble dépendre à la fois du niveau de pression exercé sur les prédateurs, de la production du système et de la diversité de la communauté (Frank *et al.*, 2006). La compétition également – en cas de ressource limitante – peut influencer la façon dont une communauté est affectée par une perturbation. Une diminution de biomasse d'une espèce en réponse à une perturbation peut être compensée par une augmentation de biomasse d'une ou plusieurs espèces similaires d'un point de vue fonctionnel. Ce phénomène implique que les espèces fonctionnellement similaires ne réagissent pas toutes de la même manière à cette perturbation (Larsen *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 1995). De tels phénomènes de compensation écologique permettent, lorsqu'ils ont lieu, de préserver la fonction dans l'écosystème et améliorent la résistance de celui-ci aux perturbations (Walker, 1999, 1992). Bien que ces phénomènes paraissent rares dans le règne animal, les poissons semblent d'avantage enclins à la compensation écologiques que d'autres groupes (Houlahan *et al.*, 2007).

Dans ce chapitre, nous utilisons la classification fonctionnelle définie au [Chapitre 2](#) pour tenter de mettre en évidence des effets directs et indirects – au travers de relations trophiques – de la pêche sur le fonctionnement de la communauté de poissons démersaux en mer Celtique.

Dans cette optique, des séries temporelles de biomasse des groupes fonctionnels ont été estimées d'après les données de campagnes halieutiques française (EVHOE) et anglaise (WCGFS) en mer Celtique, des capturabilités et des probabilités d'appartenir aux groupes fonctionnels définis précédemment ([Chapitre 2](#)) en fonction de la taille et de l'espèce.

Pour évaluer les effets de la pêche sur ces biomasses de groupes fonctionnels – lesquelles peuvent être vues comme des indices de l'intensité des processus asso-

ciés à leurs fonctions de prédation respectives – il a été envisagé dans un premier temps de recourir, comme indices de pression de pêche, à des estimations de séries temporelles de mortalités par pêche (F) multi-spécifiques (F moyens, pondérés par les biomasses spécifiques, Blanchard *et al.*, 2005, correspondant à des indices de pressions de “haut niveau” tels que définis et recommandés par Piet *et al.*, 2007). Cependant, de tels indices seraient dépendant des estimations de biomasse des espèces composant la communauté, utilisées pour pondérer les moyennes de F spécifiques. Ces F multi-spécifiques ne peuvent donc pas être utilisés comme variable explicative pour rechercher des relations entre biomasses des groupes fonctionnels (elles-mêmes dépendantes des biomasses spécifiques) et indices de pression de pêche.

Il a donc été choisi de recourir à une méthode plus indirecte mais ne présentant pas ce problème de non indépendance. Sur une année test, un indice de prélèvement par la pêche a été calculé pour chaque groupe fonctionnel par estimation de la proportion de biomasse prélevée en tenant compte des débarquements ainsi que des rejets. Cet indice a été utilisé pour classer les groupes fonctionnels par exposition aux effets de la pêche. L’exploration des effets directs et indirects peut alors s’effectuer à trois niveaux :

1. Recherche de similarités de dynamique temporelle entre groupes fonctionnels présentant des niveaux similaires d’exposition aux effets directs de la pêche. Cette étape doit permettre de tester l’existence d’effets directs de la pression de pêche sur les fonctions de prédation dans la communauté. En faisant l’hypothèse que les différents groupes fonctionnels sont affectés de la même façon par différents types de pêche, il est attendu que les groupes fonctionnels subissant de forts prélèvements présentent des similitudes dans leurs dynamiques temporelles sous l’influence de cette perturbation. En ce qui concerne les groupes subissant de faibles prélèvements, des similitudes ne sont attendues que sous l’hypothèse qu’ils réagissent de la même façon aux principaux forçages physico-chimiques et biologiques. Dans ce cas, des similitudes de dynamique peuvent apparaître mais ne sont pas attendues systématiquement : certains groupes peuvent présenter des dynamiques particulières.
2. Caractérisation des relations entre dynamiques des groupes de prédation et de leurs proies potentielles. Il s’agit d’une étape importante dans la caractérisation des effets indirects potentiels. Sous l’hypothèse d’une propagation des perturbations des hauts niveaux trophiques vers les plus bas (contrôle *top-down* de la communauté), les proies sont supposées bénéficier d’un allègement de la pression de prédation (lequel peut être le fait de la pression de

pêche). Dans ce cas, les biomasses de proies et de prédateurs sont supposées covarier négativement. À l'inverse, dans le cas d'une propagation des perturbations depuis les bas niveaux trophiques (contrôle *bottom-up*), les biomasses de prédateurs sont supposées positivement influencées par une augmentation de biomasse de leurs proies. Dans ce cas-ci, des covariances positives entre biomasses de prédateurs et de proies sont attendues.

Puisque les groupes fonctionnels définis au chapitre 2 sont des groupes de prédation, ils ne peuvent pas être utilisés comme groupes de proies. C'est pourquoi des groupes fonctionnels de proies, basés sur des traits fonctionnels adéquats doivent être définis.

3. Recherche de phénomènes de compensation écologique (*cf.* Walker, 1992) au sein des groupes fonctionnels composés à la fois d'espèces fortement et faiblement exposés à la pêche. La compensation se traduit par le remplacement de biomasse d'une espèce subissant une perturbation, par une ou plusieurs autres espèces occupant la même fonction dans l'écosystème, et ne répondant pas de la même façon à la perturbation. Il est attendu, en cas de compensation, que la variance de biomasse d'un groupe fonctionnel soit moins élevée que la somme des variances de biomasse des espèces qui le composent (Solow & Duplisea, 2007).

L'occurrence de tels phénomènes peut jouer le rôle de tampon pour les effets d'une perturbation sur le fonctionnement de la communauté. En d'autres termes, des phénomènes de compensation pourraient soit limiter les effets directs de la pêche s'ils ont lieu au sein de groupes fortement exposés, soit limiter les effets indirects (si les espèces composant le groupe n'ont pas les mêmes prédateurs) dans le cas de faible exposition à la pêche. Il est nécessaire de se placer dans le contexte de groupes "mixtes" du point de vue de l'exposition aux effets directs de la pêche pour pouvoir imputer à celle-ci le déclenchement de phénomènes de compensation.

L'indice de prélèvement ne dépendant des biomasses spécifiques que pour l'année test, cette méthode permet de s'affranchir pour l'essentiel des problèmes de non-indépendance des données.

Dans ce chapitre, nous allons donc 1) classer les groupes de prédation selon leur exposition à la pêche, 2) définir des groupes fonctionnels de proies, puis tester 3) les similitudes entre les dynamiques de groupes de prédation fortement exposés à la pêche et, d'autre part, entre les dynamiques de groupes faiblement exposés, en cherchant des covariances positives, 4) l'existence d'un contrôle *top-down* en cherchant des covariances négatives entre biomasses de proies et de prédateurs et

5) l'existence de compensation écologique au sein de groupes de prédation dits "mixtes", en comparant variance totale et somme des variances spécifiques.

## 3.2 Matériel et méthodes

### 3.2.1 Exposition des groupes fonctionnels aux effets directs de la pêche

Les indices d'exposition à la pêche par groupe ont été estimés par des moyennes d'indices spécifiques de proportion de biomasse capturée, pondérés par les biomasses spécifiques au sein des groupes. Le niveau de "mixité" des expositions spécifiques au sein d'un groupe fonctionnel a été défini par la variance des indices d'exposition spécifiques. Parce que les espèces compensant des baisses de biomasse des espèces les plus abondantes d'un groupe peuvent être peu abondantes avant la perturbation (Frost *et al.*, 1995), il a été choisi de ne pas pondérer les estimations de variance d'exposition intra-groupe par les abondances spécifiques afin de donner le même poids à toutes les espèces pour évaluer la mixité.

L'année 1997 a été choisie pour estimer un indice de proportion de la biomasse des groupes fonctionnels prélevée par la pêche en raison de la disponibilité à la fois de statistiques concernant les rejets, de statistiques de débarquements et de données de campagnes de chalutage pour la communauté de poisson démersaux en mer Celtique.

#### 3.2.1.1 Estimation des biomasses par espèce

Les biomasses des espèces présentes dans les groupes ont été estimées en se basant sur les indices de biomasse pour 1997 (produits par le *package* Rsufi pour R ; campagne EVHOE ; indicateur de population : *biomass* ; strate : *total*). Ils correspondent aux sommes des biomasses élevées à la strate, d'après les captures lors de campagnes EVHOE. Des poissons de taille et/ou d'espèce différente peuvent avoir une capturabilité ( $q$ ) différente pour un type d'engin donné. Les estimations de biomasse spécifiques, y compris relatives, peuvent donc être biaisées si la capturabilité n'est pas prise en compte. Ces indices de biomasse ont été corrigés pour tenir compte des capturabilités par le type d'engin de pêche utilisé au cours des campagnes EVHOE. Les capturabilités pour un chalut à grande ouverture verticale (GOV), estimées par Fraser *et al.* (2007) comme une fonction de la taille (longueur totale) et de l'espèce ont été utilisées. Pour les espèces n'ayant pas fait l'objet d'estimation de capturabilité, la moyenne à la taille pour les poissons de

même type (*i.e.* ronds ou plats) a été utilisée. Pour chaque espèce  $s$ , la biomasse totale ( $B_s$ ) en mer Celtique a été estimée comme

$$B_s = BI_s \cdot \frac{\sum_l (B_{s,l} \cdot q_{s,l}^{-1})}{\sum_l B_{s,l}} \quad (3.1)$$

avec  $BI_s$  son indice de biomasse en mer Celtique pour 1997,  $B_{s,l}$  la biomasse de l'espèce  $s$  à la longueur  $l$ , pêchée durant la campagne EVHOE 1997 et  $q_{s,l}$  la capturabilité de l'espèce  $s$  à la longueur  $l$ . Les indices de biomasse par espèce sont des estimations stratifiées, calculées à partir des biomasses spécifiques enregistrées pour chaque trait de chalut :

$$BI_s = \sum_{st} \left( A_{st} \times \frac{\sum_{hl \in st} BI_{s,hl}}{\sum_{hl \in st} A_{hl}} \right) \quad (3.2)$$

Où  $BI_{s,hl}$  est la masse des captures de l'espèce  $s$  dans le trait de chalut  $hl$  (parmi ceux effectués en 1997),  $A_{st}$  est la surface (km<sup>2</sup>) de la strate  $st$  et  $A_{hl}$  la surface balayée au cours du trait de chalut  $hl$ .

### 3.2.1.2 Estimation des débarquements par espèce

Les débarquements ont été estimés d'après la base de donnée du CIEM (ICES, 2008a, pour le logiciel FishStatPlus, FAO, 2002). Notre zone d'étude couvre les zones statistiques du CIEM VII<sub>f</sub>, g, h et j<sub>2</sub>. Bien que les zones VII<sub>k</sub> et VII<sub>j</sub>1 n'en fassent pas partie, les débarquements en provenance des zones VII<sub>j</sub>, VII<sub>f</sub>-k et VII<sub>g</sub>-k ont été conservés. En effet, pour de nombreuses espèces, la zone d'origine des débarquements n'a souvent pas été enregistrée avec davantage de précision. La zone VII<sub>j</sub>1 étant peu étendue et la zone VII<sub>k</sub> couvrant essentiellement des zones profondes, les estimations de débarquements provenant de la zone d'étude sont supposées peu affectées concernant les espèces prises en compte dans cette étude.

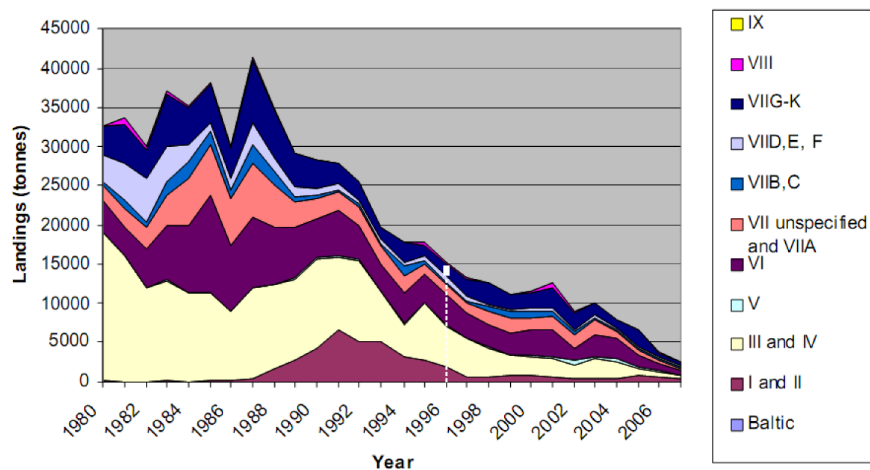
En raison de difficultés liées à l'identification de certaines espèces, les débarquements n'ont pas été systématiquement enregistrés au niveau de l'espèce. C'est pourquoi les débarquements de certaines espèces peuvent apparaître soit sous le nom de l'espèce, soit sous une ou plusieurs catégorie(s) plus générale(s). Pour les baudroies (*Lophius* spp), les débarquements ont été attribués à la baudroie commune (*L. piscatorius*) et la baudroie rousse (*L. budegassa*) en proportion de leur biomasse estimée à l'aide de l'équation 3.1. La petite rousette (*Scyrrhinus canicula*) ayant pu être enregistrée soit sous le nom de "Dogfishes" (ensemble d'espèce

$Dg$ ) soit sous celui de “*Dogfishes & Hounds*” (ensemble d’espèces  $DgHn$ ), ses débarquements ( $L_{SCYOCAN}$ ) ont été estimés par

$$L_{SCYOCAN} = L_{Dg} \cdot \frac{BI_{SCYOCAN}}{\sum_{s \in Dg} BI_s} + L_{DgHn} \cdot \frac{BI_{SCYOCAN}}{\sum_{s \in DgHn} BI_s} \quad (3.3)$$

Où  $L_{Dg}$  et  $L_{DgHn}$  sont respectivement les débarquements des catégories “*Dogfishes*” et “*Dogfishes & Hounds*” et  $BI_s$  l’indice de biomasse de l’espèce  $s$  d’après les données d’EVHOE 1997 pour la mer Celtique.

Pour l’aiguillat commun (*Squalus acanthias*), les débarquements ont été estimés d’après l’avis 2008 du CIEM concernant l’aiguillat commun d’atlantique nord-est (ICES, 2008d, p. 192). L’estimation a été mesurée sur un graphique représentant, pour chaque année, les débarquements totaux comme la somme des débarquements en provenance des différentes zones de l’atlantique nord-est (dont la mer celtique, figure 3.1) par numérisation à l’aide du logiciel *Engauge Digitalizer 4.1*.



**Figure 3.1** – Débarquements d’aiguillat commun (*Squalus acanthias*) en Atlantique Nord-est. Les zones de couleurs correspondent à différentes zones statistiques du CIEM. Les débarquements pour la mer Celtique (zone VIIg-k) en 1997 sont représentés par la marque blanche verticale. D’après ICES (2008d, p. 194)

### 3.2.1.3 Estimation des rejets par espèce

Les rejets estimés par Rochet *et al.* (2002) ont été utilisés. Comme ceux-ci ne concernent que les chalutiers français, les captures totales (*débarquements+rejets*) sont supposées sous-estimées (environ 38 % des débarquements d’espèces démersales de mer Celtique proviennent de bateaux français).

De même que pour les débarquements, certaines espèces ne sont pas identifiées dans les données. Ainsi, les rejets pour les argentines (*Argentina spp*; code EV-

HOE : ARGESPP) ont été ré-attribués à la grande (*A. silus*) et à la petite (*A. sphyraena*) argentine en proportion de leurs biomasses totales estimées d'après les données de la campagne EVHOE 1997 (avec correction d'après la capturabilité, cf. équation 3.1). Il a été procédé de même pour l'arnoglosse impérial (*A. imperialis*), regroupé avec l'arnoglosse lanterne (*Arnoglossus laterna*, non pris en compte dans l'étude mais présent en mer Celtique) sous *Arnoglossus* spp.

### 3.2.1.4 Estimation des proportions capturées par espèce

Deux méthodes pouvaient être utilisées pour l'estimation des proportions capturées. Toutes deux sont basées sur les débarquements ainsi que les rejets, qui sont des quantités intégrées sur l'année, ainsi que sur les estimations de biomasses, qui sont des "instantanés". Les méthodes d'estimation utilisées par Fraser *et al.* (2007) ne permettent pas d'obtenir des estimations précises des capturabilités en fonction de la taille et de l'espèce. Les biomasses spécifiques estimées ( $B_s$ ) demeurent donc des indices relatifs, à l'inverse des rejets ( $D_s$ ) et débarquements ( $L_s$ ). Les deux estimations de proportions qui suivent sont donc des indices relatifs des proportions prélevées :

1. les captures sont supposées faire partie de la biomasse totale estimée pour l'espèce  $s$  ( $B_s$ )

$$C_s = \frac{L_s + D_s}{L_s + D_s + B_s} \quad (3.4)$$

avec  $L_s$  ses débarquements et  $D_s$  ses rejets estimés.

2. les captures sont supposées ne pas avoir d'influence sur la biomasse estimée

$$C_s = \frac{L_s + D_s}{B_s} \quad (3.5)$$

La première méthode pourrait fournir des estimations plus proches de la réalité dans les cas où les quantités capturées sont du même ordre de grandeur que les biomasses estimées. Des cas où les captures sont supérieures à la biomasse "restante" conduiraient à des proportions  $> 1$  dans le second cas. Cependant, dans la mesure où ce ne sont que des indices des proportions prélevées, ce ne sont pas des estimations réalistes, mais des indices relatifs qui sont attendus. Dans ce contexte, la seconde méthode paraît plus directe et c'est donc l'équation 3.5 qui a été retenue pour le calcul de l'indice de prélèvement.

Pour certaines espèces, aucune donnée de débarquement et rejet n'était disponible ; l'estimation de l'indice d'exposition aurait pu produire de faux zéros dans



ces cas-ci. Ces espèces n'ont donc pas été utilisées pour le calcul des indices d'exposition des groupes fonctionnels.

### 3.2.1.5 Estimation des proportions capturées par groupe fonctionnel

La proportion de biomasse de chaque espèce assignée à un groupe fonctionnel a été estimée d'après les masses individuelles dans les données EVHOE en 1997 (obtenues en appliquant les relations taille-poids estimées au chapitre 1) et les probabilités de ces individus d'appartenir au groupe fonctionnel (*cf.* Chapitre 2). La biomasse de chaque espèce  $s$  dans chaque groupe fonctionnel  $g$  ( $B_{g,s}$ ) a donc été estimée comme la biomasse de l'espèce ( $B_s$ ) multipliée par la proportion de biomasse assignée au groupe  $g$ . Ce qui s'écrit

$$B_{g,s} = B_s \cdot \frac{\sum_{i \in s} (M_i \cdot q_{s,Lt}^{-1} \cdot P_{g,s,Lt})}{\sum_{i \in s} (M_i \cdot q_{s,Lt}^{-1})} \quad (3.6)$$

avec  $M_i = f(s, Lt_i)$  la masse d'un individu  $i$  de longueur totale  $Lt$  et d'espèce  $s$ ,  $q = f(s, Lt_i)$  sa capturabilité et  $P_{g,s,Lt} = f(s, Lt_i)$  sa probabilité d'appartenir au groupe fonctionnel  $g$ . Les longueurs totales étant enregistrées au cm inférieur pour toutes les espèces excepté *Clupea harengus* et *Sprattus sprattus sprattus* (pour lesquels elles sont enregistrées à la classe de 0,5 cm inférieur), les tailles ont été corrigées en y ajoutant 5 mm (respectivement 2,5 mm).

En faisant l'approximation que toutes les classes de taille d'une espèce sont également affectées par la pêche commerciale, les proportions moyennes de biomasse prélevée par groupe fonctionnel ( $C_g$ ), pondérées par les biomasses des espèces, ont été estimées comme

$$C_g = \frac{\sum_s (C_s \cdot B_{g,s})}{\sum_s B_{g,s}} \quad (3.7)$$

Les groupes fonctionnels de prédation peuvent ainsi être classés d'après leur exposition directe à la pêche selon cet indice de proportion prélevée. De plus, connaissant les indices de proportion prélevée au niveau de l'espèce ( $C_s$ ) ainsi que les compositions spécifiques des groupes fonctionnels, il est possible d'identifier quels sont les groupes mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche, *i.e.* ceux présentant à la fois des espèces peu et fortement exposées à la pêche. Pour estimer la "mixité" d'exposition des groupes, la variance inter-spécifique de l'indice d'exposition a été estimée pour chaque groupe fonctionnel.

### 3.2.2 Séries temporelles de biomasse des groupes fonctionnels

Des séries temporelles de biomasse des groupes fonctionnels de prédation ont été construites d'après les données des campagnes française EVHOE et anglaise WCGFS. Les surfaces balayées lors des chalutages n'étant disponibles que pour les données françaises, seules celles-ci ont permis d'estimer des biomasses par groupe fonctionnel par unité de surface. Pour les données anglaises, les biomasses par heure de chalutage, moyennées sur la zone d'étude, et corrigées d'après les capturabilités, ont été utilisées.

Pour les deux bases de données, un premier traitement identique a été appliqué. Pour chaque enregistrement  $i$  des bases de données (correspondant à une classe de taille  $Lt$  d'une espèce  $s$  pour un trait de chalut), la masse  $M_{i,g}$  attribuable à chaque groupe fonctionnel  $g$  a été estimée par

$$M_{i,g} = M_{s,Lt} \cdot N_i \cdot q_{s,Lt}^{-1} \cdot P_{g,s,Lt} \quad (3.8)$$

avec  $M_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la masse individuelle d'après les relations taille-poids estimées au chapitre 1,  $N_i$  le nombre d'individus élevé au trait de chalut pour les données EVHOE ou à l'heure de chalutage pour les données WCGFS,  $q_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la capturabilité de l'espèce à cette taille et  $P_{g,s,Lt} = f(s, Lt_i)$  sa probabilité d'appartenir au groupe fonctionnel  $g$ . Comme pour l'estimation des proportions prélevées par groupe fonctionnel, les longueurs totales enregistrées ont été corrigées pour tenir compte de l'enregistrement des tailles au cm inférieur (0,5 cm inférieur pour les clupéidés) en ajoutant 5 mm (2,5 mm pour les clupéidés). Les individus en dehors des gammes de taille utilisées pour l'estimation des probabilité d'appartenance aux groupes fonctionnels en fonction de la taille et de l'espèce n'ont pas été retenus (pas d'extrapolation des classifications en groupes fonctionnels). Les individus non pris en compte d'après ce critère de taille représentent moins de 8 % des effectifs (moins de 4 % de la biomasse) des espèces classifiées dans les données EVHOE et 30 % des effectifs (34 % de la biomasse) dans les données WCGFS. Dans ce dernier cas, la proportion élevée de biomasse non représentée dans les analyses peut limiter la détection de certains processus. Des phénomènes de compensation de biomasse par de petits individus dans un groupe fonctionnel peuvent par exemple ne pas être détectés si ceux-ci ne sont pas inclus dans les analyses.

### 3.2.2.1 Séries temporelles à partir des données EVHOE

Pour les données EVHOE, les séries temporelles de densité de biomasse ( $B_{g,yr}$ , en  $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$ ) par groupe  $g$  et par année  $yr$  ont été estimées par une moyenne des densités par strate, pondérée par les surfaces de strate :

$$B_{g,yr} = \frac{\sum_{st} \left( A_{st} \times \frac{\sum_{hl \in st} \sum_{i \in hl} M_{i,g}}{\sum_{hl \in yr} A_{hl}} \right)}{\sum_{st} A_{st}} \quad (3.9)$$

Où  $A_{st}$  est la surface de la strate  $st$ ,  $hl$  l'indice de trait de chalut de strate et d'année connue et  $M_{i,g}$  la masse affectée au groupe  $g$  pour un enregistrement  $i$ , tel que défini par l'équation 3.8.

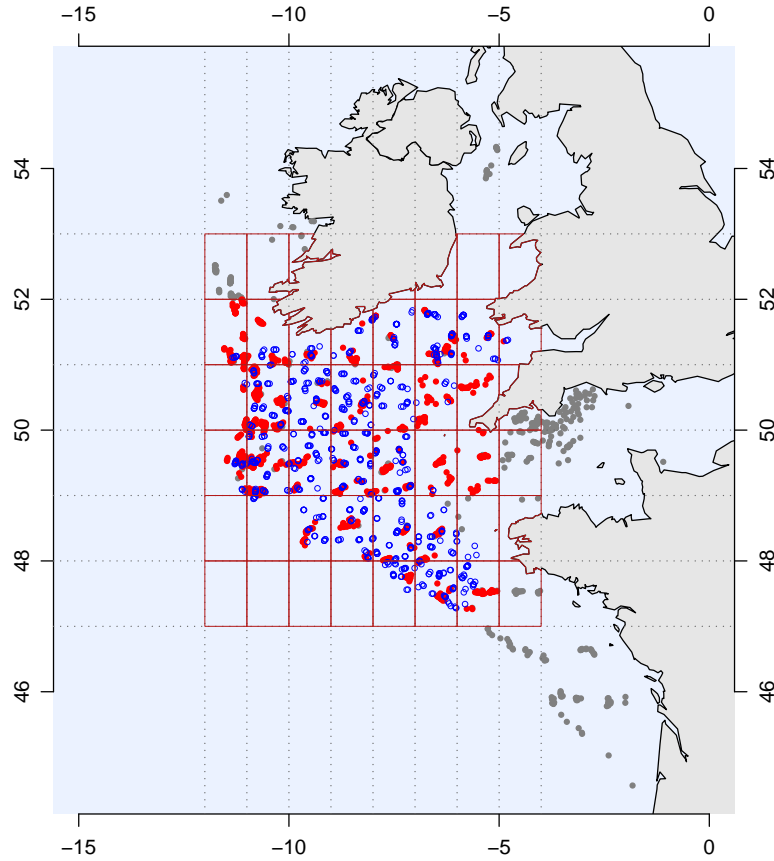
### 3.2.2.2 Séries temporelles à partir des données WCGFS

Concernant les données des campagnes WCGFS, seuls les traits de chalut effectués à l'aide de chaluts à panneaux ont été conservés. La zone couverte par cette campagne s'étendant au-delà de la mer Celtique, les traits de chalut ont été sélectionnés en fonction de leur appartenance à la zone couverte en mer Celtique par la campagne EVHOE. Les traits de chalut présents dans une zone de  $1^\circ \text{ long.} \times 1^\circ \text{ lat.}$  également couverte par EVHOE plus ceux de deux zones, non couvertes mais faisant partie des aires statistiques VIIIf et h, ont été conservés (figure 3.2).

Dans cette série de données, certaines espèces proches n'ont pas été distinguées chaque année, ou pas systématiquement. C'est le cas des baudroies (*Lophius piscatorius* et *L. budegassa*), des dragonets (*Callionymus lyra*, et *C. maculatus*) et des argentines (*Argentina silus* et *A. sphyraena*). Les effectifs de chaque enregistrement correspondant à des paires d'espèces ont donc été réaffectés aux deux espèces en proportion de leurs biomasses relatives estimées. Des densités de biomasse ( $B_{s,yr}$  en  $\text{kg} \cdot \text{h}^{-1}$  de chalutage) ont été estimées pour ces espèces ( $s$ ), les années ( $yr$ ) où elles ont été distinguées :

$$B_{s,yr} = \frac{\sum_{hl \in yr} \sum_{\substack{i \in hl \\ i \in s}} M_{s,Lt} \cdot N_i \cdot q_{s,Lt}^{-1}}{\sum_{hl \in yr} D_{hl}} \quad (3.10)$$

Avec  $M_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la masse individuelle d'après les relations taille-poids estimées au chapitre 1,  $N_i$  le nombre d'individus de l'enregistrement  $i$ , élevé à l'heure de chalutage,  $q_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la capturabilité de l'espèce à cette taille et  $D_{hl}$  la



**Figure 3.2** – Position des traits de chaluts des campagnes EVHOE (cercles bleus) et WCGFS (points rouges). Les points gris représentent les traits de chaluts des campagnes WCGFS non retenus d’après les critères de zone et d’engin utilisé.

durée en heures du traits de chalut  $hl$ .

Le rapport entre les biomasses au sein de chaque paire d’espèces a alors été estimé par interpolation linéaire pour les années au cours desquelles elles n’ont pas été systématiquement discernées. Pour les années en dehors des bornes définies par les années pour lesquelles des données sont disponibles pour les deux espèces d’une paire, les valeurs aux bornes ont été utilisées. Ce sont ces rapports qui ont été utilisés pour la répartition des effectifs entre les deux espèces concernées. Pour les nouveaux enregistrements ainsi obtenus, les masses attribuables aux différents groupes fonctionnels ( $M_{i,g}$ ) ont alors été estimées à l’aide l’équation 3.8.

La densité de biomasse ( $B_{g,yr}$ , en  $\text{kg} \cdot \text{h}^{-1}$ ) pour un groupe fonctionnel  $g$  lors de l’année  $yr$  a ensuite été estimée par :

$$B_{g,yr} = \frac{\sum_{hl \in yr} \sum_{i \in hl} M_{i,g}}{\sum_{hl \in yr} D_{hl}} \quad (3.11)$$

### 3.2.2.3 Définition de groupes fonctionnels de proies

Une méthode analogue à celle développée au [Chapitre 2](#) a été utilisée. Deux “sous-fonctions” ont été sélectionnées :

1. l’existence de défenses (épines) supposée avoir une influence sur le choix des proies, mais également sur la sélection par la taille. L’unique trait fonctionnel retenu est la présence/absence d’épines.
2. la taille et l’habitat. Pour la taille, c’est le maximum de la hauteur et de l’épaisseur du corps qui a été retenu, car supposé être la dimension intervenant en priorité dans la sélection par la taille. Pour l’habitat, le trait fonctionnel choisi est l’indice de compression : *hauteur du corps/largeur du corps*. En effet, il est apparu au cours des analyses du [Chapitre 2](#), qu’un corps large et de faible hauteur était un bon indicateur de la capacité à se nourrir sur le fond. Les individus classés dans les groupes de proies étant les mêmes que ceux utilisés pour les classifications en groupes de prédation, il semble raisonnable de considérer que leur localisation en tant que proie soit – pour partie du moins – la zone où ils se nourrissent.

Afin de limiter la classification en groupes de proies à des individus susceptibles d’être consommés par les groupes de grands piscivores, la distribution de la taille de la bouche, en mer Celtique, des individus appartenant aux groupes de prédation F5, F8, F9 et F12 réunis, a été explorée pour chaque année et pour chaque jeu de données. Seuls les individus ayant un  $\max(\textit{hauteur}, \textit{largeur du corps})$  inférieur ou égal à la plus haute médiane des tailles de bouche ( $\max(\textit{hauteur}, \textit{largeur de bouche})$ ) de ces groupes de prédateurs ont été classés en groupes de proies. Ce critère a été choisi pour que la moitié au moins des individus du groupe de plus grands prédateurs soient théoriquement capables de consommer les plus grandes proies. Dans les faits, les grands prédateurs consomment des proies plus petites, relativement à leur taille, que d’autres prédateurs moins grands qu’eux (Floeter & Temming, 2005; Pinnegar *et al.*, 2003; Scharf *et al.*, 2000), ce qui justifie de ne pas retenir les plus grosses proies consommables par les plus gros prédateurs.

Les sous-fonctions ont été combinées et regroupées. Les probabilité d’appartenance à un groupe fonctionnel de proie en fonction de la taille et de l’espèce ont été estimées de la même façon que pour les groupes de prédation.

### 3.2.3 Effets de la pêche sur les dynamiques temporelles

#### 3.2.3.1 Comparaisons de dynamiques temporelles

Les groupes fonctionnels de prédation ont été classés en deux catégories selon leur indice de proportion capturée  $C_g$  (équation 3.7, page 105) : les groupes subissant une forte exposition directe de la pêche sont distingués de ceux plus faiblement exposés.

L'hypothèse étant que des groupes fonctionnels soumis à de forts effets directs de la pêche devraient avoir des dynamiques temporelles similaires sous l'influence de celle-ci, nous avons testé si les groupes présentaient des covariances significativement positives (test unilatéral). Parmi les groupes plus faiblement exposés, en revanche, des similitudes de dynamiques ne sont pas systématiquement attendues.

Les biomasses des groupes fonctionnels n'étant *a priori* pas des fonctions linéaires du temps, des analyses de covariances habituelles, faisant intervenir une ou plusieurs variable(s) explicative(s) (ANCOVA), n'ont pu être utilisées. Les covariances au cours du temps ont donc été testées paire-à-paire pour les groupes de sensibilité similaire aux effets directs de la pêche. Une technique de bootstrap a été utilisée pour tester les significativités. Afin de tenir compte des effets de l'auto-corrélation sur la covariance (Solow & Duplisea, 2007), les années ont été permutes pour chaque groupe en utilisant la méthode dite de *phase scrambling* (Braun & Kulperger, 1997) qui conserve l'auto-corrélation de la série. Les p-valeurs ont été estimées comme la proportion de covariances supérieure ou égale à l'observée, basées sur  $10^4$  séries permutes. Des p-valeurs inférieures 0,05 sont alors considérées comme le signe de dynamiques temporelles similaires. Les séries d'abondance et biomasse présentant généralement un bruit important, les méthodes de détection de covariance basées sur la randomisation de séries temporelle manquent souvent de puissance (Houlahan *et al.*, 2007). Pour cette raison, les p-valeurs à la limite de signification ( $p < 0,1$ ) ont également été considérées.

#### 3.2.3.2 Effets indirects au travers de la prédation

Les séries temporelles de densité de biomasse de proies ont été estimées pour les deux jeux de données à l'aide des équation 3.9 (données EVHOE) et 3.11 (données WCGFS) et des probabilités d'appartenance aux groupes fonctionnels de proies en fonction de la taille et de l'espèce.

Pour chaque groupe fonctionnel de proie, les groupes de prédation pouvant potentiellement s'en nourrir ont été définis en fonction des tailles respectives des bouches de prédateurs et des sections corporelles des proies, ainsi que de leurs

habitats respectifs. Parmi les groupes fonctionnels de prédation définis dans le Chapitre 2, quatre étaient adaptés pour se nourrir de proies de moyenne ou grande taille, et notamment de poisson. Ces groupes sont

**F5** : prédateurs adaptés pour se nourrir de grandes proies benthiques élusives et potentiellement difficiles à digérer (*a fortiori* capable de consommer du poisson).

**F8** : prédateurs adaptés pour consommer des proies de taille moyenne (section frontale  $\leq 70$  mm) et faciles à digérer, se situant dans la colonne d'eau.

**F9** : prédateurs adaptés pour consommer des proies de grande taille et faciles à digérer, se situant dans la colonne d'eau.

**F12** : prédateurs adaptés pour se nourrir de proies benthiques élusives de taille moyenne et faciles à digérer.

Pour un groupe de proies de grande taille et d'habitat indéfini, par exemple, les prédateurs potentiels sont ceux des groupes F5 et F9.

Les covariances entre les biomasses des paires plausibles groupe de proies – groupe de prédateurs ont été testées à l'aide de la même méthode par permutation que celle utilisée pour comparer les dynamiques temporelles des groupes fonctionnels de prédation. Comme l'effet recherché ici est un contrôle des groupes de prédation sur les groupes de proies (effet *top-down*, Frank *et al.*, 2006; Scheffer *et al.*, 2005; Heath, 2005b), ce sont des covariances négatives entre biomasses des groupes de prédateurs et biomasses de leurs proies potentielles qui sont donc attendues. C'est donc l'hypothèse alternative testée ici en calculant la proportion de covariances obtenues par permutation inférieures ou égales à l'observée.

### 3.2.3.3 Phénomènes de compensation intra-groupe

La méthode proposée par Solow & Duplisea (2007) a été utilisée pour tester l'existence de phénomènes de compensation (*e.g.* Auster & Link, 2009; Rosenfeld, 2002; Frost *et al.*, 1995) au sein des groupes fonctionnels de prédation, mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche des espèces qui les composent.

Sous l'hypothèse de variations aléatoires des biomasses des espèces composant un groupe, et si la biomasse totale du groupe fonctionnel ne présente pas de tendance (auquel cas des covariances positives entre espèces peuvent être dues à la tendance), la variance totale de biomasse de ce groupe devrait être égale à la somme des variances de biomasse des espèces composant le groupe. Ce qui peut également s'écrire :

$$R = \frac{\text{var}(B_t)}{\sum_s \text{var}(B_s)} = 1 \quad (3.12)$$

En revanche, sous l’hypothèse de compensation entre espèces constituant un groupe fonctionnel, la variance totale de la biomasse du groupe doit être inférieure à la somme des variances des espèces. Ce qui s’écrit également :

$$R < 1 \quad (3.13)$$

La significativité du rapport  $R$  a été testée avec pour hypothèse nulle le cas correspondant à l’équation 3.12 et celui correspondant à l’équation 3.13 comme hypothèse alternative (test unilatéral) pour rechercher des signes de compensation au sein des groupes “mixtes” et ne présentant pas de tendance dans leur biomasse (pente non significative en ajustant un modèle linéaire avec le temps comme variable explicative). Comme pour les étapes précédentes, une méthode de *bootstrap* basée sur le *phase scrambling* a été utilisée. Au sein de chaque groupe fonctionnel, les séries de densité de biomasse des espèces constituantes ont été permutées  $10^4$  fois en conservant l’auto-corrélation, pour calculer autant de valeurs de  $R$  obtenues par hasard.

### 3.3 Résultats

#### 3.3.1 Exposition des groupes fonctionnels aux effets directs de la pêche

Les indices de proportion de biomasse prélevée par espèce en 1997 montrent de fortes disparités entre les espèces (tableau 3.1). Les valeurs supérieures à 1 (pour les espèces *Chelidonichthys gurnardus* et *Scomber scombrus*) peuvent être soit le signe de très fortes proportions capturées (capture totale supérieure à la biomasse restante) soit le résultat d’une surestimation de la capturabilité de ces espèces. Ramené à une proportion prélevée par groupe fonctionnel, cet indice permet de classer les groupes fonctionnels selon leur exposition supposée aux effets directs de la pêche (tableau 3.2). Il faut noter que les mêmes analyses effectuées avec l’autre méthode d’estimation de l’indice de proportion (les biomasses tiennent compte des prélèvements, équation 3.4 page 104) produisent des résultats similaires, tant sur le plan du classement des espèces que sur celui des groupes fonctionnels d’après leur exposition.

Bien qu’ils soient composés d’espèces inégalement exposées de façon directe à la pêche, les groupes F6 et F3 présentent des proportions prélevées élevées. Contre-intuitivement, le groupe F4 – qui regroupe plusieurs espèces fortement exploitées et/ou rejetées (e.g. *G. morhua*, *C. gurnardus*, *M. aeglefinus*, figure 8 du chapitre 2



et tableau 3.1) – présente une proportion prélevée basse. Ceci est le résultat de biomasses très élevées, dans ce groupe, de petit tacaud (*Trisopterus minutus*) et de grondin rouge (*Aspitrigla cuculus*) qui présentent de faibles proportions prélevées. Plusieurs groupes fonctionnels de prédation peuvent être considérés comme “mixtes” du point de vue de leur exposition aux prélèvements directs par la pêche. Les groupes des piscivore/invertivores benthiques consommant des proies de taille moyenne (F11), des groupes de petits invertivores benthiques consommant des proies élusives (F4), les petits invertivores de la colonne d’eau (F6) et petits piscivores/invertivores de la colonne d’eau (F7) font partie de cette catégorie. Parmi ceux-ci, F4, F7 et F11 sont faiblement exposés.

**Tableau 3.1** – Estimation des proportions de biomasse prélevée par espèce en mer Celtique durant l'années 1997.

$C_s$  : indice de proportion de biomasse prélevée par la pêche ;  $L_s$  : débarquements ;  $D_s$  : rejets ;  $BI_s$  : indices de biomasse ;  $B_s$  : biomasse. Débarquements, rejets et biomasses sont en  $10^3$  kg. Les cases vides représentent des valeurs manquantes.

Espèce	$L_s$	$D_s$	$BI_s$	$B_s$	$C_s$
<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	41	2500	625	784	3,2
<i>Scomber scombrus</i>	42 849	375	3582	19 895	2,2
<i>Sprattus sprattus</i>	467	0	81	520	0,9
<i>Gadus morhua</i>	10 639	514	10 537	22 728	0,49
<i>Lophius piscatorius</i>	10 072	38	5127	35 380	0,29
<i>Microstomus kitt</i>	1827	574	1677	9017	0,27
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	9111	1906	8125	42 421	0,26
<i>Lophius budegassa</i>	3325	47	2341	14 697	0,23
<i>Merlangius merlangus</i>	17 828	13 668	39 115	138 554	0,23
<i>Limanda limanda</i>	115	258	773	1873	0,2
<i>Trachurus trachurus</i>	168 511	1129	192 962	990 863	0,17
<i>Molva molva</i>	5014	12	3317	31 600	0,16
<i>Merluccius merluccius</i>	13 018	548	7996	87 964	0,15
<i>Zeus faber</i>	705		925	5902	0,12
<i>Squalus acanthias</i>	1744	22	4866	21 625	0,082
<i>Aspitrigla cuculus</i>	500	1421	5897	30 665	0,063
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	4083	1373	6912	108 332	0,05
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0	93	1329	3645	0,025
<i>Scyliorhinus canicula</i>	639	531	11 391	50 625	0,023
<i>Callionymus lyra</i>		75	782	5729	0,013
<i>Clupea harengus</i>	16 736	134	274 885	1 433 032	0,012
<i>Leucoraja naevus</i>		563	7928	128 968	0,004
<i>Micromesistius poutassou</i>	2907	186	265 255	1 388 203	0,002
<i>Capros aper</i>	0	836	98 170	559 292	0,001
<i>Trisopterus esmarkii</i>	0	303	48 694	292 429	0,001
<i>Argentina silus</i>	0	48	13 032	68 992	0,001
<i>Argentina sphyraena</i>		97	27 525	140 198	0,001
<i>Trisopterus minutus</i>	0	1005	41 894	3 919 211	0,000
<i>Microchirus variegatus</i>	2		563	11 368	0,000
<i>Arnoglossus imperialis</i>			266	1350	
<i>Callionymus maculatus</i>			103	949	
<i>Conger conger</i>			1391	8173	
<i>Gadiculus argenteus</i>			136	905	

**Tableau 3.2** – Indice de prélèvement par groupe fonctionnel de prédation ( $C_g$ ) en mer Celtique durant l’année 1997.

Les groupes fonctionnels sont classés par ordre décroissant d’exposition supposée; le groupe F12 n’a été placé dans aucune catégorie en raison de son exposition intermédiaire. Les groupes dits “Mixtes” sont ceux qui présentent à la fois des espèces fortement et peu exposées (*cf.* tableau 3.1); les valeurs manquantes de  $var(C_g)$  correspondent à des groupes mono-spécifiques.

Groupe	$C_g$	Exposition	$var(C_g)$	Mixte
F6	0,301	Forte	1,459	Oui
F5	0,294	Forte	0,020	non
F3	0,168	Forte	0,016	non
F9	0,119	Forte		non
F8	0,119	Forte		non
F12	0,082			non
F1	0,067	Faible	0,023	non
F7	0,052	Faible	0,092	Oui
F10	0,050	Faible	0,009	non
F4	0,012	Faible	1,575	Oui
F11	0,003	Faible	1,259	Oui
F2	0,002	Faible	0,007	non

### 3.3.2 Définition des groupes de proies

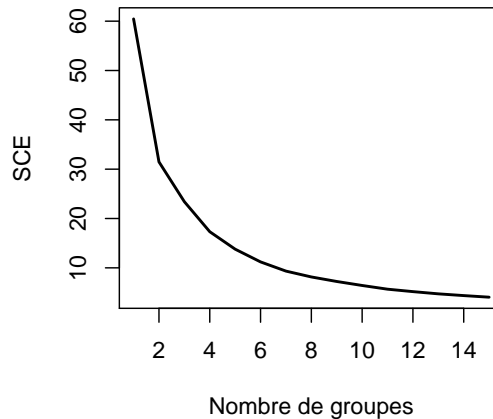
La sous-fonction présence/absence de défenses conduit par définition à deux groupes :

**A0** : sans épine

**A1** : avec épine.

Pour la sous fonction “taille et habitat”, le nombre optimal de groupes est 2 comme le montre le changement de pente dans la figure 3.3. Ce nombre de classes est confirmé par l’indice de silhouette (Rousseeuw, 1987) qui est le plus élevé pour 2 groupes ( $GS = 0,44$ ) mais montre une structure relativement faible.

La classification d’après les “tailles et habitats” révèle un groupe B1 caractérisé par de grandes sections frontales ( $\max(Db, Wb)$ , figure 3.4). L’habitat de ces proies est mal défini, puisque l’indice de compression présente des valeurs dispersées autour de 1. Ces proies peuvent donc être considérées comme “proies de moyenne et grande taille” (l’intervalle de taille de bouche pour des prédateurs capables de se nourrir de proies de “taille moyenne” dans le Chapitre 2 est  $]30mm, 70mm]$ ). Le groupe B2 est caractérisé par des individus ayant des sections frontales de plus petite taille. Leur habitat semble majoritairement être la colonne d’eau, mais près d’un quart des individus présente un indice de compression inférieur à 1, dénotant une préférence benthique. Ce groupe peut donc être considéré comme celui des “proies de petites tailles”. Cette classification présente un effet taille intra-spécifique pour 21 espèces (figure 3.5).



**Figure 3.3** – Moyennes des somme des carrés des écarts intra-groupes au barycentre, en fonction du nombre de groupes définis par *K-means* pour la sous fonction “taille et habitat”.

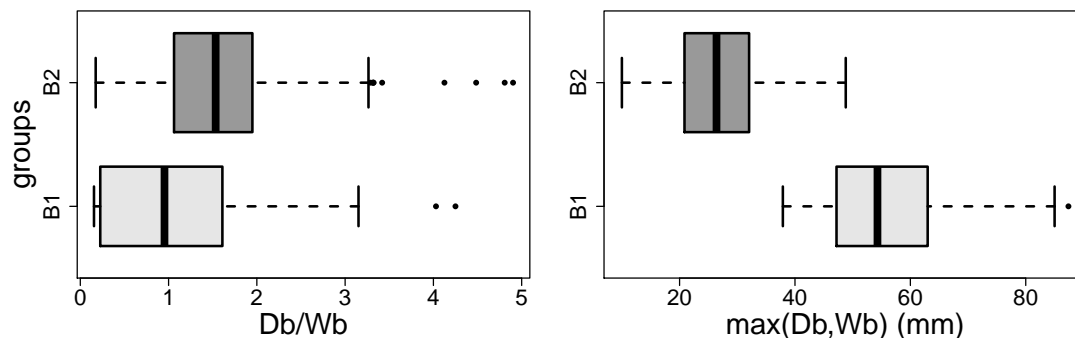
SCE : Somme des carrés des écarts intra-groupes.

La combinaison des sous-fonctions a donc produit quatre groupes de stratégies (*cf.* Chapitre 2) : petites ou grandes proies, avec ou sans épines. Dans la mesure où il est difficile de prévoir dans quelle proportion la présence d’épines va influencer la sélection par la taille, et comme elle peut également avoir d’autres effets sur le choix de proie (par exemple en inhibant le choix d’attaquer pour certains prédateurs), il a été choisi de ne pas effectuer de regroupement de groupes de stratégies. Ceux-ci peuvent donc être considérés comme des groupes fonctionnels de proies. Ces groupes sont caractérisés dans le tableau 3.3. Seul le groupe Fp1 peut être caractérisé du point de vue de son habitat : il contient essentiellement des individus adaptés pour vivre dans la colonne d’eau. Certains poissons plats sont cependant classés dans ce groupe, ce qui ne nous permet pas d’exclure un impact des prédateurs benthiques sur ce groupe de proies.

**Tableau 3.3** – Groupes fonctionnels (GF) et leurs fonctions potentielles prédites d’après la morphologie. GS : groupes de stratégies.  $L_t$  : longueur totale (*moyenne*  $\pm$  *écart type*).

GF	Fonction potentielle de proie	GS	$L_t$ (mm)
Fp1	petites proies sans épine	A0.B2	161 $\pm$ 71
Fp2	petites proies avec épine(s)	A1.B2	129 $\pm$ 50
Fp3	moyennes/grandes proies sans épine	A0.B1	278 $\pm$ 152
Fp4	moyennes/grandes proies avec épine(s)	A1.B1	232 $\pm$ 123

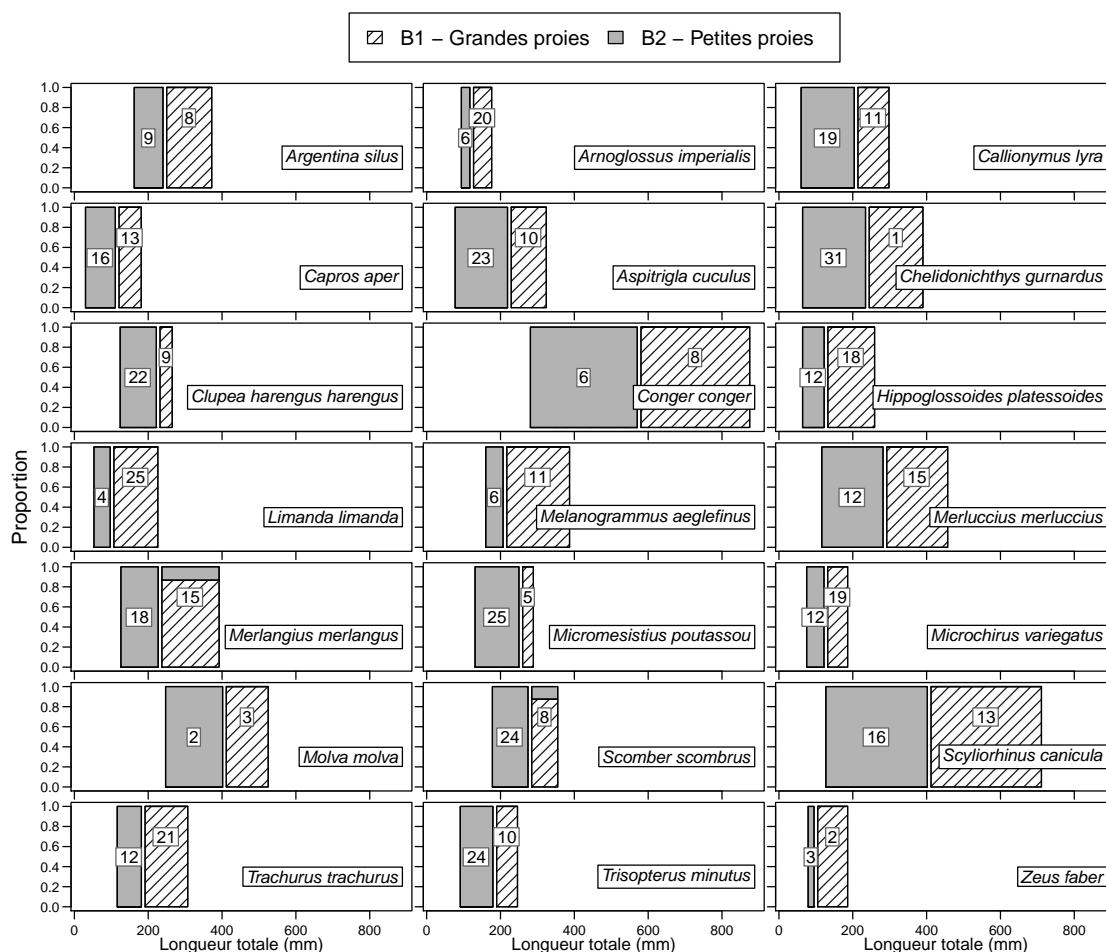
Un effet très marqué de la taille sur la classification est mis en évidence par le fait que les individus de nombreuses espèces sont classés différemment selon leur taille (figure 3.6). Les groupes sont par ailleurs composés d’individus de tailles



**Figure 3.4** – distributions des traits fonctionnels par groupe pour la sous fonction “taille et habitat de proie”

$Db/Wb$  : hauteur du corps/largeur du corps = indice de compression ;  $\max(Db, Wb)$  : section frontale maximale.

Barre verticale épaisse : médiane ; boîte : intervalle inter-quartile ; Les “moustaches” s’étendent jusqu’aux points situés à  $\leq 1,5$  fois l’écart inter-quartile à l’extérieur de la boîte. Les valeurs hors de cet intervalle sont représentées par des points.



**Figure 3.5** – Proportion par classe de taille et par espèce d’individus assignés aux groupes de sous fonction “taille et habitat de proie”

significativement différentes (test de rang de Kruskal-Wallis :  $\chi^2 \approx 221$ ,  $df = 3$ ,  $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ). D'autre part, un effet de la taxonomie est montré par les différences significatives de taille des individus de différentes espèces au sein d'un même groupe (figure 3.6), comme par exemple *Limanda limanda* ou *Microchirus variegatus* (poissons plats), classés dans les proies de grandes tailles à des longueurs totales inférieures à celle des Gadidés sans épines, en raison de leur importante largeur de corps, relativement à leur longueur.

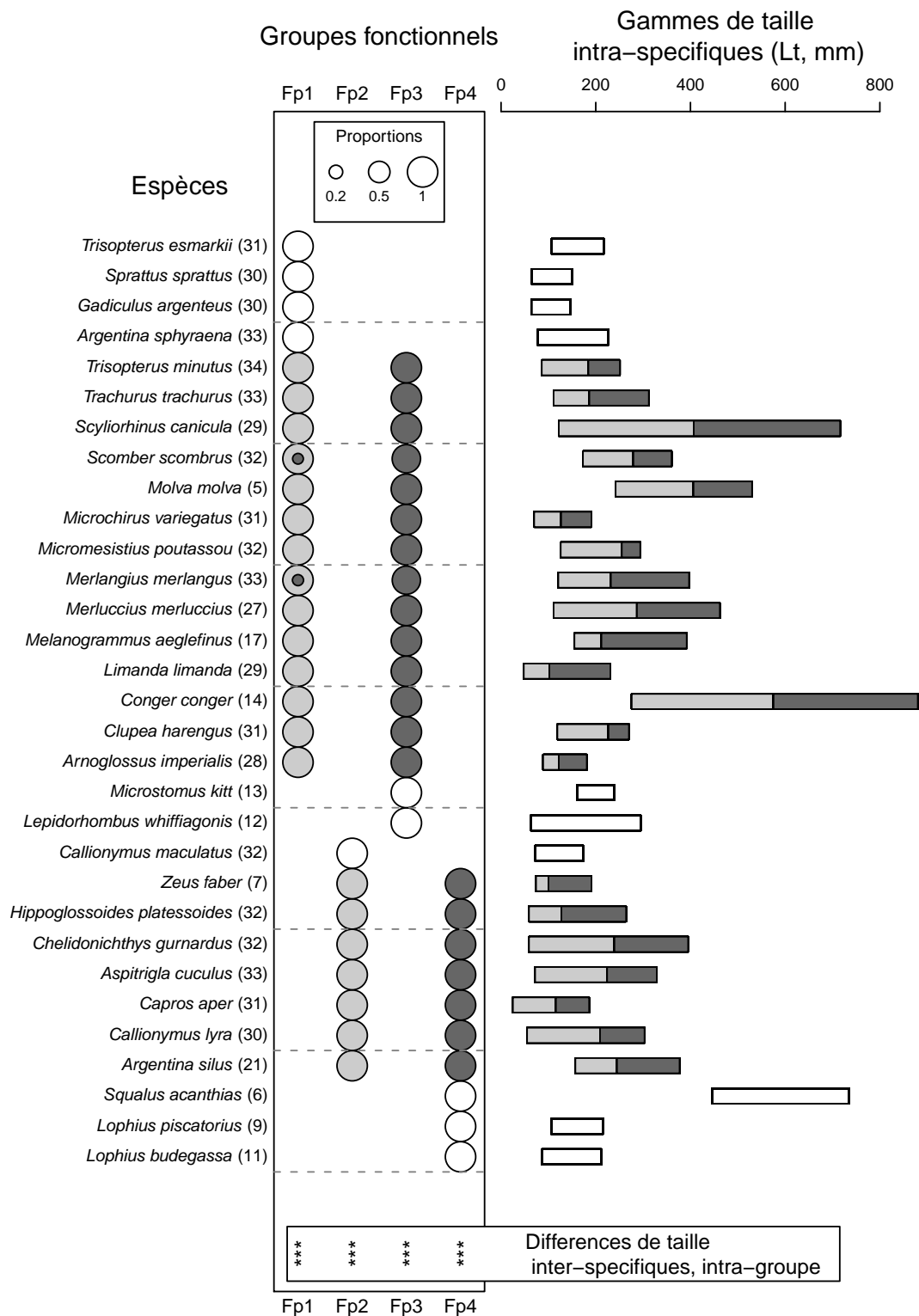
Les ensembles groupe de proies – groupe(s) de prédation, destinés à l'exploration des covariances de biomasses entre les prédateurs et leurs proies potentielles, ont été déterminés en fonction

1. des tailles respectives des bouches de prédateurs et des sections du corps des proies (figure 3.7).
2. des habitats respectifs des prédateurs et des proies (disponibles seulement pour le groupe Fp1).

Les ensembles de prédateurs et leurs proies potentielles sont résumés dans le tableau 3.4

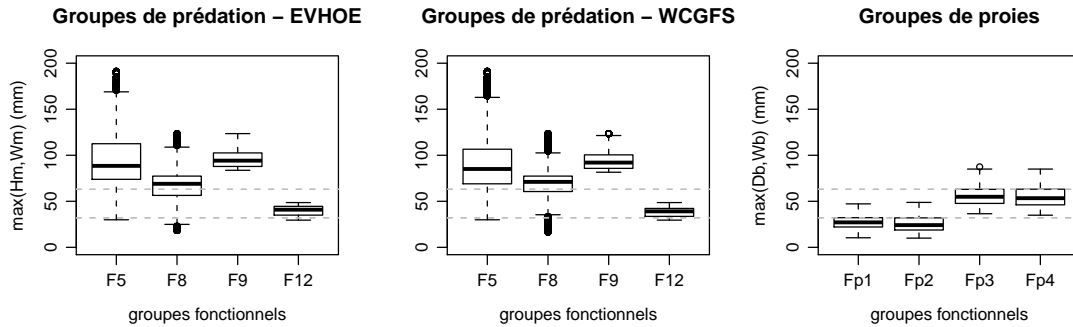
**Tableau 3.4** – Groupes de prédation et leurs proies potentielles (groupes fonctionnels de proies), définis d'après les tailles de bouche des prédateurs et les sections frontales des proies.

Proies	Groupes de prédation			
	F5	F8	F9	F12
Fp1	X	X	X	X
Fp2	X	X	X	X
Fp3	X		X	
Fp4	X		X	



**Figure 3.6** – Composition en taille et en espèce des groupes fonctionnels de proies. Le nombre d'individus est donné entre parenthèses après le nom d'espèce.

Les cercles sont proportionnels à la proportion d'individus d'une classe de taille, assignée à chaque groupe. Differences de taille ( $Lt$ ) inter-spécifiques au sein de groupes (test de rang de Kruskal-Wallis) : \*\*\* :  $p < 10^{-3}$ . Les niveaux de gris indiquent différentes classes de taille au sein d'une espèce.



**Figure 3.7** – Comparaison des répartitions de taille de bouche dans les groupes de grands piscivores avec la distribution de section frontale des groupes de proies. Pour la taille de bouche, le  $\max(\text{hauteur de bouche}, \text{largeur de bouche})$  est utilisé et pour la taille de section, le  $\max(\text{profondeur du corps}, \text{largeur du corps})$ . Les lignes grisées représentent le troisième quartiles des sections du corps des groupes de proies.

### 3.3.3 Effets de la pêche sur les dynamiques temporelles

#### 3.3.3.1 Comparaison de dynamiques temporelles

Les comparaisons des dynamiques temporelles des groupes de prédation fortement exposés aux prélèvements suggèrent des similitudes dans la moitié des cas avec les données des campagnes EVHOE, bien que la significativité des tests soit marginale ( $p < 0,1$ ) dans la majorité des cas (tableau 3.5a, figure 3.8a). Avec les données des campagnes WCGFS, en revanche, seules les paires de moyens et grands piscivores de la colonne d'eau (F8, F9) ainsi que les petits invertivores benthiques consommant des proies peu mobiles et les grands invertivores consommant de grandes proies élusives (F3, F5) présentent des similitudes (tableau 3.5b, figure 3.8b).

Concernant les groupes subissant de faibles prélèvements, les groupes de petits invertivores benthiques consommant des proies élusives (F4), les petits piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F7) et les piscivores/invertivores benthiques consommant des proies de taille moyenne (F11) présentent des similitudes dans leurs dynamiques temporelles d'après les analyses effectuées sur les deux jeux de données (tableau 3.6, figure 3.9). Le groupe des petits piscivores/invertivores benthiques (F10) semble également présenter une dynamique temporelle similaire à celle des groupes précités, en se basant sur les données WCGFS seules (tableau 3.6b). Les autres groupes (F1 et F2 : petits omnivores, respectivement benthiques et de la colonne d'eau) semblent avoir des dynamiques temporelles particulières.



**Tableau 3.5** – P-valeurs des tests de covariance par paire, des groupes fonctionnels de prédation subissant des prélèvements élevés (exposition forte à la pêche). Test unilatéral ( $H_1$  : covariance positive) : n.s. : non significatif ( $p \geq 0,1$ ); . :  $p < 0,1$ ; \* :  $p < 0,05$ ; \*\* :  $p < 0,01$ .

(a) avec les données de la campagne EVHOE				
Groupes	F5	F6	F3	F8
F6	0,2482 n.s.			
F3	0,4001 n.s.	0,6696 n.s.		
F8	0,0919 .	0,0766 .	0,2919 n.s.	
F9	0,0818 .	0,1698 n.s.	0,0913 .	0,0130 *

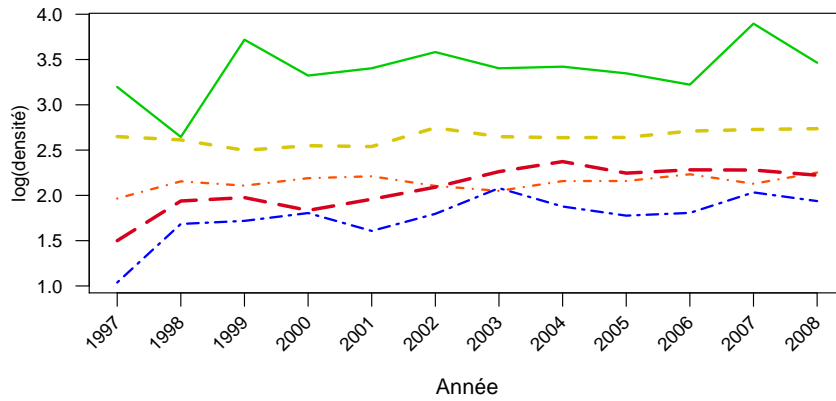
(b) avec les données de la campagne WCGFS				
Groupes	F5	F6	F3	F8
F6	0,9700 n.s.			
F3	0,0448 *	0,8380 n.s.		
F8	0,7919 n.s.	0,3548 n.s.	0,1398 n.s.	
F9	0,7164 n.s.	0,2689 n.s.	0,2250 n.s.	0,0012 **

**Tableau 3.6** – P-valeurs des tests de covariance par paire, des groupes fonctionnels de prédation subissant des prélèvements faibles (exposition faible à la pêche). Test unilatéral ( $H_1$  : covariance positive) : n.s. : non significatif ( $p \geq 0,1$ ); . :  $p < 0,1$ ; \* :  $p < 0,05$ ; \*\* :  $p < 0,01$ ; \*\*\* :  $p < 0,001$ .

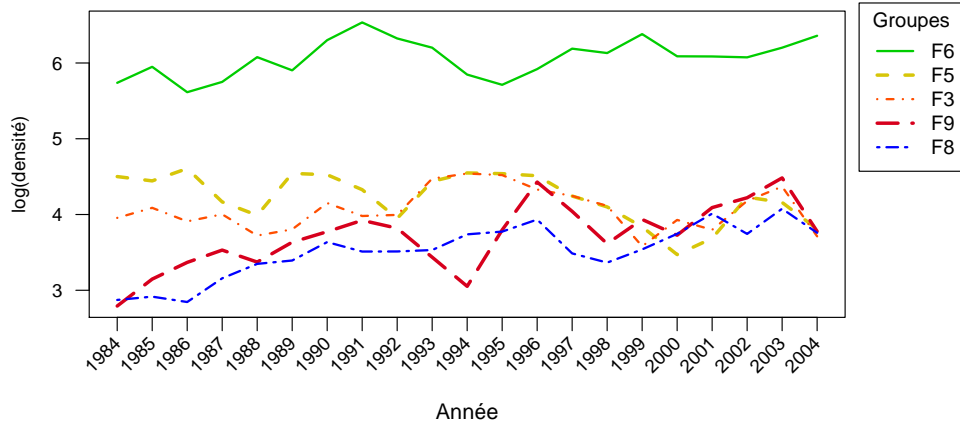
(a) avec les données de la campagne EVHOE					
Groupes	F2	F11	F4	F1	F10
F11	0,1628 n.s.				
F4	0,2270 n.s.	0,0000 ***			
F1	0,2943 n.s.	0,8128 n.s.	0,6919 n.s.		
F10	0,2343 n.s.	0,5922 n.s.	0,5508 n.s.	0,1541 n.s.	
F7	0,7266 n.s.	0,0940 .	0,0398 *	0,7384 n.s.	0,5068 n.s.

(b) avec les données de la campagne WCGFS					
Groupes	F2	F11	F4	F1	F10
F11	0,9171 n.s.				
F4	0,8430 n.s.	0,0000 ***			
F1	0,1594 n.s.	0,7184 n.s.	0,7045 n.s.		
F10	0,9924 n.s.	0,0301 *	0,0349 *	0,7306 n.s.	
F7	0,8666 n.s.	0,0850 .	0,0797 .	0,9517 n.s.	0,0119 *

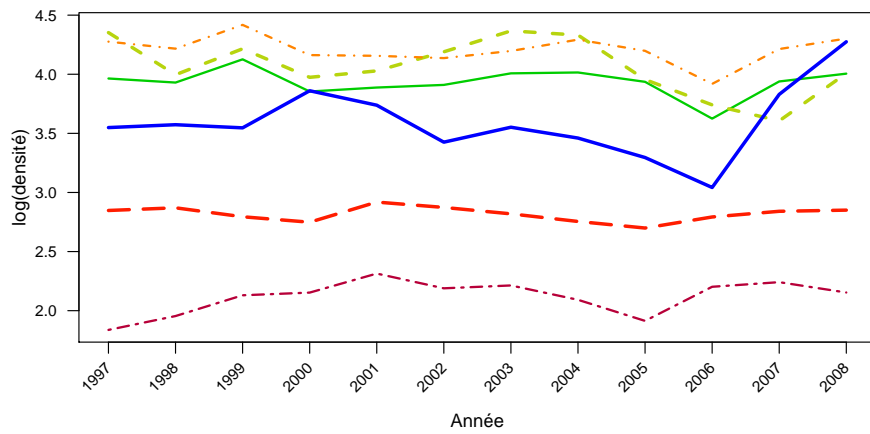
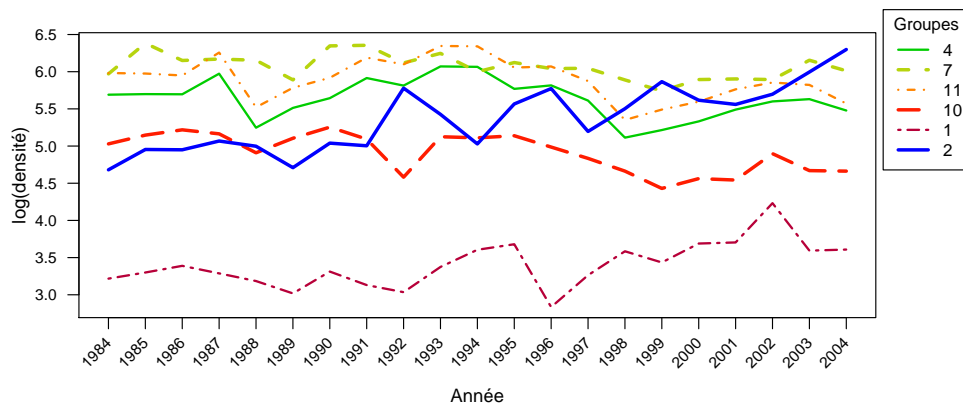


(a) Données EVHOE,  $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$



(b) Donnée WCGFS,  $\text{kg} \cdot \text{h}^{-1}$

**Figure 3.8** – Séries chronologiques de densité de biomasse des groupes fortement exposés à la pêche.

(a) Données EVHOE,  $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$ (b) Donnée WCGFS,  $\text{kg} \cdot \text{h}^{-1}$ 

**Figure 3.9** – Séries chronologiques de densité de biomasses des groupes faiblement exposés à la pêche.

### 3.3.3.2 Effets indirects au travers de la prédation

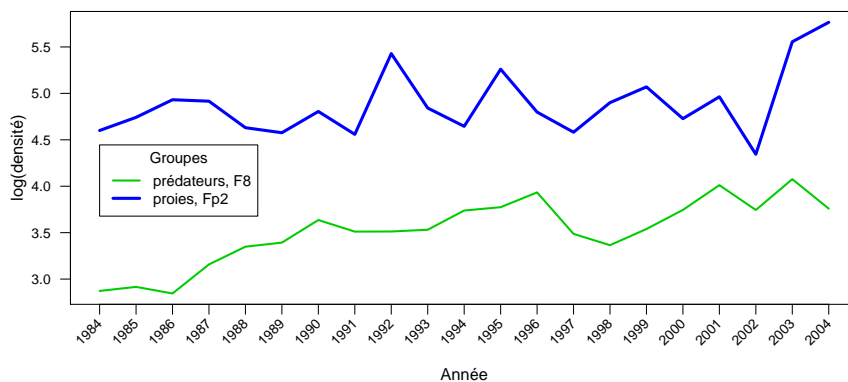
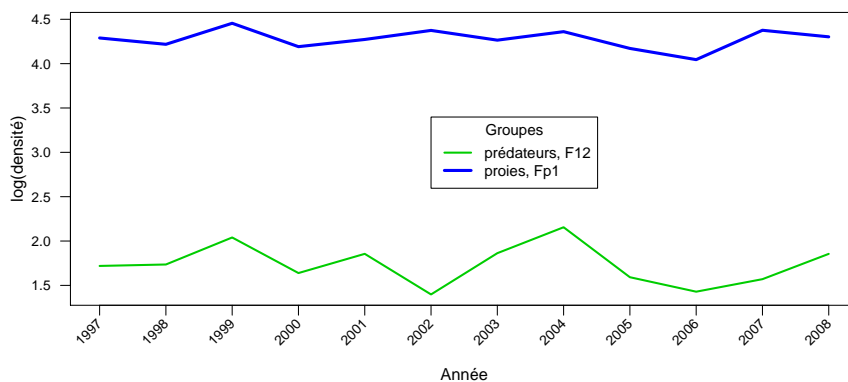
La comparaison des dynamiques temporelles entre biomasse des groupes de prédation et biomasse de leurs proies potentielles (c.f. tableau 3.7) ne montre aucune évidence de covariance négative. En revanche, des p-valeurs comprises entre 0,9 et 1 suggèrent l’existence de similitudes entre dynamiques de certains groupes de prédation et leurs proies potentielles (covariances positives). Pour la paire prédateur–proie “piscivores/invertivores moyens de la colonne d’eau”–“petites proies épineuses” (F8–Fp2), la covariance est significativement positive avec un risque de première espèce de 5% (données WCGFS); Pour les paires “grands piscivores/invertivores de la colonne d’eau”–“moyennes/grandes proies épineuses” (F9–Fp4) (WCGFS) et “piscivores/invertivores benthiques moyens”–“petites proies sans épines” (F12–Fp1) (EVHOE), les covariances sont à la limite de signification ( $p < 0,1$ ).

**Tableau 3.7** – P-valeurs des tests (unilatéraux,  $H_1 : \text{cov}(B_{pred}, B_{proie}) < 0$ ) de covariance entre biomasses des groupes de prédation et biomasses de leurs proies potentielles (groupes fonctionnels de proies), estimées à l’aide de deux jeux de données (EVHOE et WCGFS).

(a) avec les données de la campagne EVHOE				
Proies	Groupes de prédation			
	F5	F8	F9	F12
Fp1	0,3921 n.s.	0,6213 n.s.	0,4578 n.s.	0,9457 n.s.
Fp2	0,8341 n.s.	0,8224 n.s.	0,5952 n.s.	0,6287 n.s.
Fp3	0,1781 n.s.		0,3176 n.s.	
Fp4	0,2447 n.s.		0,2024 n.s.	

(b) avec les données de la campagne WCGFS				
Proies	Groupes de prédation			
	F5	F8	F9	F12
Fp1	0,7047 n.s.	0,7762 n.s.	0,6584 n.s.	0,3768 n.s.
Fp2	0,1583 n.s.	0,9534 n.s.	0,8708 n.s.	0,2834 n.s.
Fp3	0,6454 n.s.		0,4179 n.s.	
Fp4	0,1214 n.s.		0,9231 n.s.	

(a) Données WCGFS,  $kg \cdot h^{-1}$ ,  $p < 0,05$ .(b) Données WCGFS,  $kg \cdot h^{-1}$ ,  $p < 0,1$ .(c) Données EVHOE,  $kg \cdot km^{-2}$ ,  $p < 0,1$ .

**Figure 3.10** – Covariations des biomasses de groupes de prédateurs et de leurs proies potentielles. L'hypothèse alternative du test est ici  $H'_1 : cov(B_{pred}, B_{proie}) > 0$

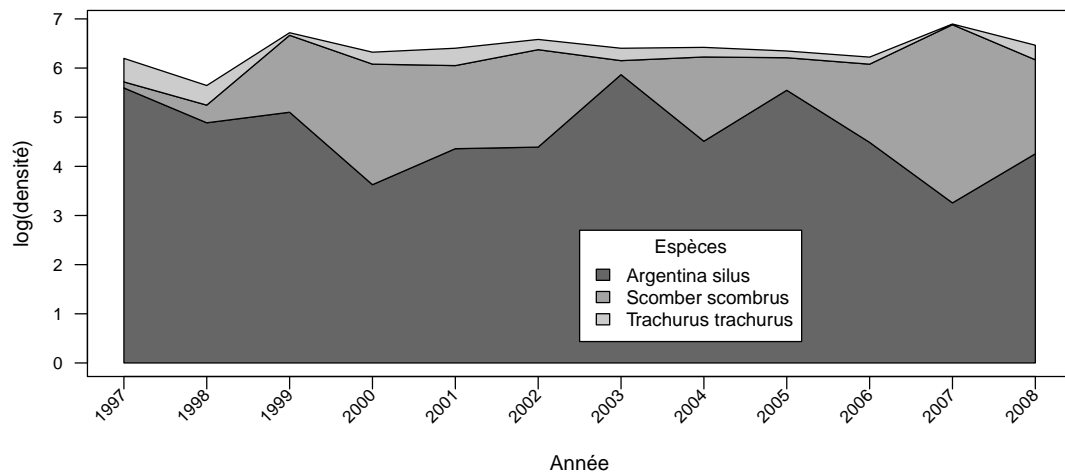
### 3.3.3.3 Phénomènes de compensation intra-groupe

Les phénomènes de compensation ont été cherchés au sein des groupes de petits invertivores benthiques consommant des proies peu mobiles (F3) et élusives (F4), de petits invertivores de la colonne d'eau (F6) et de petits piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F7), supposés mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche

(cf. section 3.3.1). Dans les données WCGFS, certaines espèces ont été regroupées certaines années. Bien que pour les séries de biomasse des groupes fonctionnels, la part attribuable à ces espèces ait été estimée, ces données reconstruites n'ont pas été utilisées ici. En effet, dans les recherches de compensation entre espèces, la qualité des données au niveau spécifique est cruciale. Nous avons donc préféré ne pas utiliser les données relatives aux espèces en question dans ce type d'analyse. Les p-valeurs des tests par permutation sur les valeurs de  $R$  ( $H_0 : R = 1$ ,  $H_1 : R < 1$ ), tels que proposés par Solow & Duplisea (2007), sont présentées dans le tableau 3.8.

**Tableau 3.8** – P-valeurs des tests de permutation ( $10^4$  permutations) sur les valeurs de  $R$  ( $H_0 : R = 1$ ,  $H_1 : R < 1$ ) pour les campagnes EVHOE et WCGFS. Les données manquantes correspondent à des séries avec une tendance significative, pour lesquelles les tests n'ont pas été effectués.

Jeux de données	Groupes fonctionnels			
	F4	F6	F7	F11
EVHOE (1997–2008)	0,442 (n.s.)	0,055 (.)	0,672 (n.s.)	0,850 (n.s.)
WCGFS (1984–2004)	0,416 (n.s.)	0,950 (n.s.)		1,000 (n.s.)



**Figure 3.11** – Densités de biomasse spécifiques cumulées pour le groupe de prédation F6, d'après les données EVHOE.

Aucun phénomène de compensation n'est mis en évidence. Des signes de compensation inter-spécifique sont toutefois montrés par une p-valeur à la limite de signification ( $p < 0.1$ ) pour le groupe des petits invertivores de la colonne d'eau (F6). Ces phénomènes sont visible sur les séries de biomasses spécifiques cumulées au sein de ce groupe (figure 3.11). Les deux jeux de données donnent cependant des informations contradictoires quant au signe de cette compensation. En effet, la p-valeur de 0,95, obtenue avec les données WCGFS, semble indiquer au contraire un  $R$  supérieur à 1 (significatif pour un test unilatéral avec l'hypothèse alternative

$H_1' : R > 1$ ). Des  $R$  supérieurs à 1, signes de synchronisme (*i.e.* covariances positives) entre biomasses spécifiques, sont également montrés pour les groupes F6 et F11 (données WCGFS).

### 3.4 Discussion

L'estimation d'un indice de prélèvement par la pêche a montré des disparités entre groupes de prédation. Les groupes composés en majorité d'espèces à forte valeur ou ciblées par les pêcheries industrielles présentent de forts indices d'exposition (*e.g.* le groupe F5 composé de grandes morues et baudroies, F8 et F9 composés de saint-Pierre et F6 comportant de fortes proportions de maquereau et chinchard). Ceux dans lesquels les espèces d'intérêt commercial ne représentent qu'une faible proportion (*e.g.* F7 et F11) ont de faibles indices d'exposition. Les rejets semblent également jouer un rôle important dans l'exposition, notamment pour le groupe F3 dans lequel sont classés les grondins gris, dont une proportion élevée de la biomasse est rejetée. L'importance des rejets doit cependant être sous-estimée, les données utilisées ne concernant que les chalutiers français. Ces résultats sont cohérents avec ce qui était attendu d'après les pressions connues au niveau spécifique.

Sous l'hypothèse que les groupes exposés subissent un impact de la pêche et que la pression de pêche fluctue, des similitudes de variation de biomasse sont attendues. De plus, si la pression de pêche suit une tendance, celle-ci devrait entraîner une tendance dans les biomasses des groupes exposés. En se basant sur les données des campagnes EVHOE, les groupes fortement exposés à la pêche présentent des similitudes dans leurs dynamiques puisque les covariances positives entre groupes forment un réseau duquel aucun groupe n'est exclu. En se basant sur les données WCGFS, ces similitudes sont moins marquées. Concernant les groupes faiblement exposés, des similitudes sont mises en évidence entre les groupes de petits invertivores benthiques consommant des proies élusives (F4), de petits piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F7) et de piscivores/invertivores benthiques consommant des proies de taille moyenne (F11), auxquels s'ajoute le groupe F10 d'après les données WCGFS. Les groupes petits omnivores benthiques (F1) et de la colonne d'eau (F2) présentent des dynamiques particulières. Les résultats obtenus avec les données d'EVHOE suggèrent donc un comportement similaire des groupes fortement exposés à la pêche. En mer Celtique, l'effort de pêche présente des fluctuations, notamment pour certains types d'engins de pêche (ICES, 2008b), tout comme les mortalités par pêche moyennes estimées par Blanchard *et al.* (2005), ce qui suggère des fluctuations inter-annuelles de la pression de pêche. Par ailleurs,

les efforts de pêche ont montré une tendance à la baisse depuis la fin des années 90 (ICES, 2008b). Dans ce contexte, des fluctuations de biomasse des groupes les plus exposés ont pu être influencées par la pression de pêche. Des fluctuations synchrones de groupes fonctionnels pourraient également être le résultat (i) de consommation de proies suffisamment similaires pour présenter des dynamiques proches et/ou (ii) d'un fort contrôle *bottom-up* de la communauté. La première hypothèse peut être écartée car les groupes fortement exposés consomment des proies de digestibilité, d'habitat et de taille différentes. La seconde hypothèse impliquerait des similitudes aussi marquées entre groupes faiblement et fortement exposés qu'entre groupes fortement exposés uniquement. Or les groupes fortement exposés à la pêche ne présentent pas de similitude de dynamique temporelle avec les groupes faiblement exposés (résultats EVHOE non montrés ; seules trois p-valeurs à la limite de signification sont mises en évidence sur 30 tests). Il est donc peu probable que les similitudes de dynamique entre groupes exposés soient liées à un contrôle *bottom-up*. Les similitudes de dynamique temporelle des biomasses des groupes les plus exposés semblent donc imputables à la pression de pêche. D'autre part, plusieurs de ces groupes présentent des tendances croissantes (non significatives) de leur biomasse (*cf.* figure 3.8a), qui sont cohérentes avec le relâchement de la pression de pêche sur la même période. Ces deux résultats suggèrent un impact direct de la pêche sur les fonctions trophiques, lorsque celles-ci sont portées par des groupes fonctionnels fortement exposés.

En se basant sur les données des campagnes WCGFS en revanche, de tels effets ne peuvent être mis en évidence bien que la série chronologique soit plus longue. Une explication plausible est le changement fréquent, au cours de la série, d'engin d'échantillonnage, différents engins pouvant donner des estimations absolues d'abondance et biomasse différentes (Trenkel *et al.*, 2004). Même si l'analyse a été restreinte aux données provenant de chaluts à panneaux, les différences de capturabilité pour différentes espèces et tailles, d'un engin à un autre sont susceptibles de générer un bruit important dans les séries. Lorsque ces changements interviennent en plusieurs points d'une série chronologique, comme cela a été le cas pour les campagnes WCGFS, ils peuvent générer des covariances positives artificielles des biomasses. Par ailleurs, les corrections vis-à-vis de la capturabilité (*cf.* équation 3.8, page 106) ont été estimées pour des chaluts à grande ouverture verticale (GOV ; *cf.* Fraser *et al.*, 2007). Comme les capturabilités pour un type d'engin sont fonction de la taille et de l'espèce, et que les abondances relatives d'espèces et de classes de taille au sein d'un groupe fonctionnel peuvent être variables au cours du temps, des différences de capturabilité entre les engins utilisés dans les campagnes WCGFS et un GOV peuvent produire des distorsions et géné-



rer du bruit supplémentaire dans les séries. Il paraît donc plausible que les séries chronologiques basées sur les campagnes WCGFS ne permettent pas de rejeter les hypothèses nulles ou bien révèlent de fausses tendances (covariances positives). De plus les densités de biomasses de groupes fonctionnels estimées d'après ces données représentent moins de 70 % de la biomasse totale de la communauté ce qui peut limiter la détection de similitudes de dynamiques. Nous pouvons avoir davantage confiance dans les résultats basés sur les données d'EVHOE, dont le protocole est resté stable sur la période considérée et qui utilise un GOV pour l'échantillonnage.

L'exploration des relations prédateur-proie n'a pas permis de mettre en évidence de contrôle de type *top-down* dans la communauté. Dans de rares cas (trois sur 20 relations testées), en revanche, des contrôles *bottom-up* sont suggérés. Ici aussi, les résultats obtenus avec les données WCGFS sont à considérer avec précaution. Les données EVHOE n'apportent qu'un résultat à la limite de signification ( $p \simeq 0,054$ , avec l'hypothèse alternative  $H_1' : \text{cov}(\mathbf{B}_{pred}, \mathbf{B}_{proie}) > 0$ ) sur 10 relations testées, ce qui ne permet pas de conclure à l'existence d'un contrôle *bottom-up*. Il en découle que des effets en cascade provoqués par une pression de pêche accrue sur les hauts niveaux trophiques sont peu probables (mais voir Frank *et al.*, 2006, : l'occurrence de contrôles *top-down* ne semble pas indépendante de la pression de pêche), ou trop faibles pour être détectés, sur les fonctions trophiques dans cette communauté. Ces résultats concernent l'équilibre entre les effets de processus *top-down* et *bottom-up* à une échelle annuelle et ne peuvent être généralisés à des échelles de temps supérieures. D'autres auteurs (Blanchard *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002) ont notamment montré qu'un relâchement de la pression de prédation attribuable à la pêche avait profité aux plus bas niveaux trophiques en mer Celtique, à une échelle de temps supérieure (*i.e.* en réponse à la tendance croissante de l'effort de pêche entre 1985 et 1995).

Des dynamiques de compensation n'ont pu être montrées que dans un seul cas, sur les quatre groupes considérés comme mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche des espèces qui les composent. Il faut noter que le seul groupe présentant des signes de compensation (petits invertivores de la colonne d'eau, F6) est également le seul des quatre à avoir été classé comme fortement exposé à la pêche. En effet, le maquereau, l'une des espèces les plus exposées (*cf.* tableau 3.1, page 3.1) y représente une forte proportion de la biomasse. Il est tout à fait envisageable que dans d'autres cas où les espèces fortement exposées représentent une faible proportion de biomasse d'un groupe fonctionnel, les dynamiques de compensation soient occultées par d'autres signaux plus forts, comme pourraient en produire des variations de production primaire dans des cas de contrôle *bottom-up* (Frank *et al.*, 2006).

Cette étude met notamment en avant le fait que les groupes de piscivores, qui sont pour la plupart fortement exposés à la pêche, en subissent les effets. Ils sont, d'autre part, à l'exception notable du groupe de piscivores/invertivores benthiques consommant des proies de taille moyenne (F12), composés d'espèces toutes fortement exposées et ne devraient donc pas être sujets à des dynamiques de compensations déclenchées par la pêche (d'autant que les groupes de piscivores/invertivores de la colonne d'eau consommant des proies de moyennes ou grandes tailles – F8 et F9 – sont mono-spécifiques). Ces résultats suggèrent conjointement que ces fonctions de moyens et grands prédateurs, sont sensibles à la pression de pêche, avec laquelle d'autres perturbations (affectant les bas niveaux trophiques) pourraient interagir de façon indirecte. Ceci est cohérent avec les diminutions de biomasses de piscivores montrées par Pinnegar *et al.* (2002) sous l'influence de la pêche. Cette exposition accrue peut-être liée aux tailles généralement plus importantes des piscivores (Jennings *et al.*, 2002), la pêche ciblant préférentiellement les poissons de grande taille (Shin *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002), mais également à leur croissance et maturation plus tardives (liées à la taille, Jennings *et al.*, 1998).

Les groupes de piscivores ne sont pas les seuls affectés par la pêche de façon directe. Les groupes F3 et F6, adaptés pour consommer des petits invertébrés respectivement benthiques et occupant la colonne d'eau, sont également fortement exposés et montrent des signes d'impact de la pêche. Si le groupe F6, composé d'espèces inégalement exposées, peut être résilient du fait des phénomènes de compensation écologique qu'il exhibe, le groupe F3, globalement fortement exposé, est supposé plus sensible à une perturbation durable.

La communauté de poissons démersaux de mer Celtique est exposée à des effets directs de la pêche à différents niveaux trophiques (*i.e.* pas uniquement au niveau des piscivores) mais les différentes fonctions de prédation dans la communauté ne sont pas également exposées. En revanche, du fait de l'absence de signe de contrôle *top-down*, les bas niveaux trophiques sont peu exposés à des effets indirects de la pêche au travers de la prédation. De possibles contrôles *bottom-up* suggèrent par ailleurs une exposition de l'ensemble des groupes fonctionnels à des perturbations affectant les plus bas niveaux trophiques (*e.g.* la production primaire). La conservation des fonctions de la communauté étant liées à la conservation de biomasse des groupes fonctionnels, l'équilibre des fonctions dans cette communauté paraît sensible à la pression de la pêche. Toutefois, l'absence de propagation des perturbations depuis les hauts niveaux trophiques vers les plus bas, en dépit d'une forte pression de pêche, suggère un système présentant une bonne résilience du fait d'une forte production et/ou d'une importante diversité spécifique (Frank *et al.*, 2006).

---

---

## CHAPITRE 4

---

# Effet de la pêche sur les groupes fonctionnels de prédation en mer du Nord

### Sommaire

---

<b>4.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>132</b>
<b>4.2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>132</b>
4.2.1	Matériel biologique	132
4.2.2	Définition des groupes fonctionnels	133
4.2.3	Relations classification–régime alimentaire	135
4.2.4	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche	136
4.2.5	Séries temporelles de biomasse	140
<b>4.3</b>	<b>Résultats</b>	<b>140</b>
4.3.1	Définition des groupes fonctionnels	140
4.3.2	Exposition des groupes fonctionnels à la pêche	150
4.3.3	Définition des groupes de proies	154
4.3.4	Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels	157
<b>4.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>161</b>
4.4.1	Définition de groupes fonctionnels	161
4.4.2	Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels	163

---

## 4.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous allons appliquer les méthodes développées aux chapitres 2 et 3 à la communauté de poissons démersaux de mer du Nord afin d'évaluer les effets de la pêche sur les fonctions trophiques. Cette étude doit nous permettre ultérieurement de comparer les effets de la pêche sur les fonctions trophiques entre mer Celtique et mer du Nord.

Les étapes de ce chapitre sont les suivantes :

1. définition de groupes fonctionnels de prédation par l'approche écomorphologique développée au Chapitre 2, et test de leur pertinence en estimant la proportion de variance du régime alimentaire qu'il permettent d'expliquer. Certains groupes fonctionnels définis au Chapitre 2 étant composés essentiellement d'espèces peu abondantes en mer du Nord, et certaines espèces abondantes de mer du Nord n'étant pas prises en compte dans la classification de mer Celtique, une nouvelle classification a été définie ici afin de rendre compte des fonctions écologiques importantes en mer du Nord.
2. définition de groupes de proies potentielles des grands prédateurs. Ici également, les espèces abondantes n'étant pas les mêmes et les tailles de bouche des grands prédateurs n'étant pas similaires à celles observées en mer Celtique, une nouvelle classification a été établie.
3. caractérisation des effets de la pêche sur les fonction trophiques de mer du Nord, en explorant l'exposition à la pêche et les effets indirects potentiels au travers des relations trophiques (prédation et compensation), par la méthode proposée au Chapitre 3.

## 4.2 Matériel et méthodes

### 4.2.1 Matériel biologique

Les données des campagnes de surveillance des communautés démersales en mer du Nord (IBTS mer du Nord) française (couvrant la zone Sud de la mer du Nord uniquement ; 1997-2004) et anglaise (1983-2005) ont été utilisées pour sélectionner les espèces utilisées pour les analyses. Ont été retenues les espèces avec une occurrence supérieure ou égale à 10 % ayant une densité estimée supérieure ou égale à 50 individus  $\cdot$  km<sup>-2</sup> pour au moins un des jeux de données. Les masses de captures spécifiques par trait de chalut n'étant renseignées que dans certains cas, il n'a pas été possible d'utiliser des critères additionnels basés sur la densité en biomasse et

la représentation d'au moins 80% de la biomasse par strate, comme cela avait été fait en mer Celtique. Vingt-deux espèces ont été retenues selon ces critères, dont quatre ne faisaient pas partie des espèces sélectionnées pour la mer Celtique : la petite vive *Echiichthys vipera*, le lançon commun *Hyperoplus lanceolatus*, la sole jaune *Buglossidium luteum* et la plie d'Europe *Pleuronectes platessa*.

Pour les espèces déjà étudiées en mer Celtique, les mesures effectuées sur les mêmes individus ont été utilisées. À l'exception de la plie, échantillonnée en mer Celtique mais non incluse dans les analyses du Chapitre 2, des échantillonnages ont été faits pour les espèces spécifiques aux analyses de mer du Nord – ainsi que pour quelques classes de tailles d'espèces faiblement échantillonnées en mer Celtique (morues de toutes tailles, chinchards de taille moyenne) – dans le Sud de mer du Nord du 27 janvier au 24 février 2007. Les traits fonctionnels mesurés sont les mêmes que pour la communauté de mer Celtique (Chapitre 2). Les espèces échantillonnées uniquement en mer du Nord l'ont été de façon à couvrir l'ensemble de leur gamme de taille.

Les régimes alimentaires ont été décrits à l'aide de contenus stomacaux enregistrés en mer du Nord entre 1968 et 2006 (Pinnegar & Stafford, 2007). Pour onze espèces sur 22, le nombre d'estomacs échantillonné est faible ou nul (< 30, cf. tableau 4.1).

Pour l'estimation des séries chronologiques de biomasse des groupes fonctionnels, les données regroupées des campagnes IBTS de tous les pays participant pour une période allant de 1983 à 2008 ont été utilisées. Ces échantillons couvrent les zones statistiques IVa-c du CIEM (figure 4.1).

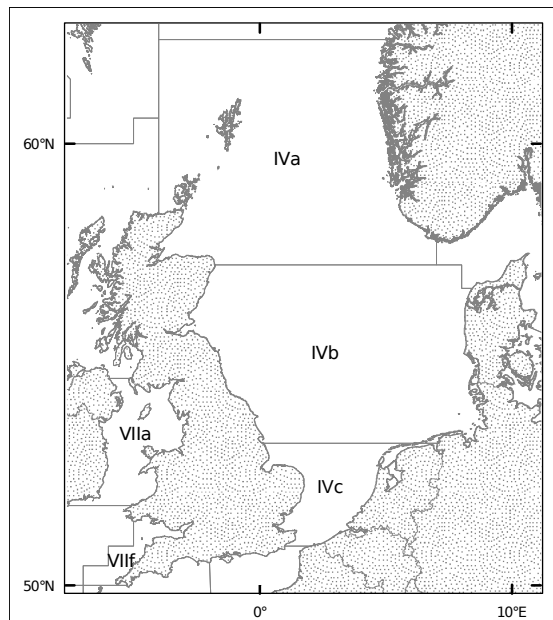
### 4.2.2 Définition des groupes fonctionnels

Pour définir les groupes fonctionnels et les valider, la méthode développée au Chapitre 2 a été utilisée. Il a été choisi de ne définir les groupes fonctionnels qu'avec les espèces sélectionnées à la section précédente afin de ne pas risquer d'obtenir des groupes fonctionnels composés essentiellement d'espèces rares ou absente en mer du Nord et, de fait, obtenir des estimations médiocres des séries chronologiques de densités de biomasse.

Les groupes fonctionnels de prédation ont été définis en utilisant les traits fonctionnels et méthodes décrits respectivement dans les sections “FUNCTIONAL TRAIT MEASUREMENTS” et “IDENTIFICATION OF FUNCTIONAL GROUPS”, Chapitre 2, et les groupes fonctionnels de proies avec ceux définis dans la section 3.2.2.3 du Chapitre 3.

**Tableau 4.1** – Nombre d’estomacs échantillonnés et de proies identifiées par espèce de prédateur. Seuls les prédateurs dans les gammes de taille utilisées pour la classification fonctionnelle sont comptabilisés.

Espèce	Estomacs	Proies
<i>Merlangius merlangus</i>	4780	10 802
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	2629	9719
<i>Gadus morhua</i>	2611	11 753
<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	1756	4358
<i>Pleuronectes platessa</i>	940	1348
<i>Sprattus sprattus</i>	480	1672
<i>Echiichthys vipera</i>	285	731
<i>Limanda limanda</i>	260	431
<i>Clupea harengus</i>	160	529
<i>Microstomus kitt</i>	120	187
<i>Trisopterus esmarkii</i>	60	60
<i>Trisopterus minutus</i>	20	26
<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	19	26
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	17	23
<i>Argentina silus</i>	0	0
<i>Argentina sphyraena</i>	0	0
<i>Buglossidium luteum</i>	0	0
<i>Callionymus lyra</i>	0	0
<i>Gadiculus argenteus</i>	0	0
<i>Micromesistius poutassou</i>	0	0
<i>Scomber scombrus</i>	0	0
<i>Trachurus trachurus</i>	0	0



**Figure 4.1** – Carte de la mer du Nord (zones statistiques IVa-c) d’après [http://www.ices.dk/aboutus/icesareas/ICES\\_areas\\_Arc9\\_Weuro\\_300.pdf](http://www.ices.dk/aboutus/icesareas/ICES_areas_Arc9_Weuro_300.pdf).

### 4.2.3 Relations classification–régime alimentaire

Comme au Chapitre 2, des analyses de redondance (RDA) ont été utilisées pour estimer la part de variance du régime alimentaire expliquée par la classification. Les caractéristiques considérées sont les proportions de (i) groupes taxonomiques de proies, (ii) catégories de proies basées sur leur taxonomie, leur habitat, leur digestibilité et leur mobilité (tableau 4.2) et (iii) leur habitat (bentho-démersal ou pélagique). Dans les catégories de proies (caractéristique ii), celle des élasmobranches (ELA, cf. tableau III, section “RELATIONSHIPS BETWEEN FUNCTIONAL GROUPS AND DIET” du Chapitre 2) était absente des contenus stomacaux et a été supprimée. En revanche le nombre important d’estomacs contenant des œufs nous a conduit à créer une nouvelle catégories pour ceux-ci (EGG). Le nombre de catégories reste donc inchangé.

Les analyses sont par ailleurs similaires à celles du Chapitre 2 (section “RELATIONSHIPS BETWEEN FUNCTIONAL GROUPS AND DIET”, page 72).

**Tableau 4.2** – Catégories de proies : groupes taxonomiques subdivisés d’après les habitats (benthique : bt, colonne d’eau : ce), digestibilités (facile : fa ; moyenne : mo ; difficile : di) et mobilités (faible : fb ; élusive : el)

Catégorie	Description	Caractéristiques		
		habitat	digestibilité	mobilité
CLU	Clupéidés (hareng, sprat, anchois) + <i>Argentina</i> spp	ce	fa	el
TRI	<i>Trsopterus</i> spp + <i>Gadiculus argenteus</i>		fa	el
BWG	Merlan bleu	ce	fa	el
GAD	Autres gadidés		fa	el
FLA	Pioissons plats	bt	fa	el
BEN	Autres poissons benthiques	bt	fa	el
MAC	Maquereau et chinchard	ce	fa	el
PEL	Autres poissons pélagiques	ce	fa	el
CRA	Crabes	bt	mo	
SHR	Crevettes + <i>Nephrops</i> spp	bt	mo/fa	
EMA	Euphausiacés, mysidacés, amphipodes et isopodes		mo/fa	
ZOO	Copépodes (zoo-plancton)	ce	mo/fa	
GAS	Gastéropodes	bt		fb
BIV	Bivalves	bt	mo	fb
CEP	Céphalopodes		fa	el
POL	Polychètes & vers			
URC	Oursins & Holothuries	bt	mo	fb
OPH	Ophiures & étoiles de mer	bt	mo	fb
SES	Invertébrés sessiles	bt	fa	fb
JEL	Méduses + <i>Sagita</i> spp	ce	fa	fb
EGG	Œufs		fa	fb
VEG	végétaux (y compris phyto-plancton)		di	fb
OTH	Autres : proies non catégorisées			

## 4.2.4 Exposition des groupes fonctionnels aux effets directs de la pêche

En raison de la disponibilité de rejets principalement pour la période 2003-2006 (Enever *et al.*, 2009), l'exposition des groupes fonctionnels aux impacts directs de la pêche a été estimée pour ces quatre années. Comme au Chapitre 3, l'indice d'exposition a été estimé pour chaque espèce par le rapport entre sa capture totale (rejets et débarquements) et sa biomasse (équation 3.5, section 3.2.1.4). Les groupes fonctionnels ont été classés sur la base de leur indice d'exposition calculé comme la moyenne des indices d'exposition spécifiques pondérées par les biomasses spécifiques dans le groupe (équation 3.6 et 3.7, page 105). Les groupes ont par ailleurs été classés selon leur "mixité", du point de vue de l'exposition des espèces qui les composent, en se basant sur la variance intra-groupe des indices d'exposition spécifiques. Pour calculer ces indices, les biomasses, captures et débarquements spécifiques ont été estimés.

### 4.2.4.1 Estimation des biomasses par espèce

Dans les données IBTS, les biomasses capturées par espèce étaient manquantes pour de nombreux traits de chalut. Les biomasses totales par espèce pour la mer du Nord n'ont donc pu être estimées en suivant la méthode utilisée en mer Celtique (*cf.* équations 3.1 et 3.2, section 3.2.1.1). Les biomasses spécifiques ont été estimées à l'aide de relations taille-poids. Chaque enregistrement  $i$  dans les données décrivant le nombre d'individus ( $N$ ) pour une classe de taille donnée ( $Lt$ ) d'une espèce ( $s$ ) dans un trait de chalut ( $hl$ ), les biomasses spécifiques par année ( $yr$ ) ont été estimées comme :

$$B_{s,yr} = \sum_{st} \left( A_{st} \times \frac{\sum_{\substack{hl \in st \\ hl \in yr}} \sum_{\substack{i \in hl \\ i \in s}} (M_{s,Lt} \cdot N_i \cdot q_{s,Lt}^{-1})}{\sum_{\substack{hl \in st \\ hl \in yr}} A_{hl}} \right) \quad (4.1)$$

Avec  $A_{st}$  l'aire de la strate  $st$  et  $A_{hl}$  celle balayée par le trait de chalut  $hl$ ,  $M_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la masse individuelle d'après les relations taille-poids estimées au chapitre 1,  $N_i$  le nombre d'individus de l'enregistrement  $i$  et  $q_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  la capturabilité de l'espèce à cette taille d'après Fraser *et al.* (2007).

Pour certaines espèces pélagiques, les biomasses étaient toutefois sous-estimées, les campagnes IBTS étant basées sur des chalutages de fond. Pour le merlan bleu (*Micromesostus poutassou*), les évaluations de stock pour la zone mer du Nord (voir



*Blue whiting combined stock* (Subareas I-IX, XII, and XIV) dans ICES, 2008d) ont été utilisées en remplacement. Pour le maquereau commun et le chinchard (*Scomber scombrus* et *Trachurus trachurus*), les estimations des stocks de mer du Nord de Mackinson & Daskalov (2007) pour l'année 1991 ont été utilisées pour corriger les estimations basées sur les campagnes IBTS en faisant l'hypothèse d'un rapport constant entre la biomasse totale de l'espèce et l'estimation d'après les données IBTS. La biomasse de l'espèce  $s$  pour l'année  $yr$  a donc été estimée par

$$B_{s,yr} = B_{IBTS_{s,yr}} \times \frac{B_{s,1991}}{B_{IBTS_{s,1991}}} \quad (4.2)$$

Avec  $B_{IBTS_{s,yr}}$  la biomasse spécifique estimée d'après les données IBTS pour l'année  $yr$ .

#### 4.2.4.2 Estimation des débarquements par espèce

Les débarquements ont été estimés d'après la base de données du CIEM (ICES, 2008a, pour le logiciel FishStatPlus, FAO, 2002). Notre zone d'étude couvre les zones statistiques du CIEM IVa à IVc.

En raison de difficultés liées à l'identification de certaines espèces, les débarquements n'ont pas systématiquement été enregistrés au niveau de l'espèce. C'est pourquoi les débarquements de certaines espèces peuvent apparaître soit sous le nom de l'espèce, soit sous une ou plusieurs catégorie(s) plus générale(s). Pour les chinchards et maquereaux, parfois débarqués sous l'étiquette "*mackerels*", les débarquements ont été attribués aux deux espèces en proportion de leurs biomasses pour l'année en question. Pour le grondin gris (*Chelidonichthys gurnardus*), regroupé avec les autres grondins sous "*gurnards*", il a été procédé de même. Comme seuls les débarquements de cette espèce sont retenus, ils peuvent être estimés pour l'année  $yr$  par

$$L_{CHELGUR,yr} = L_{Gur} \times \frac{B_{CHELGUR,yr}}{\sum_{s \in Gur} B_{s,yr}} \quad (4.3)$$

Avec  $B_{s,yr}$  la biomasse de l'espèce  $s$  (*CHELGUR* pour le grondin gris) pour l'année  $yr$  et  $Gur$  l'ensemble des espèces de grondins échantillonnées par les campagnes IBTS. La même méthode a également été utilisée pour les débarquements de petite vive (*Echiichthys vipera*) regroupé avec les "*weeverfish*". Pour le lançon commun (*Hyperoplus lanceolatus*), les débarquements attribués aux "*sandeels*" ont été négligés car les débarquements sont dominés par *Ammodytes marinus* (ICES, 2008c). En l'absence d'information plus précise, il n'a pas été possible d'estimer les débarque-

ments pour le lançon commun.

#### 4.2.4.3 Estimation des rejets par espèce

Peu de données de rejets étaient disponibles sur une même période pour de nombreuses espèces. Cependant, des pourcentage moyens d'individus rejetés pour 11 espèces sur les 22 prises en compte dans cette étude, pour la période 2003-2006 (Enever *et al.*, 2009), ont pu être utilisés pour estimer des biomasses rejetées.

Différentes méthodes d'estimation des biomasses rejetées ont été utilisées en fonction de la disponibilité de données. Elle sont, par ordre de priorité décroissante, d'après la qualité supposée de l'estimation :

1. les rejets sont exprimés comme un rapport aux débarquements. Ces proportions sont estimées d'après les estimations, disponibles dans les évaluations de stock (espèce  $s$ ) du CIEM pour l'année  $y$  sur une zone généralement plus large ( $ZE$ , incluant les zones IV a à c), de rejets ( $D_{ZE_{s,yr}}$ ) et de débarquements ( $L_{ZE_{s,yr}}$ ) :

$$D_{s,yr} = L_{s,yr} \times \frac{D_{ZE_{s,yr}}}{L_{ZE_{s,yr}}} \quad (4.4)$$

avec  $L_{s,yr}$  les débarquements extraits de la bases de donnée pour les zones IV a à c pour l'espèce  $s$ , l'année  $yr$  (*cf.* section 4.2.4.2)

2. lorsque ces données de rejets et débarquements (évaluations de stocks CIEM) ne sont disponibles que pour certaines années sur la période 2003-2006, les rejets des années non disponibles sont estimés en se basant sur l'hypothèse que le rapport de biomasse des rejets d'une espèce sur les débarquements totaux est proportionnel (d'un facteur  $p$ ) au rapport de biomasse de l'espèce sur la biomasse de toutes les espèces considérées. Ce qui peut s'écrire

$$\frac{D_s}{\sum_s L_s} = p \times \frac{B_s}{\sum_s B_s} \quad (4.5)$$

Où  $D_s$ ,  $L_s$  et  $B_s$  sont respectivement les rejets, les débarquements et la biomasse d'une espèce  $s$ , et  $p$  la proportionnalité entre les deux rapports.

Le rapport  $p$  a été calculé pour chaque espèce sur l'ensemble des années ( $yr$ ) présentant des données de débarquements et rejets comme :

$$p_s = \frac{\sum_{yr} D_{s,yr} \times \sum_{yr} \sum_s B_{s,yr}}{\sum_{yr} B_{s,yr} \times \sum_{yr} \sum_s L_{s,yr}} \quad (4.6)$$

Les années  $yr'$  pour lesquelles les estimations de rejets n'étaient pas dispo-

nibles, les rejets par espèce ont été estimés par

$$D_{s,yr'} = p \times \frac{B_{s,yr'} \cdot \sum_s L_{s,yr'}}{\sum_s B_{s,yr'}} \quad (4.7)$$

3. les pourcentages d'individus rejetés (moyenne sur la période 2003-2006), estimés par Enever *et al.* (2009) ont été utilisés pour estimer la taille en dessous de laquelle les individus sont rejetés ( $Lt_D$ ). Celle-ci a été estimée pour chaque espèce comme le quantile des tailles, correspondant à la proportion rejetée, dans les captures des campagnes IBTS, regroupées sur la période 2003-2006. Le rapport entre rejet et capture totale a ensuite été estimé comme le rapport entre la masse des individus de taille inférieure ou égale à  $Lt_D$  sur la masse totale de l'espèce :

$$r_{s,[2003,2006]} = \frac{\sum_{\substack{i \in s \\ i \in [2003,2006] \\ Lt_i \leq Lt_D}} M_{Lt,s} \cdot N_i}{\sum_{\substack{i \in s \\ i \in [2003,2006]}} M_{Lt,s} \cdot N_i} \quad (4.8)$$

Où  $i$  représente une entrée des données, correspondant à l'enregistrement du nombre d'individus  $N_i$  d'une classe de taille  $Lt$  d'une espèce  $s$  capturés dans un trait de chalut.  $M_{s,Lt} = f(s, Lt_i)$  est la masse individuelle d'après les relations taille-poids estimées au chapitre 1.

Les rejets sont ensuite estimés pour l'année  $yr$  par

$$D_{s,yr} = r_{s,yr} \times L_{s,yr} \quad (4.9)$$

Cette méthode sous-estime les rejets car les données de captures sont celles de campagnes scientifiques effectuées à l'aide de maillages fins. Les tailles de rejets ( $Lt_D$ ) doivent donc être sous-estimées.

4. Pour les espèces dont les rejets ne peuvent être estimés par une des méthodes ci-dessus, une approche similaire à celle développée au point 2 a été utilisée, à la différence que le rapport  $p$  a été estimé à l'aide des données disponibles en mer Celtique pour l'année 1997.

Pour trois espèces, la sole jaune, la petite vive et le lançon commun, aucune donnée de débarquement ni de rejet (mer du Nord et mer Celtique) n'était disponible. Les indices d'exposition n'ont donc pas été estimés pour ces espèces et elles n'ont pas été prises en compte pour les calculs d'indice d'exposition des groupes fonctionnels.

## 4.2.5 Séries temporelles de biomasse

Une méthode similaire à celle utilisée pour estimer les biomasses spécifiques pour l'exposition à la pêche à été utilisé (*cf.* équation 4.1) :

$$B_{g,yr} = \sum_{st} \left( A_{st} \times \frac{\sum_{\substack{hl \in st \\ hl \in yr}} \sum_{i \in hl} (M_{s,L_t} \cdot N_i \cdot q_{s,L_t}^{-1} \cdot P_{g,s,L_t})}{\sum_{\substack{hl \in st \\ hl \in yr}} A_{hl}} \right) \quad (4.10)$$

Où  $P_{g,s,L_t} = f(s, L_t)$  est la probabilité d'appartenir au groupe fonctionnel  $g$  en fonction de la taille ( $L_t$ ) et de l'espèce ( $s$ ).

Cette méthode a été utilisée aussi bien pour les groupes de prédateur que les groupes de proies.

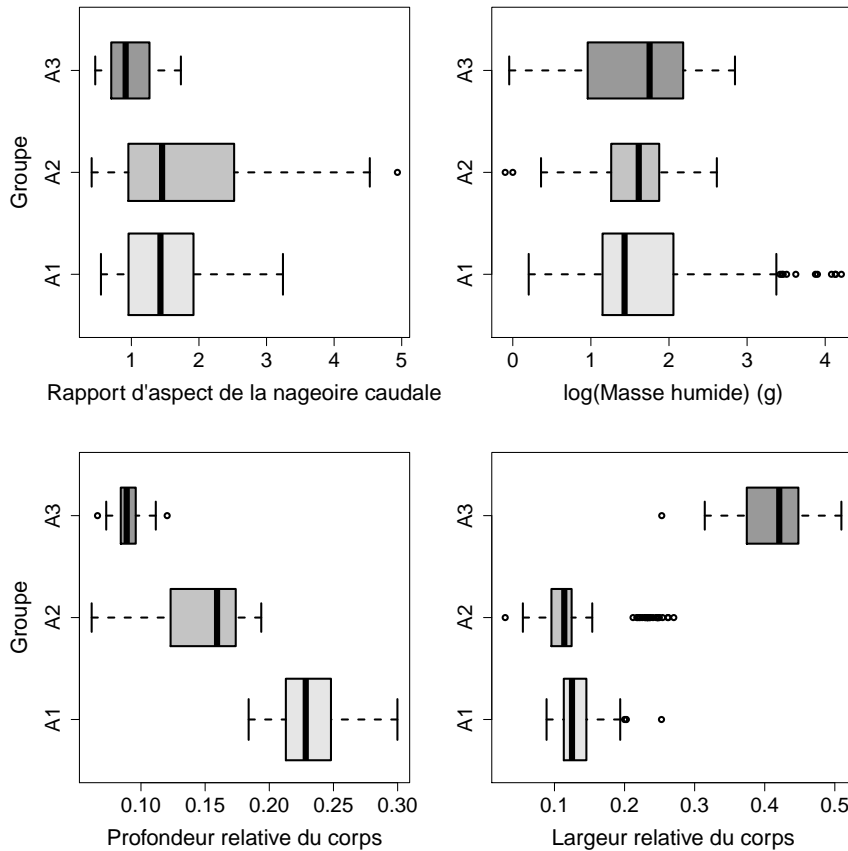
## 4.3 Résultats

### 4.3.1 Définition des groupes fonctionnels

#### 4.3.1.1 Identification et caractérisation des groupes de prédation

La classification basée sur les “capacités de nage et le métabolisme” se caractérise par un optimum de trois groupes d'après la méthode dite de “Silhouette” (Rousseuw, 1987). Les individus du groupe A1 se distinguent par un corps comprimé latéralement (figure 4.2), qui leur confère un faible hydrodynamisme, et un rapport d'aspect de la nageoire caudale moyen. Ce sont des poissons qui possèdent une bonne manœuvrabilité et nagent de façon peu soutenue (groupe dit de “manœuvrabilité élevée”). Les individus du groupe A2 se caractérisent par des corps fusiformes (largeur et hauteur du corps semblables et n'excédant généralement pas 1/5<sup>e</sup> de la longueur standard). Ce groupe rassemble des poissons ayant des rapports d'aspect de la nageoire caudale moyens à élevés. Ces deux caractéristiques leur offrent un bon hydrodynamisme et des capacités pour des nages soutenues. Certains cependant – en raison de leur rapport d'aspect de la nageoire caudale moins élevé – doivent être davantage adaptés pour des nages rapides mais peu soutenues (poursuite) (groupe de “nage soutenue et poursuite”). Enfin, le groupe A3 est composé de poissons plats dont la largeur du corps représente autour de 40% de la longueur standard et présentant de faibles rapports d'aspect de la nageoire caudale. Il sont donc adaptés pour de fortes accélérations mais pas pour des nages soutenues; leur corps large leur confère un hydrodynamisme faible (“nage

occasionnelle”). Les compositions spécifiques des groupes sont décrites dans le tableau 4.3.



**Figure 4.2** – Distribution des valeurs de traits fonctionnels par groupe pour la sous-fonction “capacité de nage et métabolisme”. Groupe A1 : “manœuvrabilité élevée”; A2 : “nage soutenue et poursuite”; A3 : “nage occasionnelle”.

Barre verticale épaisse : médiane; boîte : intervalle inter-quartile; Les “moustaches” s’étendent jusqu’au point à  $\leq 1,5$  fois l’écart inter-quartile à l’extérieur de la boîte. Les valeurs hors de cet intervalle sont représentées par des points.

La sous-fonction “type d’approche et habitat” a révélé trois groupes. Le groupe B1 se caractérise par des individus présentant une tête de grande taille, avec une bouche peu ou pas protractile dont l’ouverture représente environ 50% de la surface frontale. Leur bouche est terminale, parfois orientée ventralement. Ces caractéristiques en font des chasseurs actifs. Ce groupe doit rassembler aussi bien des poissons se nourrissant sur le fond que dans la colonne d’eau (“chasseurs”). Le groupe B2 rassemble des individus avec une tête de grande taille, une bouche protractile terminale, parfois orientée dorsalement, avec une ouverture importante relativement à la surface frontale. D’après ces caractéristiques, il s’agit soit de chasseurs dans la colonne d’eau, soit de prédateurs benthiques embusqués (“chasseurs/prédateurs embusqués”). Le groupe B3 est composé d’individus avec une plus

**Tableau 4.3** – Composition spécifique des groupes de sous-fonction “capacité de nage & métabolisme”

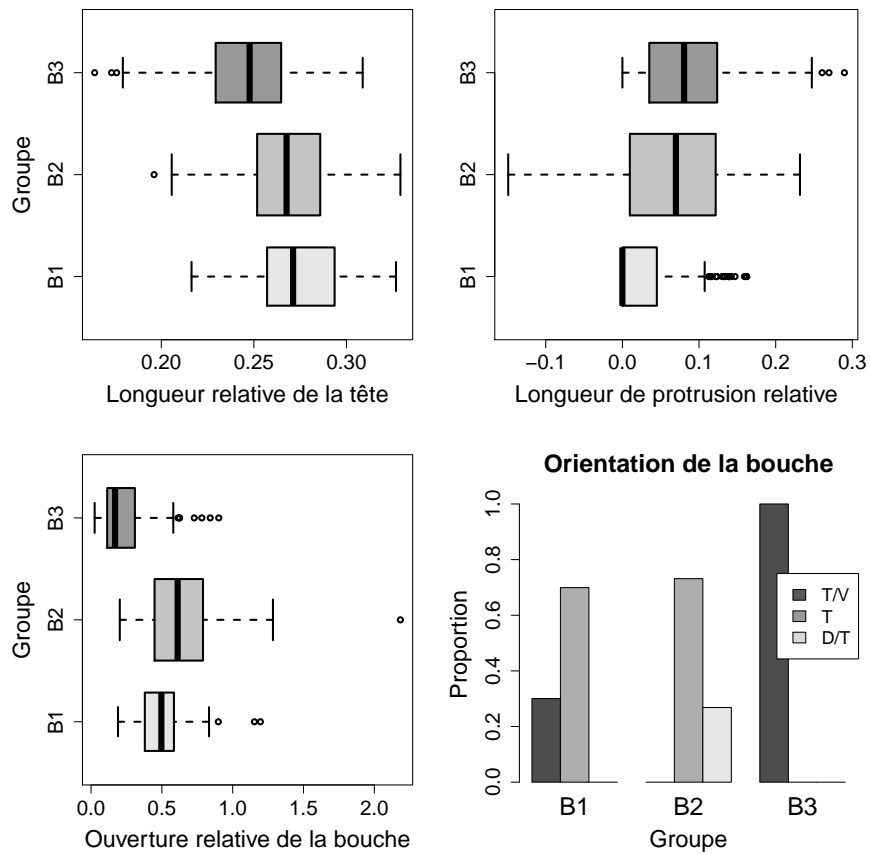
A1 – manœuvrabilité élevée	A2 – nage soutenue et poursuite	A3 – nage occasionnelle
<i>Argentina silus</i>	<i>Argentina silus</i>	<i>Buglossidium luteum</i>
<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	<i>Argentina sphyraena</i>	<i>Callionymus lyra</i>
<i>Clupea harengus</i>	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Hippoglossoides platessoides</i>
<i>Echiichthys vipera</i>	<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	<i>Limanda limanda</i>
<i>Gadiculus argenteus</i>	<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	<i>Microstomus kitt</i>
<i>Gadus morhua</i>	<i>Merlangius merlangus</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	<i>Micromesistius poutassou</i>	
<i>Merlangius merlangus</i>	<i>Scomber scombrus</i>	
<i>Micromesistius poutassou</i>		
<i>Sprattus sprattus</i>		
<i>Trachurus trachurus</i>		
<i>Trisopterus esmarkii</i>		
<i>Trisopterus minutus</i>		

petite tête et dont la bouche fortement protractile orientée ventralement présente une faible ouverture. Il s’agit de prédateurs benthiques opérant soit par broutage soit par succion (“brouteurs/prédateurs par succion benthiques”). Les compositions spécifiques des groupes sont décrites dans le [tableau 4.4](#).

**Tableau 4.4** – Composition spécifique des groupes de sous-fonction “Type d’approche & utilisation de l’espace”

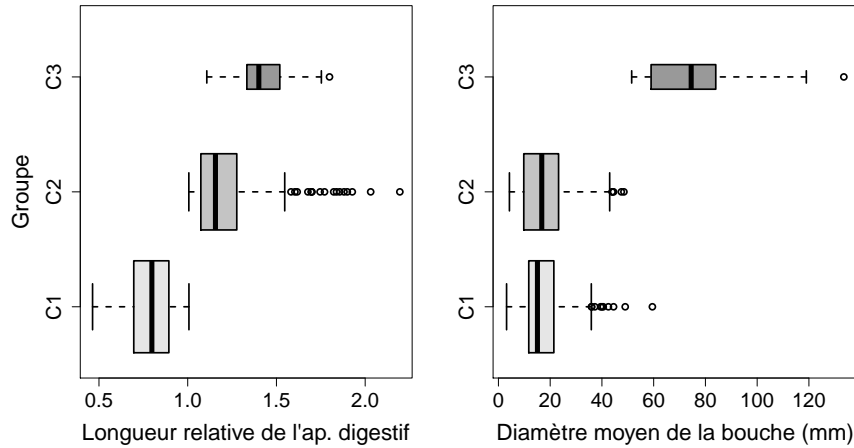
B1 – chasseurs	B2 – chasseurs/prédateurs embusqués	B3 – brouteurs/prédateurs par succion, benthiques
<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	<i>Argentina silus</i>	<i>Buglossidium luteum</i>
<i>Gadus morhua</i>	<i>Argentina sphyraena</i>	<i>Callionymus lyra</i>
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	<i>Clupea harengus</i>	<i>Hippoglossoides platessoides</i>
<i>Trisopterus esmarkii</i>	<i>Echiichthys vipera</i>	<i>Limanda limanda</i>
<i>Trisopterus minutus</i>	<i>Gadiculus argenteus</i>	<i>Microstomus kitt</i>
	<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>
	<i>Merlangius merlangus</i>	
	<i>Micromesistius poutassou</i>	
	<i>Scomber scombrus</i>	
	<i>Sprattus sprattus</i>	
	<i>Trachurus trachurus</i>	

La classification pour la sous-fonction “type et taille de proie” se traduit également par un optimum de trois groupes. Le groupe C1 est composé de poissons avec un appareil digestif court, dénotant une capacité à consommer uniquement des proies faciles à digérer (poissons, invertébrés pauvres en chitine), et une bouche de petite taille. Ce sont donc des consommateurs de petites proies faciles à digérer (“petits piscivores/invertivores”). Le groupe C2 se caractérise par des appareils digestifs de taille moyenne et des petites bouches. Il s’agit de prédateurs de petits invertébrés (zooplancton, etc., de digestibilité moyenne ; “petits invertivores”). Le



**Figure 4.3** – Distribution des valeurs de traits fonctionnels par groupe pour la sous-fonction “Type d’approche et utilisation de l’espace”. Groupe B1 : “chasseurs”; B2 : “chasseurs/prédateurs embusqués”; B3 : “brouteurs/prédateurs par succion, benthiques”. Description des boîtes : *cf.* figure 4.2. Orientation de la bouche : T/V : terminale pointant vers le bas; T : terminale; D/T : terminale pointant vers le haut.

groupe C3 est composé de poissons avec un appareil digestif long et une bouche de grande taille. Ce sont des omnivores, consommateurs potentiels de proies à digestibilité faible et de grande taille (“Grands omnivores”).

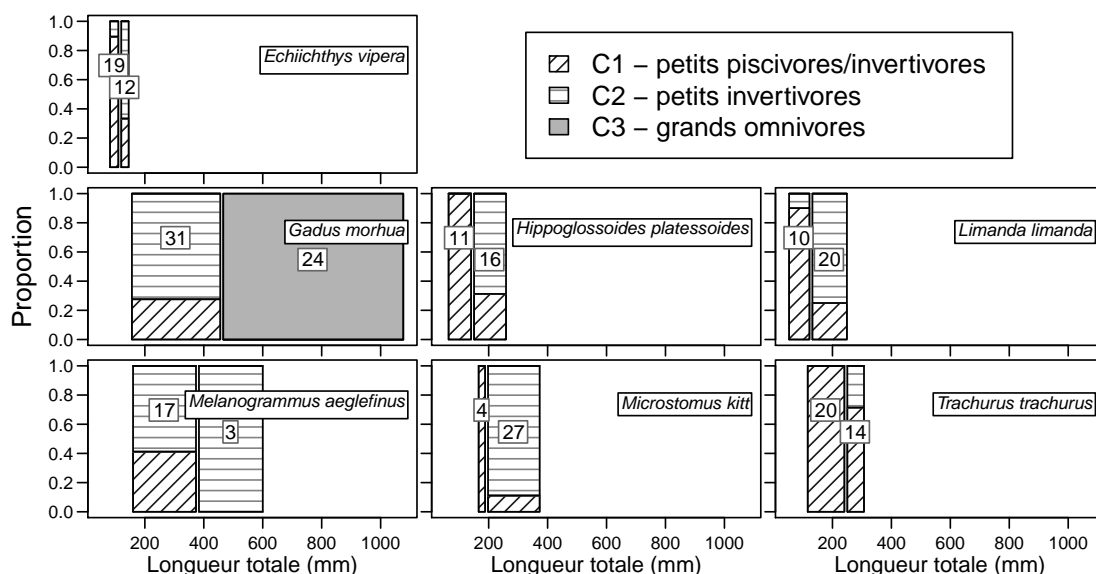


**Figure 4.4** – Distribution des valeurs de traits fonctionnels par groupe pour la sous-fonction “Types et tailles de proies”. Groupe C1 : “petits piscivores/invertivores”; C2 : “petits invertivores”; C3 : “Grands omnivores”. Description des boîtes : *cf.* figure 4.2

Pour la sous-fonction type et taille de proies, un effet taille intra-spécifique a été mis en évidence pour sept parmi 22 espèces (figure 4.5) : la petite vive (*Echiichthys vipera*), la morue (*Gadus morhua*), le balai (*Hippoglossoides platessoides*), la limande (*Limanda limanda*), l’aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), la limande sole (*Microstomus kitt*) et le chinchard (*Trachurus trachurus*).

Les combinaisons des groupes de sous-fonction ont donné lieu à 11 groupes de stratégie sur les 27 combinaisons possibles (tableau 4.5). Ces stratégies ont été regroupées en sept groupes fonctionnels de prédation en se basant sur les similitudes de leurs fonctions supposées d’après la morphologie (*cf.* tableau 4.5). La classification est fortement dominée par les groupes de prédateurs de petites proies. Les types de petites proies potentiellement consommées vont des petits poissons, larves et invertébrés faciles à digérer par les “piscivores/invertivores” (groupes F1 – “prédateur de petites proies benthiques, élusives, faciles à digérer” – et F2 – “prédateur de petites proies, de la colonne d’eau, élusives, faciles à digérer”) aux invertébrés les plus difficiles à digérer, voire de la matière détritique ou végétale, par les omnivores (groupe F6, “omnivore – petites proies benthiques, peu mobiles”) en passant par des invertébrés divers (groupes invertivores F3 à F4). Seul le groupe F7 (“omnivores démersaux – grandes proies élusives”) regroupe des individus capables de se nourrir de proies de grande taille. Les grands prédateurs de la colonne d’eau et les prédateurs de proies de taille moyenne sont absents de cette





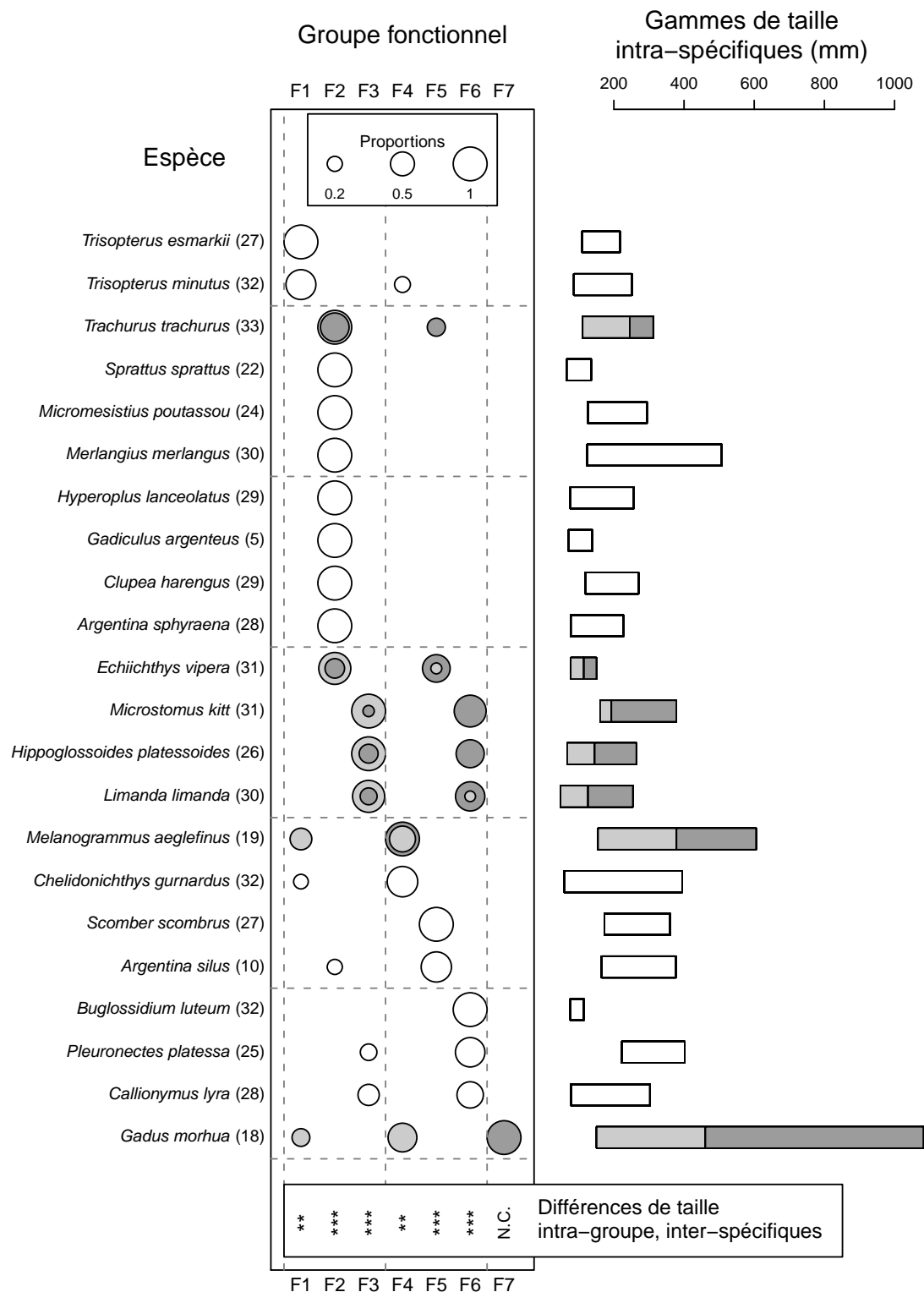
**Figure 4.5** – Proportion d’individus assignés aux groupes fonctionnels par classe de taille et espèce pour la sous-fonction “Type & taille de proie”. Seules sont représentées les espèces pour lesquelles des changements ontogéniques sont mis en évidence. Le nombre d’individus est indiqué sur chaque classe de taille. Les proportions < 10 % ne sont pas montrées.

classification.

Les probabilités de classification dans les groupes fonctionnels de prédation en fonction de la taille et de l’espèce ont été estimées comme les proportions d’individus assignés aux groupes fonctionnels par espèce et classe de taille (figure 4.6). Un groupe est mono-spécifique (grands omnivores – F7, composé de grandes morues uniquement). Les groupes multi-spécifiques présentent des individus d’espèces parfois taxonomiquement éloignées (*e.g.* les dragonets lyre classés avec divers poissons plats – groupes F3 et F6 – ou bien les grondins gris classés avec des gadidés – groupes F1 et F4) et de tailles différentes comme le montrent les tests sur les moyennes de tailles spécifiques intra-groupe (figure 4.6). Par ailleurs sept espèces montrent un effet intra-spécifique de la taille, dû à la persistance de celui mis en évidence pour la sous fonction “type & taille de proie”.

**Tableau 4.5** – Groupes fonctionnels (GF) et leur rôle fonctionnel potentiel prédit d’après leur morphologie. Les longueurs totales ( $L_t$ ) sont exprimées en *moyenne*  $\pm$  *écart type*.

GF	Fonction de prédation potentielle	GS	Caractérisation/- stratégie	$L_t$ (mm)
F1	prédateur de petites proies benthiques, élusives, faciles à digérer	A1.B1.C1...	adapté aux conditions turbides + nage d’accélération	$164 \pm 60$
F2	prédateur de petites proies, de la colonne d’eau, élusives, faciles à digérer	A1.B2.C1... A2.B2.C1...	succion poursuite	$179 \pm 69$
F3	prédateur de petite proies benthiques, peu mobiles, difficiles à digérer	A2.B3.C1... A3.B3.C1...	brouteur succion	$174 \pm 80$
F4	prédateur de petites proies benthiques, élusives, difficiles à digérer	A1.B1.C2...	adapté aux conditions turbides + poursuite	$222 \pm 108$
F5	prédateur de petites proies de la colonne d’eau, élusives, difficiles à digérer	A1.B2.C2... A2.B2.C2...	<i>ram feeding</i> ou poursuite nage continue, bouche ouverte	$218 \pm 76$
F6	omnivore – petites proies benthiques, peu mobiles	A2.B3.C2... A3.B3.C2...	brouteurs / succion succion	$190 \pm 84$
F7	omnivore démersal – grandes proies, élusives	A1.B1.C3...	adapté aux conditions turbides, <i>ram feeding</i>	$754 \pm 211$



**Figure 4.6** – Composition en taille et en espèce des groupes fonctionnels de prédation. Les nombres d'individus utilisés dans la classification sont donnés entre parenthèses après les noms d'espèce. La surface d'un cercle est proportionnelle à la proportion d'individus de la classe de taille classés dans le groupe fonctionnel. Les niveaux de gris renvoient à différentes classes de taille. Différences de taille inter-spécifiques intra-groupe (test de rang de Kruskal-Wallis) : \*\*\* :  $p < 10^{-3}$  ; \*\* :  $p < 10^{-2}$  ; N.C. : non calculable (groupe mono-spécifique).

### 4.3.1.2 Relations fonction de prédation–régime alimentaire

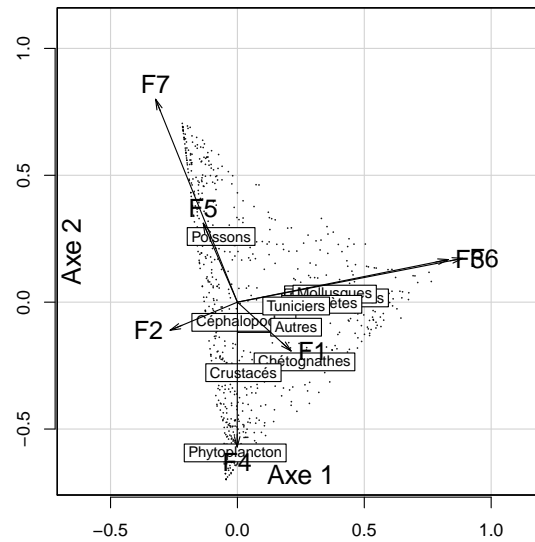
Les variances des régimes alimentaires sont faiblement expliquées par les probabilités d'appartenance aux groupes fonctionnels. Les proportions de variance expliquée sont comprises entre 10 et 25 % comme le montre le [tableau 4.6](#). Par ailleurs les groupes fonctionnels expliquent moins bien les régimes alimentaires qu'autant de classes de taille. Les variances de proportions, dans les estomacs, de différents types de proies (groupes taxonomiques et catégories basées sur le digestibilité, l'habitat et la mobilité), sont elles-mêmes inégalement expliquées par la classification ([tableau 4.7](#)). Certaines proies telles que les polychètes, les mollusques (en particuliers les bivalves) ou les échinodermes (les ophiures notamment) présentent des variances expliquées élevées (entre 25 et 50 %) tandis que celles d'autres types de proies (végétaux, tuniciers, chétognathes mais aussi certaines catégories de poissons) sont quasiment nulles.

**Tableau 4.6** – Pourcentage de variance du régime alimentaire (RA) expliqué par les groupes fonctionnels basés sur la taille et l'espèce et des groupes de taille uniquement, pour différentes caractéristiques du régime alimentaire. Toutes les analyses expliquent une part significative de la variance des régimes alimentaires ( $p < 10^{-4}$ ).

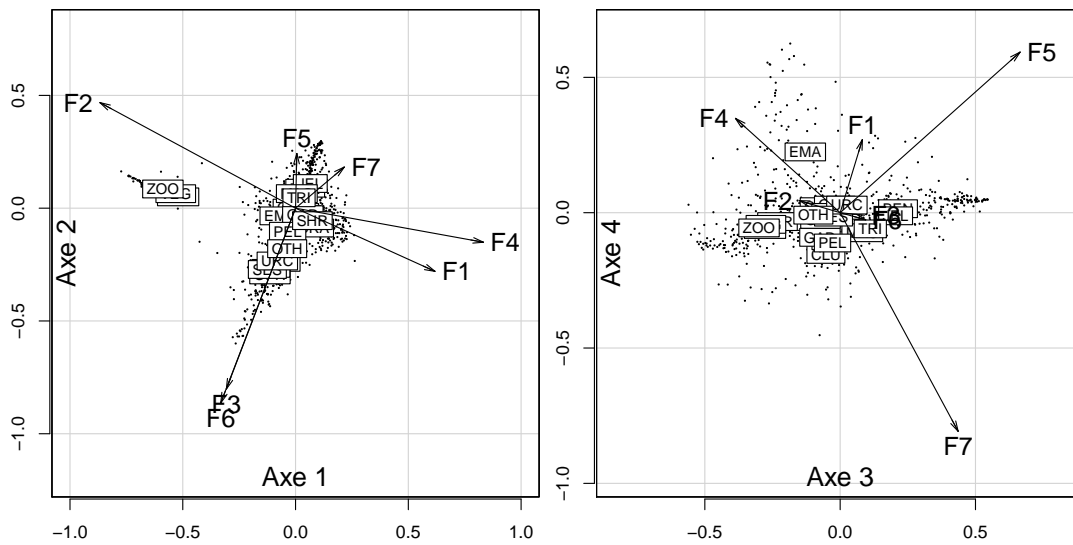
Caractéristique du RA (proportions)	Groupes fonctionnels (taille et espèce)	Groupes de taille
Groupes taxonomiques	10,0 % (dont 95 % sur deux axes)	16,2 %
Catégories de proies <sup>a</sup>	9,5 %	17,6 %
Habitat des proies	24,5 % (dont 90 % sur quatre axes)	32,9 %

a. voir le [tableau 4.1](#)

Les régimes alimentaires sont cohérents avec les prédictions d'après la morphologie dans la plupart des cas. Les invertivores et omnivores benthiques adaptés pour consommer des proies peu mobiles présentent les proportions les plus élevées d'invertébrés fixés ou peu mobiles : tuniciers, mollusques, polychètes, échinodermes (oursins et ophiures, [figure 4.7b](#)), tous benthiques ([figure 4.7a](#)). Les petits invertivores/piscivores de la colonne d'eau (groupe F2) consomment du zoo-plancton et des œufs ([figure 4.7b](#), axe 1). Les grands omnivores démersaux ainsi que les petits invertivores de la colonne d'eau (F7 et F5) se caractérisent par des proportions élevées de poissons ([figure 4.7a](#), axe 2 et [figure 4.7b](#), axe 3). Le fait qu'ils aient les capacités pour consommer des proies difficiles à digérer leur confère *a fortiori* la capacité à digérer du poisson, tout comme leur capacité à capturer des proies élusives. Seul des individus classés parmi les petits invertivores benthiques capables de capturer des proies élusives présentent dans leur régime alimentaire du phyto-plancton en plus de petits crustacés ([figure 4.7a](#)) alors qu'ils ne sont pas supposés,



(a) Variables expliquées : proportions de groupes taxonomiques de proies



(b) Variables expliquées : proportions de catégories basées sur la fonction de proie. Les catégories sont décrites dans le tableau [tableau 4.2](#)

**Figure 4.7** – Résultats des analyses de redondance (RDA) : corrélation des groupes de prédation (flèches) avec les composantes de l'analyse et position des types de proies (variables expliquées ; rectangles). Les groupes fonctionnels sont identifiés dans le [tableau 4.5](#).

d'après leur morphologie, pouvoir consommer de la matière végétale. Les analyses rendent mal compte du régime alimentaire des petits invertivore/piscivores benthiques (F1), peu représentés dans les données.

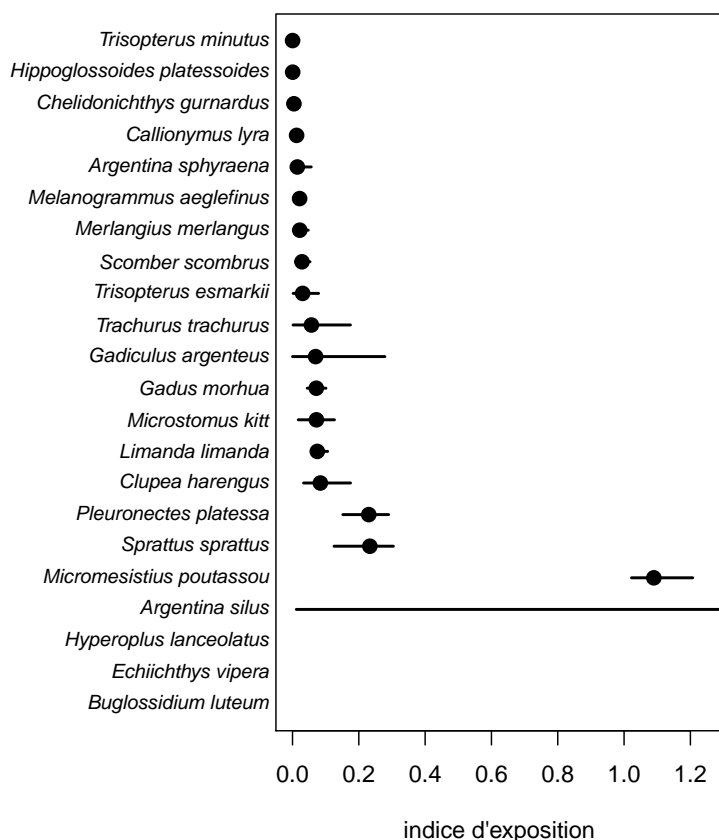
**Tableau 4.7** – Pourcentage de variance des proportions, expliqué par les groupes fonctionnels pour chaque variable du régime alimentaire (groupes taxonomiques et catégories basées sur la fonction de proie), obtenus par régression linéaire. Les catégories de proies sont décrites dans le [tableau 4.2](#). n.s : non significatif; \*\*\* :  $p < 0,001$ ; \*\* :  $p < 0,01$ ; \* :  $p < 0,5$ ; . :  $p < 0,1$ ;  $p \geq 0,10$ .

Groupes taxonomiques			Groupes de fonction de proie					
Groupe	% expliqué		Categorie	% expliqué		Categorie	% expliqué	
Algues	0,52	n.s.	BEN	5,12	***	MAC	0,45	n.s.
Céphalopodes	5,15	***	BIV	42,58	***	OPH	26,87	***
Chétognathes	0,97	n.s.	BWG	absent		PEL	0,79	n.s.
Cnidaires	13,10	***	CEP	5,15	***	POL	43,74	***
Crustacés	12,27	***	CLU	17,14	***	SES	11,76	***
Echinodermes	27,87	***	CRA	12,04	***	SHR	12,48	***
Mollusques	38,96	***	EGG	8,48	***	TRI	8,65	***
Phytoplancton	3,55	***	EMA	5,97	***	URC	15,74	***
Poissons	11,14	***	FLA	16,27	***	VEG	2,49	**
Polychètes	46,01	***	GAD	19,56	***	ZOO	10,55	***
Tuniciers	0,14	n.s.	GAS	14,35	***	OTH	21,27	***
Autres	16,55	***	JEL	0,63	n.s.			

### 4.3.2 Exposition des groupes fonctionnels de prédation aux effets directs la pêche

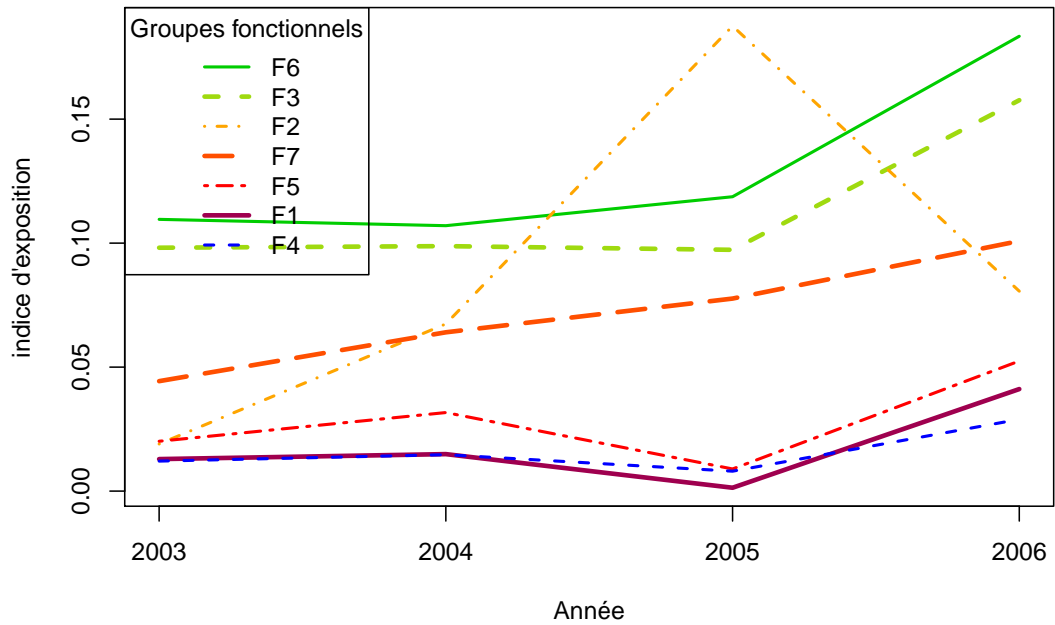
Comme en mer Celtique, les indices de biomasse prélevée par espèce pour les années 2003 à 2006 montrent de fortes disparités entre espèces, mais également d'une année sur l'autre pour une même espèce ([figure 4.8](#)). Ici aussi, des indices supérieurs à 1 suggèrent de fortes proportions de biomasse prélevées par la pêche pour certaines espèces. Cette variabilité au cours du temps se retrouve dans les indices estimés pour les groupes fonctionnels, comme le montre la [figure 4.9](#). Ces variations semblent particulièrement marquées pour le groupe de petits piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F2) qui passe en deux ans d'une valeur d'indice très faible (proche de 0,01) à 0,18. Les indices moyens par groupe s'échelonnent de 0,02 à 0,1 ([figure 4.10](#)). Les groupes pour lesquels les dynamiques peuvent être comparées en raison des similitudes de leur exposition à la pêche sont (i) pour les plus exposés, les petits omnivores benthiques (F6), les invertivores prédateurs de petites proies benthiques peu mobiles (F3) et les petits piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F2) et (ii) pour les moins exposés, les prédateurs invertivores de petites proies benthiques élusives (F4), les petits piscivores/invertivores benthiques (F1) et les prédateurs invertivores de petites proies élusives de la colonne d'eau

(F5). Le groupe des grands omnivores benthiques (F7, grandes morues) n'a été inclus dans aucune de ces deux analyses en raison de son exposition intermédiaire.



**Figure 4.8** – Indices d'exposition à la pêche par espèce sur la période 2003-2006. Les points représentent les moyennes et les barres horizontales les minima et maxima. Pour la grande argentine la moyenne est de 6,17 en raison d'un maximum de 23,51 en 2006 (non représenté). Pour les trois espèces du bas, les indices d'exposition à la pêche n'ont pu être estimés.

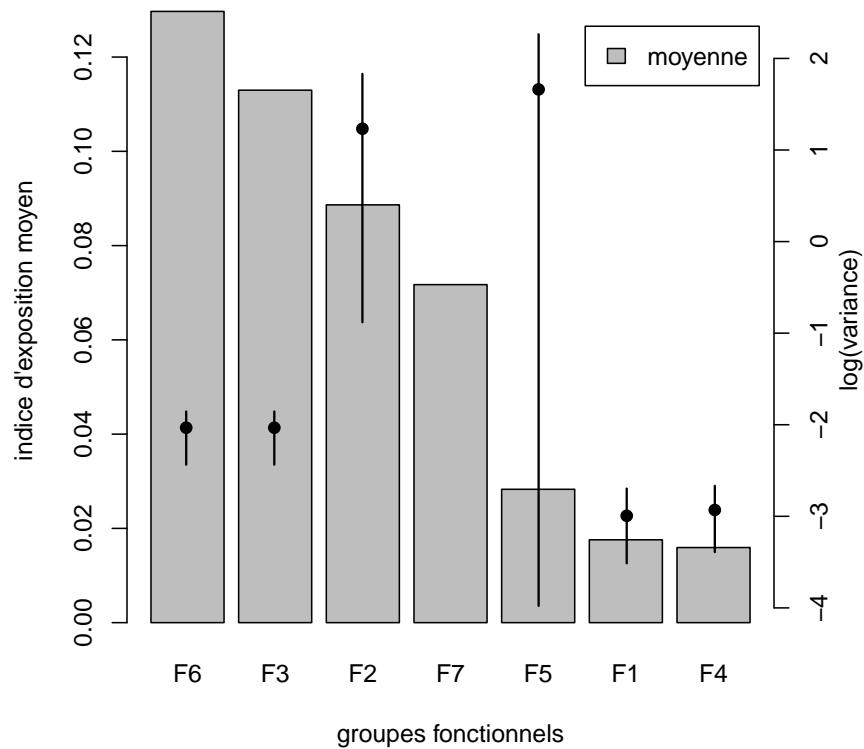
Les variances intra-groupe de l'indice d'exposition permettent d'identifier deux groupes mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche (figure 4.10) : les petites piscivores/invertivores de la colonne d'eau (F2) et les petits invertivores consommant des proies élusives de la colonne d'eau (F5). Les variances intra-groupe moyennes supérieures à 10 sont dues à des estimations de variance très élevées pour l'année 2006. Pour le groupe F5, l'estimation de variance hors norme ( $> 100$ ) de l'année 2006 est due à un indice d'exposition surestimé pour la grande argentine (*Argentina silus*). Cependant, les moyennes de variance de l'indice de ces deux groupes, calculées sans l'année 2006 demeurent supérieures à celles des autres groupes. En plus de ces deux groupes, les invertivores benthiques consommant des proies peu mobiles (F3) et les petits omnivores benthiques (F6) ont également été



**Figure 4.9** – Indices d'exposition des groupes fonctionnels par année sur la période 2003-2006.

retenus pour rechercher des phénomènes de compensation écologique intra-groupe, leur variance de l'indice d'exposition étant supérieure à celle des groupes F1 et F4 d'environ un ordre de grandeur.





**Figure 4.10** – Indices d'exposition moyens par groupe fonctionnel (barres grisées) sur période 2003-2006 et distribution des variances intra-groupe des indices d'exposition spécifiques, calculées pour chaque année (échelle de droite). Les points indiquent les variances intra-groupe moyennes et les traits verticaux leurs minima et maxima.

### 4.3.3 Définition des groupes de proies

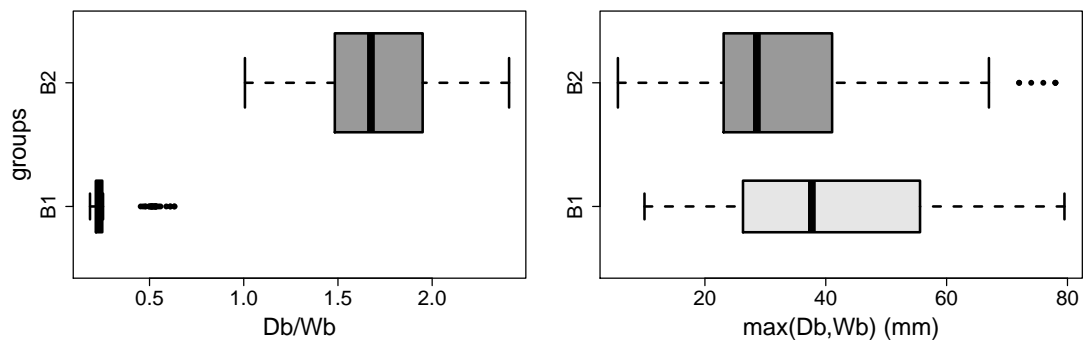
La médiane du maximum de l'ouverture de la bouche de grands omnivores benthiques (F5, le seul groupe capable de consommer des poissons de taille moyenne dans notre classification) était maximale (79,7 mm) en 1989 et 2003. Seuls les poissons ayant un maximum de leur section frontale inférieure à 79,7 mm ont donc été utilisés pour la classification en groupes de proies.

Comme en mer Celtique, la sous-fonction présence/absence de défenses se caractérise par deux groupes :

**A0** : sans épine

**A1** : avec épine.

Pour la sous fonction “taille et habitat”, le nombre optimal de groupes est également deux comme l'indique l'indice de silhouette (Rousseeuw, 1987) ( $GS = 0,56$ ).



**Figure 4.11** – distributions des traits fonctionnels par groupe pour la sous fonction “taille et habitat de proie”

$Db/Wb$  : hauteur du corps/largeur du corps = indice de compression ;  $\max(Db, Wb)$  : section frontale maximale. Description des boîtes : cf. figure 4.2, page 141

La classification d'après les “tailles et habitats” révèle un groupe B1 caractérisé par de moyennes à grandes sections frontales ( $\max(Db, Wb)$ , figure 4.11) et un indice de compression faible (*i.e.* groupe composé essentiellement de poissons plats), signe d'un habitat préférentiellement benthique. Ce groupe de sous fonction peut être considéré comme celui des “moyennes/grandes proies benthiques”. Le groupe B2 est caractérisé par des sections frontales petites à moyennes. Les indices de compression étant ici supérieurs à 1 (*i.e.* section ronde ou comprimée latéralement), les individus de ce groupe paraît adaptés à la vie dans la colonne d'eau (poissons démersaux et pélagiques). Ce groupe est donc celui des “petites/moyennes proies de la colonne d'eau”. Pour l'une comme l'autre de ces sous-fonctions, aucun effet

intra-spécifique de la taille (signe de changement ontogénique de fonction) n'a été mis en évidence.

La combinaison des sous-fonctions produit quatre groupes de stratégies. Comme pour les groupes de proies de mer Celtique (section 3.3.2), il a été choisi de ne pas effectuer de regroupement des stratégies en raison de difficultés à évaluer dans quelle mesure la présence d'épines va influencer la sélection par la taille et le choix d'attaquer une proie. Les groupes de stratégies sont donc considérés ici comme groupes fonctionnels (tableau 4.8).

Si aucun effet intra-spécifique de la taille n'est montré dans cette classification (figure 4.12), contrairement à celle obtenue pour la mer Celtique la taille des individus joue un rôle sur la classification comme le montrent les différences significatives de taille entre les groupes fonctionnels (Test de rang de Kruskal-Wallis :  $\chi^2 \simeq 50$ ,  $ddl = 3$ ,  $p < 5 \cdot 10^{-11}$ ). La taxonomie joue également un rôle dans la classification dans la mesure où chaque espèce est affectée à un groupe unique, mais également au travers d'un effet sur la taille des individus classés, comme le montrent les différences significatives de taille entre espèces au sein d'un même groupe dans trois cas sur quatre (figure 4.12).

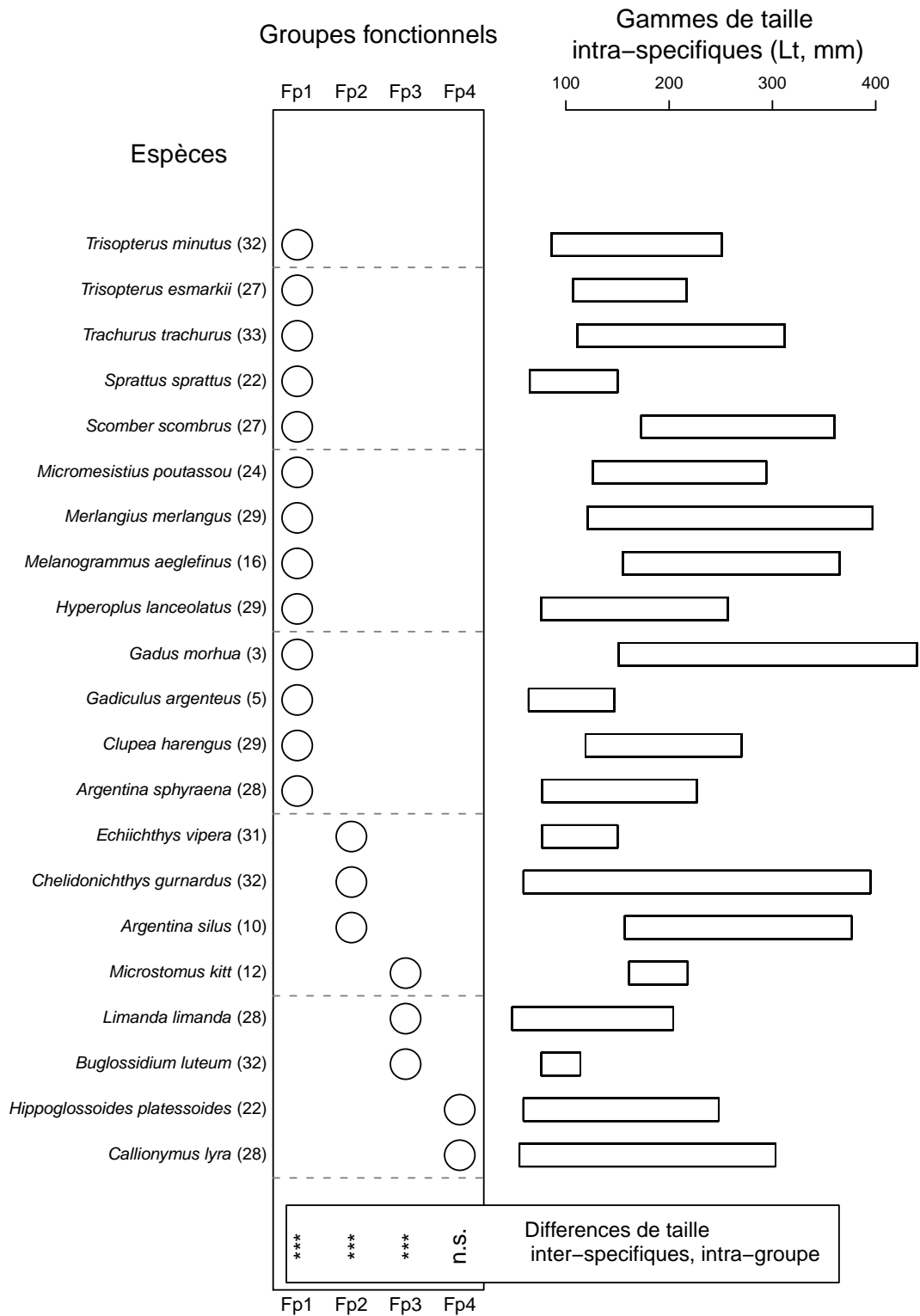
**Tableau 4.8** – Groupes fonctionnels (GF) de proies et leurs fonctions potentielles prédites d'après la morphologie. GS : groupes de stratégies.  $L_t$  : longueur totale (*moyenne*  $\pm$  *écart type*).

GF	Fonction potentielle de proie	GS	$L_t$ (mm)
Fp1	petites/moyennes proies sans épine de la colonne d'eau	A0.B2	187 $\pm$ 71
Fp2	petites/moyennes proies avec épine(s) de la colonne d'eau	A1.B2	162 $\pm$ 69
Fp3	moyennes/grandes proies benthiques sans épine	A0.B1	129 $\pm$ 49
Fp4	moyennes/grandes proies benthiques avec épine(s)	A1.B1	161 $\pm$ 70

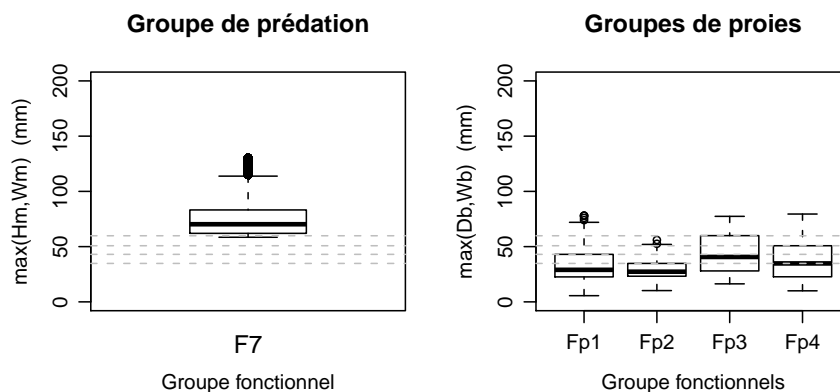
Les ensembles groupe de proies – groupe(s) de prédation, destinés à l'exploration des covariances de biomasses entre les prédateurs et leurs proies potentielles, ont été choisis en fonction

1. des tailles respectives des bouches de prédateurs et des sections du corps des proies
2. des habitats respectifs des prédateurs et des proies (seulement disponible pour le groupe Fp1).

Concernant les groupes de prédation, seuls les grands omnivores ont été retenus. En effet, tous les autres groupes de piscivores potentiels sont adaptés pour se nourrir de petites proies. Les poissons constituant leurs proies potentielles ont



**Figure 4.12** – Composition en taille et en espèce des groupes fonctionnels de proies. Le nombre d'individus est donné entre parenthèses après le nom d'espèce. Différences de taille (*Lt*) inter-spécifiques au sein de groupes (test de rang de Kruskal-Wallis) : \*\*\* :  $p < 10^{-3}$  ; n.s. : non significatif.



**Figure 4.13** – Comparaison des répartitions de tailles de bouches dans le groupe de grands piscivores avec la distribution de section frontale des groupes de proies. Pour les tailles de bouches, le  $\max(\text{hauteur de bouche, largeur de bouche})$  est utilisé et pour la taille de section, le  $\max(\text{profondeur du corps, largeur du corps})$ . Les lignes grisées représentent le troisième quartiles des sections du corps des groupes de proies.

des sections du corps qui doivent être inférieures au cm (*cf.* diamètres moyens des bouches des groupes de sous-fonction C1 et C2, [figure 4.4](#)) et sont donc probablement mal échantillonnées par l’engin utilisé dans les campagnes IBTS. De plus, tous les groupes de proies définis pour la mer du Nord présentent des sections frontales plus élevées ([figure 4.13](#)). Les covariances ont donc été cherchées entre les biomasses des grands omnivores démersaux (grandes morues) et des quatre groupes de proies.

### 4.3.4 Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels

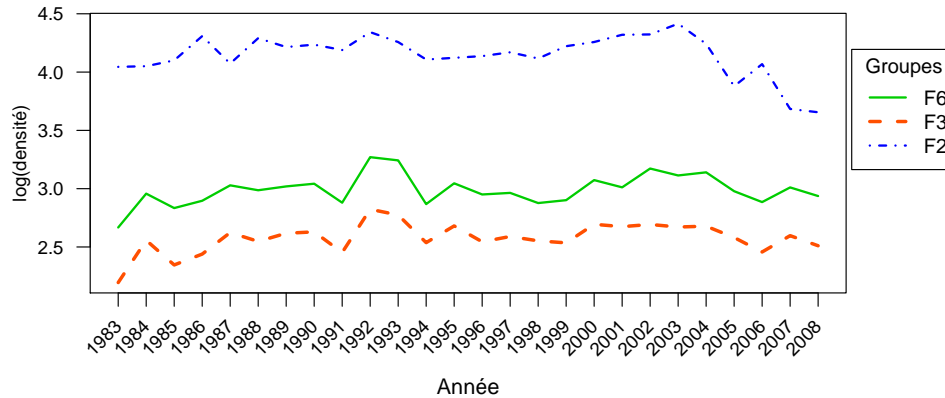
#### 4.3.4.1 Comparaisons des dynamiques temporelles

Les comparaisons des dynamiques temporelles des groupes de prédation les plus fortement exposés aux prélèvements suggèrent des similitudes dans l’ensemble des cas, comme le montrent les covariances significativement positives ([tableau 4.9](#)). Ces covariances apparaissent clairement dans les séries chronologiques de biomasses, en particulier entre groupes de petits invertivores benthiques (F3), et groupe de petits omnivores benthiques (F6), consommant tous deux des proies peu mobiles ([figure 4.14](#)). Ces deux derniers sont composés des mêmes espèces mais de différentes tailles, ce qui explique les fortes similitudes.

Les dynamiques temporelles des groupes faiblement exposés ne présentent de similitudes qu’entre petits piscivores/invertivores benthiques (F1) et petits invertivores benthiques (F4) adaptés pour consommer des proies élusives ([tableau 4.10](#)). Le groupe des petits invertivores de la colonne d’eau consommant des proies élu-

**Tableau 4.9** – P-valeurs des tests de covariance par paire, des groupes fonctionnels de prédation subissant des prélèvements élevés (exposition forte à la pêche). Test unilatéral ( $H_1$  : covariance positive) : \* :  $p < 0,05$  ; \*\*\* :  $p < 0,001$ .

Groupes	F6	F3
F3	0,0000 ***	
F2	0,0215 *	0,0293 *



**Figure 4.14** – Séries chronologiques de densité de biomasses ( $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$ ) des groupes fortement exposés à la pêche.

**Tableau 4.10** – P-valeurs des tests de covariance par paire, des groupes fonctionnels de prédation subissant des prélèvements faibles (exposition faible à la pêche). Test unilatéral ( $H_1$  : covariance positive) : n.s. : non significatif ; \*\*\* :  $p < 0,001$ .

Groupes	F5	F1
F1	0,4750 n.s.	
F4	0,6554 n.s.	0,0006 ***

sives, présente quant à lui une dynamique particulière. Ces similitudes et différences de dynamiques sont également observables sur les séries temporelles (figure 4.15).

#### 4.3.4.2 Effets indirects au travers de la prédation

Les comparaisons entre dynamiques temporelles des biomasses du groupe de grands omnivores démersaux (F7) et ses groupes de proies potentielles – petites/moyennes proies sans épine de la colonne d’eau (Fp1), petites/moyennes proies avec épine(s) de la colonne d’eau (Fp2), moyennes/grandes proies benthiques sans épine (Fp3) et moyennes/grandes proies benthiques avec épine(s) (Fp4) – montrent des covariances négatives à la limite de signification pour ces trois derniers groupes de proies ( $p < 0.1$ ). Des variations en sens inverse des biomasses de proies et prédateurs sont observables sur les séries chronologiques (*cf.* figure 4.16, en particulier la période 1993-1999). De plus sur l’ensemble des séries



**Figure 4.15** – Séries chronologiques de densité de biomasses ( $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$ ) des groupes faiblement exposés à la pêche.

chronologiques, les biomasses de ces trois groupes de proies présentent une tendance à l’augmentation tandis que la biomasse du groupe de prédateurs diminue régulièrement.

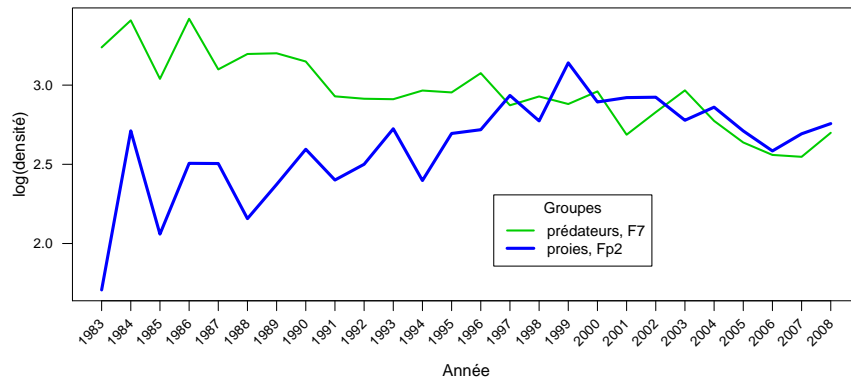
#### 4.3.4.3 Compensation intra-groupe

Les phénomènes de compensation écologique ont été cherchés au sein des groupes de petits piscivores/invertivores de la colonne d’eau (F2), de petits invertivores benthiques consommant des proies peu mobiles (F3) et de la colonne d’eau consommant de proies élusives (F5) et de petits omnivores benthiques (F6). Les p-valeurs des tests par permutation sur les valeurs de  $R$  ( $H_0 : R = 1$ ,  $H_1 : R < 1$ ), tels que proposés par Solow & Duplisea (2007), sont présentées dans le [tableau 4.11](#).

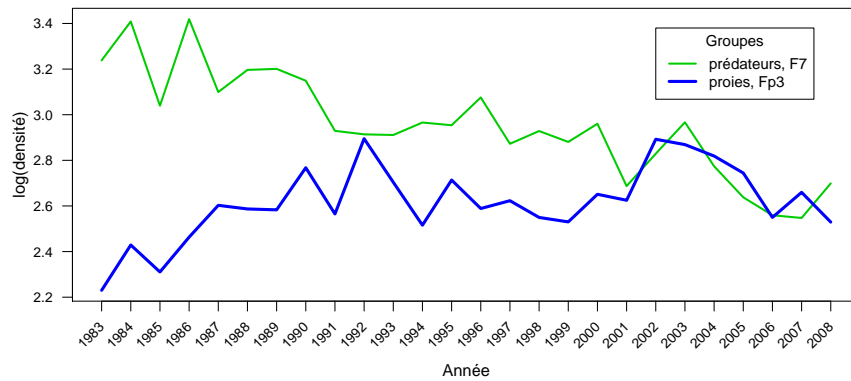
**Tableau 4.11** – P-valeurs des tests de permutation ( $10^4$  permutations) sur les valeurs de  $R$  ( $H_0 : R = 1$ ,  $H_1 : R < 1$ ) en mer du Nord. Les données manquantes correspondent à des séries avec une tendance significative, pour lesquelles les tests n’ont pas été effectués.

F2	F3	F5	F6
0,987 n.s.	1,000 n.s.		1,000 n.s.

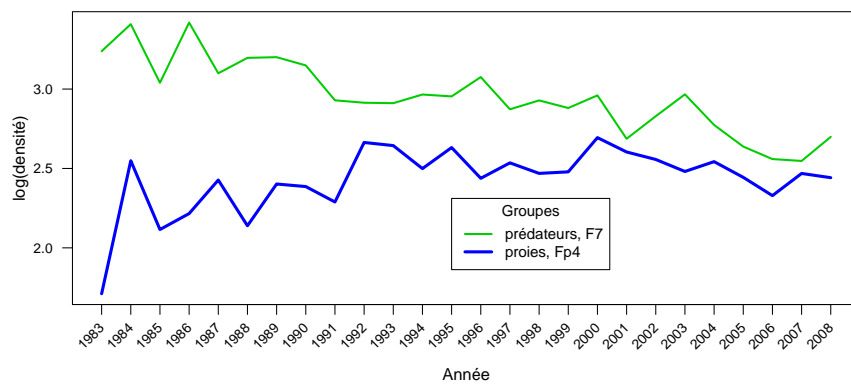
Les phénomènes de compensation n’ont pu être explorés pour le groupe F5 en raison d’une tendance significative dans les biomasses au cours du temps. Pour tous les autres groupes, aucun phénomène de compensation n’a pu être mis en évidence. En revanche, tous montrent un synchronisme des biomasses des espèces les composant ( $p > 0,95$ ).



(a) “Grands omnivores démersaux” et “petites/moyennes proies épineuses de la colonne d’eau”,  $p < 0,1$ .



(b) “Grands omnivores démersaux” et “moyenne/grandes proies benthiques sans épines”,  $p < 0,1$ .



(c) “Grands omnivores démersaux” et “moyenne/grandes proies benthiques épineuses”,  $p < 0,1$ .

**Figure 4.16** – Covariations des densités de biomasses ( $\text{kg} \cdot \text{km}^{-2}$ ) de groupes de prédateurs et de leurs proies potentielles. Hypothèse :  $H_0 : \text{cov}(B_{pred}, B_{proie}) = 0$  ;  $H_1 : \text{cov}(B_{pred}, B_{proie}) > 0$ .



## 4.4 Discussion

### 4.4.1 Définition de groupes fonctionnels

En utilisant une approche écomorphologique, nous avons pu définir sept groupes de prédation en mer du Nord. La majorité de ces groupes de prédation rassemblent des consommateurs de petites proies qui s'échelonnent de proies faciles à digérer (petits poissons, larves, œufs, invertébrés peu protégés par des carapaces ou coquilles) à des proies aussi difficiles à digérer que des détritiques ou de la matière végétale. La diversité des habitats et des mobilités de petites proies y est également bien représentée. En revanche, les consommateurs de grandes proies sont limités à un groupe monospécifique (grandes morues) omnivore. Malgré la présence d'individus assez grands pour être des prédateurs de proies de taille moyenne (les plus grands aiglefin et merlans), ceux-ci sont trop peu abondants pour avoir un poids suffisant dans la classification. Il est probable que les critères de sélection des espèces ont eu un impact sur la quasi-absence de cette catégorie dans la classification ; en particulier l'absence de critère basé sur la densité de biomasse, qui pénalise la sélection des espèces présentant de gros individus en nombre inférieur. Les poissons cartilagineux notamment sont absents de cette classification. Une autre hypothèse est que la communauté de poissons démersaux de mer du Nord soit moins dominée par un petit nombre d'espèces que celle de mer Celtique (*i.e.* elle est plus diverse au sens de l'équitabilité). Dans ce cas il est possible que les critères de sélection d'espèce utilisés, basés sur la densité en nombre d'individus par km<sup>2</sup> soient trop restrictifs pour permettre de rendre compte de façon satisfaisante des espèces jouant un rôle important dans les groupes de moyens et grands prédateurs. Ces critères trop restrictifs pourrait être le résultat d'une communauté plus dominée par les petits individus qu'en mer Celtique, comme le suggère la pente très prononcée du spectre de taille en mer du Nord (Rochet *et al.*, 2009).

Comme pour les groupes définis en mer Celtique, cette classification est gouvernée à la fois par la taxonomie et la taille. Les signes de l'influence des deux facteurs sont les mêmes, à savoir, pour les effets de la taille (*i*) des classifications variables en fonction de la taille pour plusieurs espèces et (*ii*) des différences de taille des individus entre groupes fonctionnels ; et pour les effets de la taxonomie (*i'*) des espèces classées dans un seul groupe fonctionnel en dépit de leur large gamme de taille et (*ii'*) des différences inter-spécifiques de taille au sein de tous les groupes multi-spécifiques.

Ces groupes fonctionnels expliquent une part significative de la variance des régimes alimentaires observés en mer du Nord, mais cette part expliquée reste faible

(aux alentours de 10 % pour les catégories de proies basées sur la digestibilité, l'habitat et la mobilité, pourtant correctement expliquées par la classification en groupes de prédation pour la mer Celtique). De plus, contrairement à ce qui avait été mis en évidence en mer Celtique, cette classification en groupes de prédation basée sur la taille et l'espèce semble expliquer une part de variance plus faible que des groupes de taille en nombre équivalent. Ces résultats pourraient suggérer que les groupes définis rendent mal compte des fonctions potentielles de prédation. Cependant, comme le régime alimentaire n'est qu'une réalisation des fonctions potentielles sous certaines conditions de disponibilité de proies et de compétition, le lien n'est pas direct. Ces groupes étant basés sur les fonctions potentielles et pouvant se résumer à des regroupements de classes de taille d'espèces, leur relation avec le régime alimentaire peut être explorée pour divers systèmes où ces espèces sont présentes, et ainsi rendre compte de la diversité des "réalisations" des fonctions potentielles. Nous avons donc estimé la part de variance du régime alimentaire des animaux de mer Celtique expliquée par la classification des poissons de mer du Nord en utilisant la base de donnée de contenus stomacaux utilisée au [Chapitre 2](#). Cette classification explique 32 % de la variance des proportions de groupes taxonomiques, 59 % de la variance pour les catégories basées sur les digestibilités, habitats et mobilités de proies et 78 % de variance pour les habitats de proies. Ces résultats suggèrent que la classification des prédateurs de mer du Nord rend bien compte des fonctions potentielles dans la mer Celtique et que la raison du faible taux de variance des régimes alimentaires expliquée en mer du Nord est à chercher ailleurs. Deux hypothèses peuvent être avancées : (i) la base de données de contenus stomacaux utilisée ne rend pas bien compte des régimes alimentaires dans la communauté ou (ii) les régimes alimentaires en mer du Nord sont plus opportunistes qu'en mer Celtique et donc moins gouvernés par les capacités que confère la morphologie.

La première hypothèse repose sur la constatation que la majorité des espèces de l'étude sont mal représentées dans la base de données des contenus stomacaux de mer du Nord et la majorité des estomacs échantillonnés concerne quatre espèces ( $\approx 83$  % des estomacs). Si ces espèces sont davantage opportunistes que les autres, la part de variance expliquée peut en pâtir. Cependant, ces espèces sont également abondantes dans la base de données de mer Celtique où elles représentent 37 % des estomacs échantillonnés. Dans cette dernière base de données, la différence majeure est la forte proportion d'estomacs échantillonnés pour les maquereaux et chinchards ( $\approx 40$  % également), absents de la base de données de mer du Nord. Cette différence ne semble pas pouvoir justifier à elle seule les différences de variance expliquées (d'autant que les analyses de redondance sans ces

deux espèces donnent encore  $\approx 50\%$  de variance expliquée pour les proportions de catégories et d'habitats de proies en mer Celtique). Ceci suggère donc un opportunisme plus grand dans la mer du Nord (hypothèse ii). Les capacités liées aux traits fonctionnels ne semblent pas y contraindre davantage le régime alimentaire que la taille seule. Ces signes de fort opportunisme en mer du Nord rejoignent les résultats de Pinnegar *et al.* (2006), obtenus en explorant les relations entre régime alimentaire et disponibilité des proies à une échelle locale. Ces auteurs montrent également une consommation préférentielle de certaines proies, partagée par différents prédateurs (résultat cohérent avec la faible variance des régimes alimentaires expliquée par la classification fonctionnelle, ces prédateurs étant classés dans différents groupes dans notre étude) et une influence de la taille sur le choix des proies consommées. Le fait que la taille explique mieux les régimes alimentaires que les groupes fonctionnels en mer du Nord montre que des indicateurs basés sur la taille peuvent être mieux adaptés que des indicateurs basés sur des groupes fonctionnels ou des guildes trophiques. Mais ceci n'est pas nécessairement vrai dans d'autres écosystèmes, comme le montrent les fortes proportions de la variance des régimes alimentaires expliquée en mer Celtique par la classification de mer du Nord.

#### 4.4.2 Effets de la pêche sur les groupes fonctionnels

Les estimations d'indices d'exposition à la pêche montrent des disparités marquées entre groupes fonctionnels mais également d'importantes variations inter-annuelles au sein d'un même groupe. Les valeurs de l'indice, censé être lié à la proportion de biomasse capturée, paraissent faibles par rapport aux 25 % de biomasse prélevée en mer du Nord rapportés par Frid *et al.* (2005, d'après des estimations de biomasse de Sparholt, 1990).

Il a été noté dans la [section 4.2.4.3](#) que la méthode d'estimation des rejets d'après les pourcentages d'individus rejetés et les distributions en taille des individus dans les captures des campagnes IBTS pouvait mener à une sous-estimation systématique des rejets en raison de différences de sélectivité entre les engins utilisés pour les pêches scientifiques et les pêches commerciales. Les estimations de rejets représentent cependant en moyenne 25 % des débarquements, ce qui semble correspondre aux 22 % rapportés par Garthe *et al.* (1996). De plus, pour les espèces dont les rejets ont été estimés d'après les données d'Enever *et al.* (2009), des comparaisons ont pu être faites avec des estimations de pourcentage de masse rejetée par type d'engin. Considérant que la majeure partie des débarquements et rejets d'espèces démersales est due à des chaluts, nos estimations de rejets ne semblent pas ou peu sous-estimées par rapport aux données en provenance des principaux

pays pêchant en mer du Nord (Anonyme, 2006). Pour la morue par exemple, la proportion en masse de capture rejetée est en moyenne de 17 %, ce qui correspond aux environ 10 % à 20 % reportés par Anonyme (2006) pour les chaluts de fond. Les estimations rendent également bien compte des fortes proportions de merlan rejetées (56 %). Seules les estimations de rejets de certaines espèces pélagiques (sprat et hareng) sont trop faibles. Pour de nombreuses autres espèces, il reste impossible de vérifier la qualité des estimations. Celles basées sur les proportions de rejets en mer Celtique peuvent être supposées inadéquates.

Le cas des indices d'exposition des grandes morues (groupe d'omnivores F7) est particulier. La période 2003-2006 correspond à un relâchement de la pression de pêche sur cette espèce (ICES, 2008c) qui peut être à l'origine d'une sous-estimation de son exposition pour l'ensemble de la période considérée. De plus, les fortes mortalités par pêche estimées lors des évaluations de ce stock ne sont pas cohérentes avec les indices d'exposition estimés, y compris pour la période 2003-2006. Le stock de morue a atteint, au cours de la période considérée, un niveau historiquement bas. Brander (2005) a montré que dans ces conditions le recrutement devenait très sensible aux fluctuations environnementales. Il peut en être déduit que la dynamique du groupe F7 a du être influencée par la pression de pêche au début de la série de données et en subit actuellement encore les conséquences. De part sa sensibilité accrue aux conditions environnementales, il n'est pas attendu que ce groupe présente des dynamiques similaires à celles des autres groupes les plus exposés.

À l'exception de ce groupe, la comparaison des dynamiques temporelles montre de fortes similitudes entre les groupes les plus exposés à la pêche tandis que les groupes les moins exposés ont des dynamiques plus hétérogènes : les petits invertivores adaptés à la consommation de proies élusives dans la colonne d'eau (groupe F5) montrent une dynamique temporelle différente de celle des petites invertivores ou invertivores/piscivores benthiques adaptés pour se nourrir de proies élusives (F1 et F4). Pour ces derniers groupes, les similitudes de dynamique peuvent être expliquées par le fait qu'ils sont composés en grande partie des mêmes espèces (parfois à des tailles différentes). Des similitudes de dynamique ne peuvent être mises en évidence entre groupes fortement et peu exposés (résultats non montrés) : des covariances marginalement significatives ( $p < 0.1$ ) apparaissent dans un cas sur neuf paires testées, ce qui correspond au résultat attendu par hasard avec un risque de première espèce de 10 %. Ceci suggère que les similitudes entre groupes fortement exposés à la pêche ne sont pas liées à des variations de la productivité de l'écosystème (*i.e.* contrôle *bottom-up*) ; des similitudes seraient également attendues dans ce cas entre groupes peu et fortement exposés, au moins pour ceux se nourrissant

dans un même compartiment (benthique ou pélagique). Le point commun entre les groupes fortement exposés n'est ni la digestibilité, ni la mobilité, ni l'habitat des proies ; seule la taille des proies est similaire. Mais si elle constituait le facteur influençant le plus les dynamiques, des similitudes seraient attendues entre groupes subissant des niveaux différents d'exposition. Des espèces communes – mais à des tailles différentes – doivent expliquer les dynamiques similaires entre les groupes F3 et F6. Des compilations d'efforts de pêche à l'échelle de la mer du Nord montrent une légère tendance à l'augmentation jusqu'en 1995 (Jennings *et al.*, 1999) puis une tendance décroissante (Greenstreet *et al.*, 2007), avec des fluctuations, en particulier dans la part de l'effort attribuable à différents métiers, caractérisés par différents engins de pêche (chaluts à panneaux et à perche, sennes, etc.). Ces fluctuations d'effort suggèrent des fluctuations de la pression de pêche sur la communautés. Dans ces conditions, les similitudes de dynamique entre groupes exposés constituent une présomption d'effet direct de la pêche sur les biomasses de ces groupes. Toutefois l'absence de tendance dans les biomasses des ces petits prédateurs exposés n'est pas cohérente avec les tendances croissante puis décroissante de l'effort de pêche. Pour le groupe de grandes morues en revanche une tendance décroissante apparaît dans les séries de biomasse, qui est compatible avec l'augmentation d'effort sur le début de la série ; Le fait que ce groupe ne profite pas du relâchement de la pression de pêche depuis le début de la décennie peut être attribué à une sensibilité accrue du recrutement aux fluctuations climatiques, en raison d'une biomasse trop basse (Brander, 2005) ou à une inertie du stock liée à une structure d'âge très dégradée.

L'exploration des relations prédateur-proie montre des covariances négatives dans trois des quatre cas testés, ce qui suggère l'existence d'une répercussion des perturbations affectant les plus hauts niveaux trophiques vers les bas niveaux trophiques (*i.e.* contrôle *top-down*). Ce résultat, en accord avec ceux de Heath (2005a), suggère la possibilité d'effets indirects de la pêche sur la composition fonctionnelle en mer du Nord à court terme. Les indices de contrôle *top-down* montrés ici sont toutefois à considérer avec précaution : ils ne concernent qu'un groupe de grands prédateurs mono-spécifique (grandes morues). L'absence d'autres groupes de prédateurs de grande ou moyenne taille dans cette étude interdit de tirer des conclusions générales sur les effets indirects de la pêche au travers de la prédation en mer du Nord.

L'observation de synchronisme quasi systématique des dynamiques spécifiques au sein des groupes mixtes du point de vue de l'exposition à la pêche vient renforcer l'idée de possibles contrôles *top-down*. Le peu de similitude entre dynamiques temporelles des biomasses de groupes fonctionnels – hors relations entre groupes

fortement exposés – suggère la faiblesse de processus *bottom-up*, lesquels devraient affecter les dynamiques de différents groupes de la même façon. Il est donc peu probable que le synchronisme marqué entre espèces au sein de plusieurs groupes soit le résultat de processus *bottom-up*. En revanche, ces synchronismes au sein de groupes fonctionnels pourraient être dus à des variations de la pression de prédation dans le cas d'un opportunisme marqué des plus grands prédateurs. La faible variance des régimes alimentaires expliquée par la classification fonctionnelle a suggéré un tel opportunisme en mer du Nord, comme évoqué précédemment. Le synchronisme montré entre des espèces partageant le même habitat (ce qui est le cas au sein d'un groupe fonctionnel) pourrait donc résulter d'effets *top-down*.

Les similitudes des dynamiques des groupes exposés ainsi que les indices de contrôle *top-down* sont les signes d'une communauté affectée par la pêche. L'exposition importante de plusieurs groupes de petits invertivores à des effets directs de la pêche, des contrôles *top-down* (qui peuvent interagir avec des perturbations affectant les bas niveaux trophiques) et l'absence de phénomène de compensation suggèrent une sensibilité élevée aux perturbations et une faible résilience de l'écosystème en mer du Nord.

---

# Synthèse et conclusions

## Sommaire

---

<b>1</b>	<b>Comparaison mer Celtique – mer du Nord . . . . .</b>	<b>168</b>
<b>2</b>	<b>Apports de l'écomorphologie à l'étude des effets de la pêche sur le fonctionnement des écosystèmes . . . . .</b>	<b>173</b>
2.1	Pertinence de l'écomorphologie pour décrire les fonctions trophiques . . . . .	173
2.2	Réflexion sur les indicateurs . . . . .	174
<b>3</b>	<b>Conclusions et perspectives . . . . .</b>	<b>177</b>

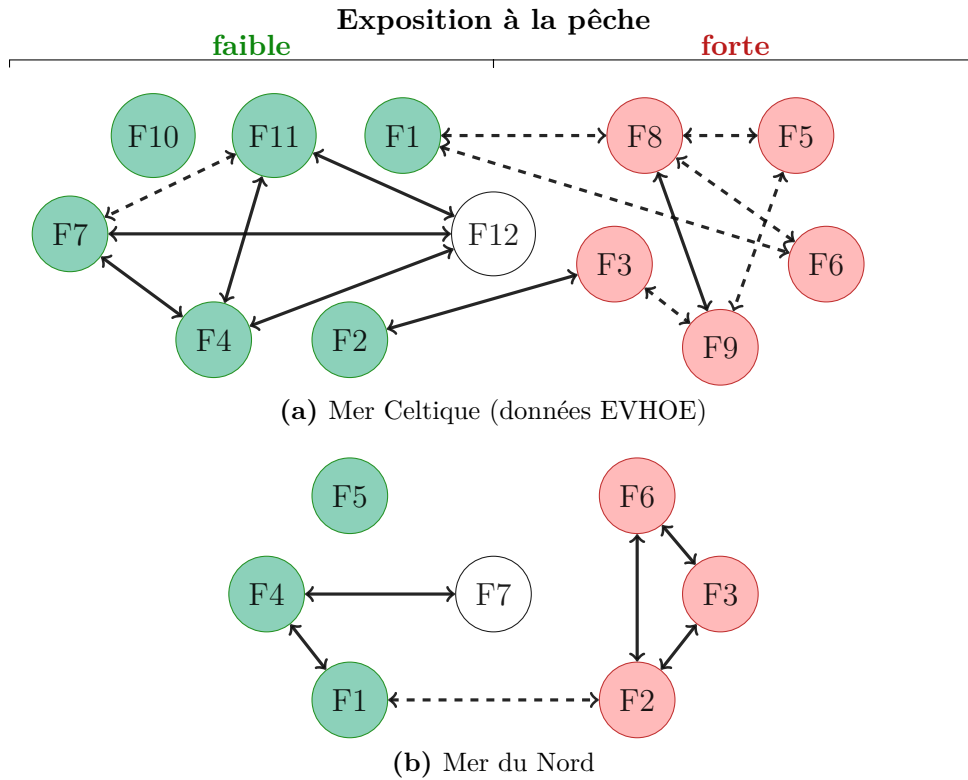
---

# 1 Comparaisons des effets de la pêche sur les communautés de poissons démersaux de mer Celtique et mer du Nord

Que ce soit en mer Celtique ou en mer du Nord, les groupes les plus fortement exposés à la pêche présentent des similitudes de dynamique de leur biomasse (figure 1). Dans les deux cas, certains groupes faiblement et moyennement exposés présentent des similitudes marquées entre eux tandis que d'autres semblent avoir des dynamiques particulières. En mer du Nord (figure 1b) comme en mer Celtique (figure 1a), les similitudes entre groupes fortement et faiblement exposés n'excèdent pas la proportion attendue par hasard avec un risque de première espèce de 10%. Dans les deux communautés, les valeurs de l'indice d'exposition sont le principal point commun trouvé entre les groupes les plus exposés : en mer Celtique, les groupes sont adaptés pour consommer des proies de taille, d'habitat et de mobilité différents ; en mer du Nord, ils sont adaptés pour consommer des proies d'habitat et digestibilité différents qui permettent de supposer qu'elles ne doivent pas avoir des dynamiques similaires. La pression de pêche a varié au cours du temps sur les périodes considérées. Des tendances sont suggérées par les historiques des efforts de pêche en mer du Nord (croissants jusqu'à la fin des années 90 puis se relâchant) et mer Celtique (décroissants depuis la fin des années 90). Des fluctuations inter-annuelles de la pression de pêche sont révélées par les fluctuations des efforts de pêche en mer Celtique (ICES, 2008b) et par les fluctuations des indices d'exposition en mer du Nord. Les similitudes de dynamique entre les groupes les plus exposés, conjointement à des fluctuations de l'effort de pêche, suggèrent un impact direct de la pêche sur les dynamiques temporelles de certains groupes fonctionnels en mer du Nord et en mer Celtique, puisque les groupes faiblement exposés présentent des dynamiques différentes (ce qui exclut que les similitudes résultent d'un contrôle *bottom-up*).

Les similitudes semblent toutefois plus marquées en mer du Nord où les covariances entre groupes fortement exposés sont significativement positives dans tous les cas avec un risque  $\alpha$  de 5% (figure 1b). Bien qu'il n'y ait que trois groupes concernés dans ce cas, la comparaison semble robuste car aucun cas de similitude aussi marquée entre plus de deux groupes exposés n'est montré en mer Celtique. D'autres différences ont également été mises en évidence. En mer du Nord, des signes de contrôle *top-down* ont été montrés entre le groupe de grands prédateurs et trois de ses groupes de proies potentielles. En mer Celtique, en revanche, aucun





**Figure 1** – Similitudes de dynamiques entre groupes fonctionnels de prédation en mer Celtique et mer du Nord en fonction de l'exposition à la pêche. Covariances positives :  $\longleftrightarrow$  :  $p < 0,05$  ;  $\dashrightarrow$  :  $p < 0,1$ .

signe de contrôle *top-down* n'a été trouvé. Au titre des différences dans les relations trophiques, des phénomènes de compensation ont été montrés au sein d'un groupe fonctionnel en mer Celtique (données EVHOE) alors qu'en mer du Nord, un synchronisme entre espèces de même groupe apparaît. Une autre différence notable est la présomption d'un opportunisme plus marqué en mer du Nord où la classification fonctionnelle n'explique qu'une faible proportion du régime alimentaire tandis qu'en mer Celtique, les capacités liées à la morphologie contraignent fortement le régime alimentaire. En outre, les groupes fonctionnels expliquent mieux le régime alimentaire en mer Celtique que ne le font des groupes de taille, alors qu'en mer du Nord ce sont les tailles qui l'expliquent le mieux. L'échantillon en mer du Nord est fortement dominé par les prédateurs de petite taille. Les comportements de choix de proies des grands prédateurs de mer Celtique ne peuvent donc être comparés à ceux des grands prédateurs de mer Celtique, pour lesquels Pinnegar *et al.* (2003) ont montré un opportunisme marqué.

Les deux communautés présentent également des différences d'indices d'exposition : en mer Celtique certains groupes fonctionnels sont caractérisés par des indices supérieurs à ceux estimés en mer du Nord. Les indices d'expositions calcu-

lés pour les groupes fonctionnels sont cependant basés sur des indices de biomasse qui peuvent être considérés comme des “instantanés” et des débarquements et rejets qui sont intégrés sur l’année. Le niveau de pression qu’ils représentent est de ce fait lié à la productivité de l’écosystème en question. Ils n’ont donc qu’une valeur relative au sein d’un écosystème et ne peuvent être utilisés pour comparer la pression de pêche entre mer du Nord et mer Celtique. La production primaire en mer du Nord (*e.g.* Skogen & Moll, 2000) est moins élevée qu’en mer celtique (*e.g.* Pemberton *et al.*, 2006). De même Heath (2005b) suggère une plus forte production benthique en mer Celtique et l’attribue à un meilleur couplage entre phytoplancton et benthos. À titre de comparaison, en 1996 et 1997, les débarquements en provenance de mer du Nord correspondaient à plus de  $7\text{t}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$  (estimé d’après Greenstreet *et al.*, 2007) contre environ  $2,3\text{t}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$  pour la mer Celtique (estimé d’après Pinnegar *et al.*, 2002) alors qu’elle est plus productive. En mer Celtique, cependant, la production secondaire requise pour une même biomasse débarquée paraît plus importante (de près d’un facteur 2), la pêche y ciblant en moyenne de plus hauts niveaux trophiques qu’en mer du Nord (Heath, 2005b). Dans ce contexte, la mer Celtique avec sa forte production et ses prélèvements moindres paraît exploitée moins intensément. Les indices d’exposition plus faibles en mer du Nord ne peuvent donc être interprétés comme le signe d’une exposition moindre de la communauté de poissons.

Les plus fortes similitudes entre groupes fortement exposés en mer du Nord suggèrent une communauté où les fonctions sont davantage influencées par la pêche qu’en mer Celtique. Ceci est corroboré par les signes de contrôle *top-down* révélés dans la première communauté uniquement, qui pourraient indiquer un système davantage affecté par la pêche et/ou moins productif d’après Frank *et al.* (2006). Ces résultats rejoignent ceux de Heath (2005b) qui montre, à l’aide de variations temporelles des biomasses de guildes trophiques, que la mer du Nord est caractérisée par un contrôle *top-down* tandis que la mer Celtique semble davantage contrôlée par des effets *bottom-up*. Des études ont cependant montré qu’en mer Celtique, un relâchement de la pression de prédation s’était traduit par une augmentation de biomasse des poissons de petite taille (Blanchard *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002), suggérant l’influence de processus *top-down*. L’apparente contradiction avec nos résultats peut être le fruit d’échelles temporelles différentes : ces auteurs explorent les modifications de structure dans la communauté à moyen terme (de l’ordre de la dizaine d’années) et mettent donc en évidence des réponses *top-down* à des perturbations à une échelle de temps supérieure à l’année (*i.e.* ils détectent les effets de la tendance croissante de l’effort de pêche entre 1985 et 1995). Dans cette étude, ce sont les variations inter-annuelles qui sont explorées et elles ne per-

mettent pas de mettre en évidence d'effet *top-down* en réponse à des variations inter-annuelles de la pression de pêche. La comparaison de ces résultats suggère que l'influence conjointe de processus *bottom-up* (en réponse à des variations inter-annuelles de facteurs environnementaux) et *top-down* (en réponse à des pressions de pêche variables) en mer Celtique empêche la détection de ces derniers à une échelle annuelle. Il faut cependant noter que si l'effort de pêche présente des oscillations pour certains métiers comme le chalutage à perche, l'effort de pêche attribuable aux chaluts à panneaux (les plus utilisés en mer Celtique) se caractérise par une décroissance régulière sur la période considérée. Il n'est donc pas possible de trancher entre stabilité de l'effort de pêche et résistance de la communauté de poissons pour expliquer l'absence d'effet *top-down* détectable à une échelle annuelle en mer Celtique.

Notons que les différences de pression de pêche contemporaines ne sont pas seules à pouvoir expliquer les différences de dynamique mises en évidence : il a été évoqué précédemment que la mer du Nord était exploitée intensément depuis plus longtemps que la mer Celtique. Or certaines modifications peuvent avoir des conséquences à des échelles de temps supérieures à l'année. Les effets cumulés de la pêche sur l'écosystème de mer du Nord peuvent avoir profondément modifié sa structure au point de se faire ressentir malgré le relâchement de l'effort de pêche depuis la seconde moitié des années 90 (Greenstreet *et al.*, 2007; Jennings *et al.*, 1999).

La structure de ces écosystèmes semble également différente. La mer Celtique paraît présenter une production, notamment benthique (Heath, 2005b), plus élevée, qui pourrait lui conférer une meilleure résistance aux effets de la pêche sur les plus hauts niveaux trophiques (Frank *et al.*, 2006; Heath, 2005b). Cette particularité pourrait en partie expliquer l'absence d'évidence d'effets *top-down* à une échelle inter-annuelle mais des signes de contrôle *bottom-up*, en dépit d'une forte exploitation ciblant essentiellement les hauts niveaux trophiques (*cf.* Heath, 2005b; Blanchard *et al.*, 2005; Pinnegar *et al.*, 2002) sur la période considérée. Les perturbations affectant les bas niveaux trophiques se traduisent par des covariances positives entre biomasses des proies et prédateurs. Celles-ci peuvent gommer d'éventuels effets *top-down*. Par ailleurs, il n'a pas été possible, en mer du Nord, de mettre en évidence de phénomène de compensation écologique – signe de résistance et/ou résilience aux perturbations – au sein des groupes fonctionnels. Il a cependant été montré en mer du Nord que les fonctions trophiques réalisées dépendaient davantage de la taille que des capacités résultant de caractères morphologiques. Les groupes fonctionnels définis en mer du Nord ne sont donc probablement pas les entités adaptées pour explorer les phénomènes intervenant entre individus qui

partagent des fonctions effectives similaires.

Ces différences de structure et productivité ne sont pas nécessairement indépendantes de la pression de pêche. Outre des effets du relâchement de la pression de prédation (voir ci-dessus), la pêche, en particulier le chalutage de fond, peut affecter la quantité de nourriture disponible pour les invertivores. Greenstreet *et al.* (2007) montrent qu'une part importante du benthos peut être prélevée par les chaluts à perche (25 à 39% de la biomasse selon les zones, ICES, 2008c; Greenstreet *et al.*, 2007, voire également Jennings *et al.*, 2001), réduisant ainsi la production benthique. La pêche pourrait donc, en plus de modifier la pression de prédation, favoriser les processus *top-down* en altérant la productivité du système.

Les différences de résultats entre séries de données EVHOE et WCGFS en mer Celtique ont suggéré que des biais dans les données pouvaient induire artificiellement des tendances, en particulier des covariances positives lors de changement d'engin d'échantillonnage en de multiples points de la série chronologique (cas des campagnes WCGFS). En revanche il a été conclu que la stabilité du protocole d'échantillonnage des campagnes EVHOE, entre 1997 et 2008, devait se traduire par des tendances fiables. Le cas de la série de données IBTS en mer du Nord est différent des deux cas précités : ces données sont collectées par plusieurs pays chaque année, avec des engins similaires mais des navires différents. Il est probable que les estimations absolues en provenance de différents pays ne présentent pas les mêmes biais, ce qui peut induire un bruit dans les données pour une année donnée. Cependant, à la différence des campagnes WCGFS en mer Celtique, la stabilité des protocoles d'une année sur l'autre limite l'apparition de fausses tendances. Il est probable que cette origine multiple des données rende la détection de tendances moins puissante, mais que celles mises en évidence (*e.g.* similitudes de dynamique et effets *top-down*) soient robustes.

## 2 Apports de l'écomorphologie à l'étude des effets de la pêche sur le fonctionnement des écosystèmes

### 2.1 Pertinence de l'écomorphologie pour décrire les fonctions trophiques dans les communautés de poissons

Cette étude a montré que dans certains cas, la morphologie pouvait permettre de mieux décrire les fonctions de prédation que la taille seule. C'est ce qui a été mis en évidence en mer Celtique (voir [Chapitre 2](#)) où les fonctions de prédation potentielles, estimées d'après la morphologie, expliquent davantage les fonctions réalisées (*i.e.* les régimes alimentaires) que la taille des individus.

Cette approche présente certains avantages. En décrivant les fonctions potentielles, elle constitue un cadre qui permet de tenir compte des changements qui peuvent intervenir dans les fonctions réalisées en fonction des disponibilités de proies et des niveaux de compétition (*e.g.* omnivores potentiels qui peuvent devenir partiellement piscivores s'ils sont capables de capturer des proies élusives et si, étant donné les conditions, cette stratégie est avantageuse). À l'inverse, les fonctions de prédation estimées d'après les contenus stomacaux peuvent être très variables dans le temps et dans l'espace, en fonction des conditions (structure de l'écosystème). Elle ne permettent pas d'inférer l'étendue des fonctions possibles et de se projeter dans des conditions inédites. Dans la mesure où la pêche est susceptible de modifier la structure des écosystèmes, les fonctions potentielles présentent un intérêt certain du fait de leur stabilité. D'autre part, les mesures de traits fonctionnels sont fastidieuses et coûteuses (notamment en terme de temps nécessaire), mais les relations entre trait fonctionnel, espèce et taille sont stables. *A contrario*, les contenus stomacaux sont variables dans le temps et dans l'espace et présentent d'importantes variabilités inter-individus ; les analyses de contenu stomacaux nécessitent de ce fait des jeux de données très conséquents et fastidieux à obtenir (l'identification de proies partiellement digérées pose notamment problème) et qui doivent être répétés dans le temps et l'espace.

La méthode développée ici a toutefois montré quelques limitations et inconvénients, parmi lesquels la difficulté à anticiper la diversité des stratégies qui peuvent servir une même fonction ; et d'une façon générale la difficulté d'interprétation des groupes de stratégie, en raison de l'absence de données quantitatives sur les valeurs optimales des traits fonctionnels en lien avec une stratégie particulière. Les don-

nées quantitatives, lorsqu'elles existent sont généralement limitées à un ensemble très restreint d'espèces ; la plupart du temps, la relation trait-fonction reste décrite qualitativement. Par ailleurs, certains traits fonctionnels ne semblent conditionner que partiellement la fonction remplie par un individu et pourraient interagir avec d'autres traits peu ou pas décrits dans la littérature. C'est par exemple ce que suggère la constatation, au Chapitre 2, de la capacité de certains carnivores potentiels (d'après les longueurs d'appareil digestif) à se nourrir de matériel végétal, qui suggère la présence d'un estomac bien individualisé comme un possible trait fonctionnel complémentaire. De plus l'obtention des données est gourmande en temps. Les mesures de certains traits fonctionnels sont fastidieuses, en particulier sur les petits individus (*e.g.* longueur de l'appareil digestif qui peut à elle seule demander plus de cinq minutes par individu). Dans le cadre d'un échantillonnage représentatif des gammes de taille pour les principales espèces, ceci oblige à sélectionner les traits fonctionnels sur la base d'un compromis entre l'intérêt du trait fonctionnel et sa difficulté de mesure.

## **2.2 Réflexion sur les indicateurs permettant de détecter l'effet de la pêche sur les communautés de poissons**

### **2.2.1 Un cadre pour évaluer la capacité d'indicateurs existants à détecter les impacts de la pêche ?**

L'analyse de contenus stomacaux et l'approche écomorphologique sont complémentaires et permettent, utilisées conjointement, de mettre en évidence des caractéristiques importantes des communautés. C'est ce que montre la comparaison des relations fonction potentielle-régime alimentaire pour les mêmes groupes fonctionnels entre la mer du Nord et la mer Celtique. Celle-ci a permis de conclure à un réseau trophique davantage structuré par la taille en mer du Nord. Ce résultat peut avoir des implications importantes dans le choix d'une approche pour implémenter une approche écosystémique des pêches (AEP) : en mer du Nord, des indicateurs basés sur la taille pourraient être suffisants – au moins dans l'état actuel de sa communauté de poissons – mais ce n'est pas nécessairement le cas dans d'autres écosystèmes. Cette information est cruciale dans la mesure où la mer du Nord est l'un des plateaux continentaux privilégiés, en raison de la disponibilité de longues séries de données, par les études portant sur l'implémentation d'une AEP en Europe. À la lumière de ce résultat, il paraît nécessaire de tester la pertinence d'indicateurs dans des communautés aussi diverses que possible.

Plusieurs études suggèrent que la complexité des interactions trophiques rend

difficile la prédiction des effets de la pêche sur les indicateurs basés sur la taille (Shin *et al.*, 2005; Rochet & Trenkel, 2003). Les prédictions peuvent en particulier être délicates en cas d'effets en cascade : des augmentations et des diminutions d'abondance peuvent intervenir alternativement d'un niveau trophique à un autre (*cf.* par exemple Scheffer *et al.*, 2005). Dans cette thèse nous proposons une méthode pour décrire les fonctions trophiques d'après la taille et la taxonomie des individus, qui semble rendre mieux compte de ces fonctions trophiques que la taille seule. Les groupes fonctionnels étant partiellement gouvernés par la taille, ils doivent permettre d'évaluer les effets directs et indirects de la pêche sur la structure fonctionnelle de la communauté et donc indirectement sur les tailles.

En mer Celtique, les cinq groupes les plus fortement exposés ont des tailles variables. Deux de ces groupes (petits invertivores benthiques et de la colonne d'eau) sont composés d'individus de petite taille. Sur la période couverte par les campagnes EVHOE, ces cinq groupes présentent pour la plupart une tendance croissante de leur biomasse, qui peut être liée au relâchement de l'effort de pêche sur la même période. Le fait que les groupes de petite taille représentent des biomasses importantes (en particulier les petits invertivores de la colonne d'eau ; groupe F6) et que par ailleurs des contrôles *top-down* n'aient pu être mis en évidence entre groupes de gros piscivores et leur proies potentielles, rendent difficiles les prévisions de réponses d'indicateurs tels que la taille moyenne ou la pente du spectre de taille.

En mer du Nord, trois groupes composés de petits individus présentent une exposition élevée à la pêche. Pour le seul groupe de gros prédateurs (grands omnivores, composé de morues de grande taille), l'indice d'exposition calculé était plus bas, mais semble avoir été sous-estimé et ne pas être représentatif de l'exposition du groupe en début de série chronologique (*cf.* Chapitre 4, section 3.4). Une diminution de biomasse des grands prédateurs devrait donc se traduire par un relâchement de la pression de prédation sur les petits individus de la communauté et une augmentation de leur biomasse et donc un spectre de taille plus incliné. Les tendances croissantes des biomasses de proies conjointement à une tendance décroissante des biomasses de grandes morues montrées au Chapitre 4 soutiennent cette hypothèse. Elle est également corroborée par les effets *top-down* des abondances de grands omnivores sur plusieurs groupes de proies potentielles de différentes tailles. Les effets que peut avoir l'exposition élevée de certains groupes de petites taille sur la capacité du spectre de taille à détecter des effets de la pêche restent cependant incertains. Dans le cas de la mer du Nord, les résultats de cette thèse suggèrent que les effets de la pêche sur la communauté de poisson devraient être détectables avec la pente du spectre de taille en se basant sur les hypothèses généralement avancées. Ce résultat n'est pas nouveau car il rejoint les conclusions de plusieurs



auteurs (Daan *et al.*, 2005; Gislason & Rice, 1998; Rice & Gislason, 1996, *e.g.*). En revanche, notre étude suggère que la capacité de cet indicateur à détecter des effets de la pêche est en partie liée au fort opportunisme des prédateurs de cette communauté et qu'il ne se comportera pas nécessairement de la même manière dans d'autres communautés.

Cette étude constitue un premier pas vers un cadre qui permettrait de mieux évaluer les effets de la pêche ou d'autres types de perturbations sur des indicateurs de communauté basés sur la taille. Toutefois les fonctions de prédation et de proie sont décrites ici séparément, ce qui interdit d'explorer des effets indirects à plus d'un niveau (les individus d'un groupe de proies n'ont pas nécessairement les mêmes fonctions de prédation). Afin de décrire plus finement la structure fonctionnelle de l'écosystème, une piste serait d'explorer la capacité d'une méthode basée sur des groupes homogènes du point de vue des fonctions de prédation *et* de proie (groupes écotrophiques), définis par une approche écomorphologique, à détecter les effets de la pêche sur les fonctionnement des communautés de poissons.

### 2.2.2 Vers des indicateurs fonctionnels ?

Plusieurs auteurs ont suggéré l'utilisation de la distribution de biomasse entre groupes fonctionnels pour le développement d'indicateurs visant à détecter les effets de perturbations sur les écosystèmes (revue par Mouillot *et al.*, 2006). L'abondance des individus porteurs d'une fonction de prédation ne peut excéder un certain seuil puisque les écosystèmes ont des dimensions finies et que les fonctions potentielles limitent la gamme de proies consommables (l'abondance d'un groupe de prédation est par exemple bornée par l'abondance de ses proies potentielles). La réponse de la communauté à des perturbations anthropiques se fera donc préférentiellement dans le sens d'une diminution d'abondance d'individus porteurs de certaines fonctions si ces perturbations affectent inégalement les groupes fonctionnels. Dans le cas des fonctions de prédation, ces perturbations peuvent se traduire de surcroît par une augmentation d'abondance d'autres fonctions portées par des individus occupant des plus bas niveaux trophiques et donc déjà plus abondants. Des indices de biomasse de groupes fonctionnels pourraient donc répondre à des perturbations anthropiques ; l'équitabilité de répartition des biomasses entre groupe fonctionnels, en particulier, devrait baisser sous l'influence de la pêche. Dans le cas des communautés démersales de plateaux continentaux, cependant, d'autres facteurs peuvent influencer de tels indices. Certains groupes sont adaptés pour se nourrir de proies ayant une production pélagique et d'autres une production benthique. Il est donc probable que des facteurs influençant le couplage entre



production benthique et production pélagique (*e.g.* les facteurs physiques qui influencent la stratification des eaux) aient également une influence sur l'équitabilité des biomasses entre groupes fonctionnels. Il en résulte qu'un tel indice ne serait pas spécifique à la pêche mais pourrait être exploitable combiné à d'autres indicateurs (voir Rochet *et al.*, 2005, pour les méthodes de combinaison).

D'autres études ont montré que des indicateurs basés sur les répartitions de traits fonctionnels, tels que la régularité de répartition (*e.g.* Villéger *et al.*, 2008; Mouillot *et al.*, 2005), étaient prometteurs pour décrire l'état d'un écosystème et ses réponses à des perturbations. Dans le [Chapitre 1](#), il a été montré que la plupart des traits fonctionnels étaient fortement corrélés à la taille au sein d'une espèce, et au [Chapitre 2](#) qu'ils pouvaient correctement décrire les fonctions de prédation dans une communauté de poissons. Ces résultats suggèrent la possibilité d'utiliser des indices basés sur les traits fonctionnels pour révéler les effets de la pêche sur le fonctionnement de telles communautés. Dans ce cadre, la diversité des stratégies correspondant à une même fonction implique un critère de choix strict des traits fonctionnels utilisés : un trait fonctionnel doit présenter des valeurs similaires pour différentes stratégies d'une même fonction. Dans le cas contraire, les changements de distribution d'un trait ne peuvent être reliés simplement à des changements de fonctions dans la communauté. Des traits fonctionnels ayant une relation monotone avec un aspect d'intérêt des fonctions trophiques devraient être préférés. Par exemple, la longueur relative de l'appareil digestif, liée à la digestibilité des proies de façon monotone devrait permettre de construire de bons indicateurs reflétant les magnitudes relatives de l'omnivorie et de la piscivorie. Un tel indicateur pourrait pour les raisons évoquées plus haut (limitation des abondances des hauts niveaux trophiques par celles des plus bas) et son aspect général (applicable aussi bien aux compartiments benthiques que pélagiques) être relativement spécifique aux perturbations anthropiques.

Les résultats de cette thèse confirment l'intérêt du développement d'indicateurs fonctionnels pour les communautés de poissons de plateaux continentaux et peuvent constituer un premier pas vers un cadre pour les développer.

### 3 Conclusions et perspectives

Les travaux présentés dans cette thèse montrent que l'écomorphologie semble un outil prometteur pour explorer les effets de la pêche sur les structures fonctionnelles des communautés de poissons et pourrait permettre d'évaluer les effets de la pêche sur des indicateurs facilement estimables à partir de mesures déjà collectées

en routine dans plusieurs écosystèmes (*i.e.* abondances spécifiques par classe de taille). Une méthode de description des fonctions écologiques dans une communauté de poissons à partir de la taille et de l'espèce des individus qui la compose a été proposée. Les résultats obtenus montrent qu'elle pourrait constituer un premier pas vers un cadre pour l'évaluation de la capacité d'indicateurs existants à détecter les effets de la pêche sur le fonctionnement des communautés de poissons et/ou pour le développement de nouveaux indicateurs.

Cette méthode souffre toutefois quelques limitations qui appellent des améliorations. Elle ne permet pas à ce stade de décrire les fonctions trophiques de façon fine, ce qui met en avant la nécessité d'affiner la sélection des traits fonctionnels et éventuellement d'en identifier de nouveaux. Cette sélection d'indicateurs devrait tenir compte des éventuels usages ultérieurs; comme par exemple tenir compte de la monotonie de la relation trait fonctionnel–fonction, afin de faciliter le développement ultérieur d'indicateurs. D'autre part, le travail présenté ici décrit les fonctions trophiques de façon incomplète : certains petits prédateurs peuvent être les proies de plus grands prédateurs. En l'état, il n'est pas possible d'évaluer les relations entre groupes de prédation. Une étape ultérieure pourrait être l'identification de groupes d'individus homogènes du point de vue des fonctions de prédation *et* de proie qui permettrait d'obtenir une image complète des liens potentiels entre groupes fonctionnels. Une telle approche risque toutefois de produire un découpage de la communauté trop complexe pour prédire les effets indirects de perturbations affectant un groupe sur d'autres groupes.

Une alternative serait de conserver la distinction groupes de prédateurs–groupes de proies mais d'approfondir l'exploration des relations entre les deux catégories de fonction et d'étudier l'influence d'autres facteurs, notamment environnementaux, sur leurs dynamiques. Des améliorations pourraient être apportées sur des parties déjà traitées dans cette thèse comme (*i*) affiner la sélection des espèces en mer du Nord afin de disposer d'une image plus complète de la communauté et (*ii*) définir une méthode rigoureuse pour pouvoir classer les individus avec des traits fonctionnels manquants : dans notre étude, les rapports d'aspect de la nageoire caudale n'ont pu être mesurés pour le congre et la raie fleurie. En conséquence, ces espèces n'ont pas été classées dans les groupes fonctionnels. L'indice de similarité de Gower (modifié par Podani, 1999) utilisé pour les types de données mixtes accepte les données manquantes, mais cette capacité n'a pas été utilisée afin d'éviter des erreurs de classification pour des espèces entières. Les étapes suivantes de cette étude seraient alors :

1. estimer le recouvrement entre groupes de proies et groupes de prédateurs.

Cette étape devrait permettre, sachant leurs relations potentielles, de déterminer les relations de prédation possibles entre groupes de prédateurs et/ou entre groupes de proies, sans risque “d’émiettement” des fonctions en de trop nombreux groupes fonctionnels.

2. estimer l’exposition à la pêche des groupes de proies pour identifier de possibles effets indirects de la pêche sur les groupes de piscivores au travers d’une raréfaction de la nourriture.
3. explorer les influences d’autres facteurs susceptibles de contraindre les dynamiques des groupes fonctionnels (*e.g.* variations de production primaire, température, etc.) pour tenter de démêler leurs effets de ceux de la pêche.
4. tester l’approche dans d’autres régions pour lesquelles des séries de données adaptées sont disponibles et des tendances marquées de la pression de pêche ont été rapportées.



---

# Bibliographie

- Anonyme (2006). *Discarding by EU fleet*. Rapport technique. Report of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF), Brussels.
- Auster, P. J. & Link, J. S. (2009). Compensation and recovery of feeding guilds in a northwest Atlantic shelf fish community. *Marine Ecology Progress Series*, **382** : 163–172.
- Beddington, J. (1995). The primary requirements. *Nature*, **374**(1) : 213–214.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J. & Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*, **16** : 557–562.
- Benoît, E. & Rochet, M.-J. (2004). A continuous model of biomass size spectra governed by predation, and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology*, **226** : 9–21.
- Blanchard, J. L., Dulvy, N. K., Jennings, S., Elis, J. R., Pinnergar, J. K., Tidd, A. & Kell, L. T. (2005). Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 405–411.
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups : does it matter? *Oikos*, **100** : 223–231.
- Boyle, K. S. & Horn, M. H. (2006). Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **319** : 65–84.
- Bozzano, A., Sarda, F. & Rios, J. (2005). Vertical distribution and feeding patterns of the juvenile European hake, *Merluccius merluccius* in the NW Mediterranean. *Fisheries Research*, **73**(1-2) : 29–36.

- Brander, L. M. (2005). Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 339–343.
- Braun, W. & Kulperger, N. (1997). Properties of a Fourier bootstrap method for time series. *Communications in Statistics-Theory and Methods*, **26**(6) : 1329–1336.
- Carroll, A. M., Wainwright, P. C., Huskey, S. H., Collar, D. C. & Turingan, R. G. (2004). Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes. *Journal of Experimental Biology*, **207** : 3873–3881.
- Catchpole, T. L., Tidd, A. N., Kell, L. T., Revill, A. S. & Dunlin, G. (2007). The potential for new *Nephrops* trawl designs to positively effect North Sea stocks of cod, haddock and whiting. *Fisheries Research*, **86** : 262–267.
- Cushing, D. H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge, UK.
- Daan, N., Gislason, H., Pope, J. G. & Rice, J. C. (2005). Changes in the North Sea fish community : evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Science*, **62**(2) : 177–188.
- De Roos, A., Persson, L. & McCauley, E. (2003). The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecology Letters*, **6**(5) : 473–487.
- Diderich, W. P. (2006). *Ecomorphology as a predictor of fish diet : a case study on the North Sea benthic fish community*. Rapport technique. IMARES.
- Douglas, M. E. & Matthews, W. J. (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream. *Oikos*, **65**(2) : 213–224.
- Dumay, O., Tari, P.-S., Tomasini, J.-A. & Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, **64** : 970–983.
- Duplisea, D. & Kerr, S. (1995). Application of a biomass size spectrum model to demersal fish data from the scotian shelf. *Journal of Theoretical Biology*, **177**(3) : 263–269.
- Duplisea, D., Kerr, S. & Dickie, L. (1997). Demersal fish biomass size spectra on the Scotian Shelf, Canada : species replacement at the shelfwide scale. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**(8) : 1725–1735.

- Enever, R., Revill, A. S. & Grant, A. (2009). Discarding in the North Sea and on the historical efficacy of gear-based technical measures in reducing discards. *Fisheries Research*, **95**(1) : 40–46.
- FAO (2002). *FishStat Plus version 2.3 fisheries statistical software*. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en>.
- FAO (2004). *The state of world fisheries and aquaculture*. Rome : FAO Fisheries Department.
- FAO Fishery Resources Division (2003). *Fisheries management. 2. The Ecosystem Approach to Fisheries*. Vol. 4, Suppl. 2. FAO. 112pp, Rome.
- Floeter, J. & Temming, A. (2005). Analysis of prey size preference of North Sea whiting, saithe, and grey gurnard. *ICES Journal of Marine Science*, **62**(5) : 897–907.
- Frank, K. T., Petrie, B., Shackell, n. L. & Choi, J. S. (2006). Reconciling differences in trophic control in mid-latitude marine ecosystems. *Ecology Letters*, **9**(10) : 1096–1105.
- Fraser, H. M., Greenstreet, S. P. R. & Piet, G. J. (2007). Taking account of catchability in groundfish survey trawls : implications for estimating demersal fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*, **64** : 1800–1819.
- Frid, C., Paramor, O. & Scott, C. (2005). Ecosystem-based management : progress in the NE Atlantic. *Marine Policy*, **29** : 461–469.
- Frost, T. M., Carpenter, S. R., Ives, A. R. & Kratz, T. K. (1995). Species compensation and complementarity in ecosystem function. *Pages 224–239 de* : Jones, Clive G ;Lawton, J. H. (ed), *Linking species and ecosystems*. New-York : Chapman & Hall.
- Fulton, E. A., Smith, A. D. M. & Punt, A. E. (2005). Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 540–551.
- Garcia, S. M., Staples, D. J. & Chesson, J. (2000). The FAO guidelines for the development and use of indicators for sustainable development of marine capture fisheries and an Australian example of their application. *Ocean & Coastal Management*, **43** : 537–556.

- Garcia, S. M. (2000). The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries : an analysis of the related principles, criteria and indicators. *Marine and Freshwater Research*, **51** : 535–541.
- Garrison, L. P. & Link, J. S. (2000a). Dietary guilds structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, **202** : 231–240.
- Garrison, L. P. & Link, J. S. (2000b). Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES Journal of Marine Science*, **57** : 723–730.
- Garthe, S., Camphuysen, K. C. J. & Furness, R. W. (1996). Amount of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **136** : 1–11.
- Gislason, H. & Rice, J. (1998). Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES Journal of Marine Science*, **55** : 362–370.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27** : 857–871.
- Greenstreet, S. P. R., Robinson, L., Piet, G. J., Craeymeersch, J., Callaway, R., Reiss, H., Ehrich, S., Kroncke, I., Fraser, H. M., Lancaster, J., Jorgensen, L. & Goffin, A. (2007). *The ecological disturbance caused by fishing in the North Sea*. FRS Collaborative/Contract Reports.
- Greenstreet, S. P. R. (2008). Biodiversity of North Sea fish : why do the politicians care but marine scientists appear oblivious to this issue? *ICES Journal of Marine Science*, **65** : 1515–1519.
- Greenstreet, S. P. R. & Rogers, S. I. (2006). Indicators of the health of the North Sea fish community : identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES Journal of Marine Science*, **63** : 573–593.
- Guichet, R. (1995). The diet of European Hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, **52**(1) : 21–31.
- Hartigan, J. A. & Wong, M. A. (1979). A K-means clustering algorithm. *Applied Statistics*, **28** : 100–108.



- Heath, M. R. (2005a). Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973-2000, and the impacts of fishing and climate. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 847–868.
- Heath, M. R. (2005b). Regional variability in the trophic requirements of shelf sea fisheries in the Northeast Atlantic, 1973-2000. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 1233–1244.
- Hjelm, J., Svanback, R., Bystrom, P., Persson, L. & Wahlstrom, E. (2001). Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch. *Oikos*, **95**(2) : 311–323.
- Hjelm, J., van de Weerd, G. H. & Sibbing, F. A. (2003). Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **60** : 700–709.
- Hollander, M. & Wolfe, D. A. (1973). *Nonparametric statistical methods*. New York : John Wiley & Sons.
- Houlahan, J. E., Currie, D. J., Cottenie, K., Cumming, G. S., Ernest, S. K. M., Findlay, C. S., Fuhlendorf, S. D., Gaedke, U., Legendre, P., Magnuson, J. J., McArdle, B. H., Muldavin, E., Noble, D., Russell, R., Stevens, R. D., Willis, T. J., Woiwod, I. P. & Wondzell, S. M. (2007). Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, **104**(9) : 3273–3277.
- Ibañez, C., Tedesco, P. A., Bigorne, R., Hugueny, B., Pouilly, M., Zepita, C., Zubieta, J. & Oberdorff, T. (2007). Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*, **20**(2) : 131–142.
- ICES (2002). *Report of the workshop on MSVPA in the North Sea*. Copenhagen : ICES.
- ICES (2008a). *Eurostat/ICES database on catch statistics (1973-2008)*. <http://www.ices.dk/fish/statlant.asp>.
- ICES (2008b). *ICES advice, 2008. Book 5 – Celtic Sea and west of Scotland*. Report of the ICES Advisory Committee.
- ICES (2008c). *ICES advice, 2008. Book 6 – North Sea*. Report of the ICES Advisory Committee.

- ICES (2008d). *ICES advice, 2008. Book 9 – widely distributed and migratory stocks*. Report of the ICES Advisory Committee.
- Inoue, T., Suda, Y. & Sano, M. (2005). Food habits of fishes in the surf zone of a sandy beach at Sanrimatsubara, Fukuoka Prefecture, Japan. *Ichthyological Research*, **52** : 9–14.
- Jax, K. (2005). Function and ‘functioning’ in ecology : what does it mean? *Oikos*, **111**(3) : 641–648.
- Jennings, S., Reynolds, J. D. & Mills, S. C. (1998). Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265**(1393) : 333–339.
- Jennings, S. (2005). Indicators to support an ecosystem approach to fisheries. *Fish and Fisheries*, **6** : 212–232.
- Jennings, S. & Kaiser, M. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, **34** : 201–352.
- Jennings, S., Alvsvag, J., Cotter, A. J. R., Ehrich, S., Greenstreet, S. P. R., Jarre-Teichmann, A., Mergardt, N., Rijnsdorp, A. D. & Smedstat, O. (1999). Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas : patterns in fishing effort, diversity and community structure. III. International trawling effort in the North Sea : an analysis of spatial and temporal trends. *Fisheries Research*, **40** : 125–134.
- Jennings, S., Dinmore, T. A., Duplisea, D. E., Warr, K. J. & Lancaster, J. E. (2001). Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology*, **70** : 459–475.
- Jennings, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C. & Warr, K. J. (2002). Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **226** : 77–85.
- Kareiva, P. (2004). Ecology ; Compensating for extinction. *Current Biology*, **14** : R627–R628.
- Kirby, R. R., Beaugrand, G. & Lindley, J. A. (2009). Synergistic effects of climate and fishing in a marine ecosystem. *Ecosystems*, **12** : 548–561.
- Labropoulou, M. & Eleftheriou, A. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species : importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, **50**(2) : 324–340.

- Larsen, T. H., Williams, N. M. & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **8** : 538–547.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. 2<sup>nd</sup> English edition. Developments in Environmental Modelling. Amsterdam : Elsevier.
- Lima-Junior, S. E. & Goitein, R. (2003). Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae) : An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, **68** : 73–79.
- Lingoes, J. C. (1971). Some boundary conditions for a monotone analysis of symmetric matrices. *Psychometrika*, **36** : 195–203.
- Luczkovich, J. J., Norton, S. F. & Gilmore, Jr, G. R. (1995). The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes*, **44** : 79–95.
- Mackinson, S. & Daskalov, G. (2007). *An ecosystem model of the North Sea to support an ecosystem approach to fisheries management : description and parameterisation*. Rapport technique 142. Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science, Lowestoft, UK.
- 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**(1) : 112–118.
- Mittelbach, G. G. & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**(6) : 1454–1465.
- Motta, P. J., Clifton, K. B., Hernandez, P. & Eggold, B. T. (1995). Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes diet and microhabitat utilization. *Environmental Biology of Fishes*, **44** : 37–60.
- Mouillot, D., Mason, W. H. N., Dumay, O. & Wilson, J. B. (2005). Functional regularity : a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, **142**(3) : 353–359.
- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A. & Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess

- changes in transitional water communities. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater ecosystems*, **16** : 469–482.
- Naeem, S. & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning : deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6** : 567–579.
- Norton, S. F. (1995). A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44** : 61–78.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J. & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44** : 287–304.
- Palomares, M. L. D. & Pauly, D. (1989). A multiple-regression model for predicting the food-consumption of marine fish populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **40**(3) : 259–273.
- Palomares, M. L. D. & Pauly, D. (1998). Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*, **49**(5) : 447–453.
- Pauly, D. & Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**(1) : 255–257.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres Jr, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, **279** : 860–863.
- Pemberton, K. L., Clarke, R. K. & Joint, I. (2006). Quantifying uncertainties associated with the measurement of primary production. *Marine Ecology Progress Series*, **322** : 51–59.
- Persson, L., Andersson, J., Wahlstrom, E. & Eklov, P. (1996). Size-specific interactions in lake systems : Predator gape limitation and prey growth rate and mortality. *Ecology*, **77**(3) : 900–911.
- Piet, G. J. (1998). Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*, **51**(1) : 67–86.
- Piet, G. J., Pfisterer, A. B. & Rijnsdorp, A. D. (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, **40**(1-2) : 143–152.

- Piet, G., Rijnsdorp, A., Bergman, M., van Santbrink, J., Craeymeersch, J. & Buijs, J. (2000). A quantitative evaluation of the impact of beam trawling on benthic fauna in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **57**(5) : 1332–1339.
- Piet, G., Quirijns, F., Robinson, L. & Greenstreet, S. (2007). Potential pressure indicators for fishing, and their data requirements. *ICES Journal of Marine Science*, **64**(1) : 110–121.
- Pinnegar, J. K. & Stafford, R. (2007). *DAPSTOM - An Integrated Database & Portal for Fish Stomach Records. Database version 1.5*. Rapport technique. Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science, Lowestoft, UK.
- Pinnegar, J. K., Jennings, S., O'Brien, C. M. & Polunin, N. V. C. (2002). Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology*, **39** : 377–390.
- Pinnegar, J. K., Trenkel, V. M., Tidd, A. N., Dawson, W. & Du buit, M. (2003). Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology*, **63**(s1) : 197–212.
- Pinnegar, J. K., Van der Kooij, J., Engelhard, G. H., Blanchard, J. L., Warr, K. J. & Righton, D. (2006). Small-scale variability in fish diet and whether or not this reflect local patterns of prey availability. *ICES CM2006/F :07*.
- Podani, J. (1999). Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon*, **48**(2) : 331–340.
- Polunin, N. V. C. & Pinnegar, J. K. (2002). Trophic ecology and the structure of marine food webs. *Chap. 14, pages 301–320 of* : Hart, Paul J B ;Reynolds, J. D. (ed), *Handbook of fish biology and fisheries – Volume I : Fish biology*. Blackwell science Ltd.
- R Development Core Team 2006. *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Rice, J. & Rochet, M.-J. (2005). A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 516–527.
- Rice, J. & Gislason, H. (1996). Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Science*, **53** : 1214–1225.

- Rochet, M.-J. & Trenkel, V. M. (2003). Which community indicators can measure the impact of fishing? a review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60** : 86–99.
- Rochet, M.-J., Péronnet, I. & Trenkel, V. M. (2002). An analysis of discards from the French trawler fleet in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **59** : 538–552.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V. M., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, j.-C., Morin, J., Poulard, J.-C., Schlaich, I., Souplet, A., Vérin, Y. & Bertrand, J. (2005). Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities : diagnostic off the coasts of France. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 1647–1664.
- Rochet, M.-J., Benoît, E. & Collie, J. S. (2009). Is selective fishing more harmful to marine communities than even exploitation? Theoretical investigations. *ICES CM/M :07*.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, **98**(1) : 156–162.
- Rousseeuw, P. J. (1987). Silhouettes - a graphical aid to the interpretation and validation of cluster-analysis. *Journal Of Computational and Applied Mathematics*, **20** : 53–65.
- Scharf, F. S., Juanes, F. & Rountree, R. A. (2000). Predator size–prey size relationships of marine fish predators : interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, **208** : 229–248.
- Scheffer, M., Carpenter, S. & de Young, B. (2005). Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**(11) : 579–581.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J. & Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 384–396.
- Sibbing, F. A. & Nagelkerke, L. A. J. (2001). Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **10**(4) : 393–437.

- Skogen, M. D. & Moll, A. (2000). Interannual variability of the North Sea primary production : comparison from two model studies. *Continental Shelf Research*, **20** : 129–151.
- Solow, A. R. & Duplisea, D. E. (2007). Testing for compensation in a multi-species community. *Ecosystems*, **10**(7) : 1034–1038.
- Sparholt, H. (1990). An estimate of the total biomass of fish in the North Sea. *Journal du Conseil International d'Exploration de la Mer*, **46**(2) : 200–210.
- Stoberrup, K. A., Inejih, C. A. O., Traoré, S., Monteiro, C., Amorim, P. & Erzini, K. (2005). Analysis of size spectra off northwest Africa : a useful indicator in tropical areas? *ICES Journal of Marine Science*, **62** : 424–429.
- Svanbäck, R. & Eklöv, P. (2004). Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency. *Functional Ecology*, **18** : 503–510.
- Tacon, A. G. J., Hasan, M. R. & Subasinghe, R. P. (2006). *Use of fishery resources as feed inputs to aquaculture development : trends and policy implications*. FAO Fisheries Circular. No.1018.
- Trenkel, V. M. & Rochet, M.-J. (2003). Performance of indicators derived from abundance estimates for detecting the impact of fishing on a fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **60** : 67–85.
- Trenkel, V. M., Pinnegar, J. K., Rochet, M.-J. & Rackham, B. D. (2004). Different surveys provide similar pictures of trends in a marine fish community but not of individual fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, **61**(3) : 351–362.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**(8) : 2290–2301.
- Votier, S. C., Bearhop, S., Fyfe, R. & Furness, R. W. (2008). Temporal and spatial variation in the diet of a marine top predator-links with commercial fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, **367** : 223–232.
- Wainwright, P. C. & Richard, B. A. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44** : 97–113.
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**(1) : 18–23.

- Walker, B. H. (1999). The Ecosystem Approach to Conservation : Reply to Goldstein. *Conservation Biology*, **13**(2) : 436–437.
- Ward-Campbell, B. M. S., Beamish, F. W. H. & Kongchaiya, C. (2005). Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology*, **67**(5) : 1266–1279.
- Wood, B. M. & Bain, M. B. (1995). Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52** : 1487–1498.
- Woodward, G., Ebenman, B., Ernmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**(7) : 402–409.
- Xie, S., Cui, Y. & Li, Z. (2001). Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology*, **58**(6) : 1714–1729.



---

# Annexes

## Sommaire

---

<b>Annexe I: Espèces échantillonnées . . . . .</b>	<b>194</b>
<b>Annexe II: Ajustements non linéaires . . . . .</b>	<b>196</b>
<b>Annexe III: Ajustements linéaires . . . . .</b>	<b>202</b>
<b>Annexe IV: Représentation graphique des ajustements . . .</b>	<b>208</b>

---

## Annexe I: Espèces échantillonnées

**Tableau A.1** – espèces retenues et nombre d'individus mesurés.

Les codes d'espèces sont ceux utilisés dans les données des campagnes EVHOE. Les lignes grisées indiquent une absence d'échantillon pour les espèces concernées

Codes	Noms latins	Individus mesurés
ARGESIL	<i>Argentina silus</i>	19
ARGESPH	<i>Argentina sphyraena</i>	33
ARNOIMP	<i>Arnoglossus imperialis</i>	27
CALMLYR	<i>Callionymus lyra</i>	30
CALMMAC	<i>Callionymus maculatus</i>	32
CAPOAPE	<i>Capros aper</i>	30
CHELCUC	<i>Aspitrigla cuculus</i>	33
CHELGUR	<i>Chelidonichthys gurnardus</i>	32
CLUPHAR	<i>Clupea harengus</i>	31
CONGCON	<i>Conger conger</i>	18
GADIARG	<i>Gadiculus argenteus</i>	30
GADUMOR	<i>Gadus morhua</i>	17
HIPGPLA	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	32
LEPIWHI	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	30
LEUCNAE	<i>Leucoraja naevus</i>	29
LIMDLIM	<i>Limanda limanda</i>	30
LOPHBUD	<i>Lophius budegassa</i>	30
LOPHPIS	<i>Lophius piscatorius</i>	30
MELAAEG	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	20
MERLMER	<i>Merluccius merluccius</i>	33
MERNMER	<i>Merlangius merlangus</i>	34
MICMPOU	<i>Micromesistius poutassou</i>	31
MICTKIT	<i>Microstomus kitt</i>	31
MICUVAR	<i>Microchirus variegatus</i>	31
MOLVMOL	<i>Molva molva</i>	8
SARDPIL	<i>Sardina pilchardus</i>	0
SCOMSCO	<i>Scomber scombrus</i>	32
SCYOCAN	<i>Scyliorhinus canicula</i>	30
SPRASPR	<i>Sprattus sprattus</i>	30
SQUAACA	<i>Squalus acanthias</i>	8
TRACTRA	<i>Trachurus trachurus</i>	33
TRISESM	<i>Trisopterus esmarkii</i>	31
TRISMIN	<i>Trisopterus minutus</i>	35
ZEUSFAB	<i>Zeus faber</i>	30



## Annexe II: Ajustements non linéaires

**Tableau A.2 – Résultats des ajustements non-linéaires pour chaque espèce, pour chaque relation.**

$db$  : profondeur du corps ;  $ls$  : longueur standard ;  $wb$  : largeur du corps ;  $ld$  : longueur de l'appareil digestif ;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés ;  $n$  : nombre d'individus.

Codes de significativité :  $n.s.$  :  $p > 0,1$  ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs) ;  $*$  :  $p \leq 0,05$  ;  $**$  :  $p \leq 0,01$  ;  $***$  :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$db \sim a \times ls^b$			$wb \sim a \times db^b$			$ld \sim a \times ls^b$		
	$a$	$b$ ( $\mathbf{H_0} : b = 0$ )	$\mathbf{H_0} : b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( $\mathbf{H_0} : b = 0$ )	$\mathbf{H_0} : b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( $\mathbf{H_0} : b = 0$ )	$\mathbf{H_0} : b = 1$ ( $n$ )
ARGESIL	0,308	0,899 ***	n.s. (19)	0,439	1,123 ***	. (19)	0,961	1,023 ***	n.s. (17)
ARGESPH	0,202	0,964 ***	n.s. (33)	0,487	1,101 ***	n.s. (33)	0,795	1,002 ***	n.s. (32)
ARNOIMP	0,0418	1,106 ***	n.s. (27)	6,028	0,951 ***	n.s. (27)	0,887	0,967 ***	n.s. (24)
CALMLYR	0,142	0,976 ***	n.s. (30)	1,571	1,067 ***	n.s. (30)	1,388	0,958 ***	n.s. (28)
CALMMAC	0,086	1,074 ***	n.s. (32)	3,071	0,781 ***	** (32)	0,709	1,072 ***	n.s. (32)
CAPOAPE	0,871	0,887 ***	*** (30)	0,202	1,132 ***	** (30)	0,253	1,403 ***	*** (29)
CHELCUC	0,142	1,075 ***	*** (33)	0,728	1,064 ***	** (33)	0,381	1,228 ***	*** (33)
CHELGUR	0,154	1,055 ***	* (32)	0,782	1,023 ***	n.s. (32)	0,934	1,031 ***	n.s. (32)
CLUPHAR	0,161	1,073 ***	* (31)	0,370	1,069 ***	* (31)	0,535	1,062 ***	. (30)
CONGCON	0,004 41	1,416 ***	*** (17)	1,197	0,981 ***	n.s. (18)	0,041	1,374 ***	. (17)
GADIARG	0,0649	1,273 ***	*** (30)	0,919	0,858 ***	*** (30)	0,569	0,995 ***	n.s. (16)
GADUMOR	0,204	1,032 ***	n.s. (17)	0,256	1,201 ***	n.s. (17)	0,330	1,225 ***	* (17)
HIPGPLA	0,052	1,091 ***	*** (32)	3,989	1,039 ***	n.s. (32)	0,369	1,201 ***	* (30)
LEPIWHI	0,0613	1,032 ***	n.s. (30)	5,655	0,964 ***	n.s. (30)	1,036	0,945 ***	n.s. (29)
LEUCNAE	0,131	0,868 ***	n.s. (29)	12,291	0,916 ***	n.s. (28)	0,320	1,063 ***	n.s. (29)
LIMDLIM	0,0299	1,225 ***	*** (30)	7,012	0,851 ***	*** (30)	0,207	1,337 ***	*** (30)
LOPHBUD	0,0457	1,211 ***	*** (30)	6,947	0,793 ***	*** (30)	1,322	0,984 ***	n.s. (29)

Tableau A.2 – (suite)

	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 0)	<b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 1 ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 0)	<b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 1 ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 0)	<b>H<sub>0</sub></b> : <i>b</i> = 1 ( <i>n</i> )
LOPHPIS	0,0833	1,119 ***	n.s. (30)	5,001	0,855 ***	* (30)	1,202	1,047 ***	n.s. (30)
MELAAEG	0,180	1,042 ***	n.s. (19)	0,495	1,046 ***	n.s. (19)	0,405	1,182 ***	. (20)
MERLMER	0,088	1,117 ***	*** (30)	0,758	1,017 ***	n.s. (30)	0,298	1,108 ***	n.s. (28)
MERNMER	0,146	1,071 ***	n.s. (34)	0,453	1,047 ***	n.s. (34)	0,726	1,030 ***	n.s. (32)
MICMPOU	0,0549	1,212 ***	** (31)	0,736	0,937 ***	n.s. (31)	0,357	1,152 ***	n.s. (27)
MICTKIT	0,0459	1,140 ***	* (31)	5,364	0,945 ***	n.s. (31)	0,106	1,447 ***	*** (31)
MICUVAR	0,0867	1,009 ***	n.s. (31)	3,565	1,044 ***	n.s. (31)	0,808	1,117 ***	n.s. (31)
MOLVMOL	0,0274	1,249 ***	* (8)	0,789	1,030 ***	n.s. (8)	0,119	1,345 ***	* (8)
SCOMSCO	0,103	1,098 ***	** (32)	0,529	1,069 ***	* (32)	1,518	0,952 ***	n.s. (32)
SCYOCAN	0,0734	1,055 ***	n.s. (29)	1,346	0,933 ***	n.s. (30)	0,924	0,933 ***	. (28)
SPRASPR	0,150	1,106 ***	* (30)	0,417	1,024 ***	n.s. (30)	0,344	1,152 ***	* (24)
SQUAACA	0,0755	1,083 ***	n.s. (8)	1,053	0,968 ***	n.s. (8)	1,587	0,865 ***	n.s. (8)
TRACTRA	0,320	0,931 ***	. (33)	0,333	1,152 ***	** (33)	0,299	1,199 ***	. (30)
TRISESM	0,110	1,139 ***	* (31)	0,628	0,939 ***	n.s. (31)	1,742	0,819 ***	n.s. (27)
TRISMIN	0,103	1,184 ***	*** (34)	0,551	0,974 ***	n.s. (34)	0,684	1,063 ***	n.s. (33)
ZEUSFAB	1,008	0,880 ***	*** (30)	0,182	1,107 ***	n.s. (30)	5,925	0,636 ***	*** (30)

**Tableau A.2 – (suite)**

$dp$  profondeur du pédoncule;  $db$  : profondeur du corps;  $lh$  : longueur de la tête;  $ls$  : longueur standard;  $lp$  : longueur de protrusion;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés;  $n$  : nombre d'individus. N.C. : non calculable.

Codes de significativité :  $n.s.$  :  $p > 0,1$ ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs); \* :  $p \leq 0,05$ ; \*\* :  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$dp \sim a \times db^b$			$lh \sim a \times ls^b$			$lp \sim a \times lh^b$		
	$a$	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$H_0 : b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$H_0 : b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$H_0 : b = 1$ ( $n$ )
ARGESIL	0,520	0,905 ***	. (19)	0,213	1,034 ***	n.s. (19)	0,001 75	1,754 ***	. (19)
ARGESPH	0,565	0,885 ***	* (33)	0,462	0,888 ***	*** (33)	0,470	0 (n.s.)	
ARNOIMP	2,135	0,801 ***	* (27)	0,373	0,913 ***	** (27)	5,385	0 (n.s.)	
CALMLYR	0,327	1,018 ***	n.s. (30)	0,0736	1,238 ***	*** (30)	0,0397	1,127 ***	n.s. (30)
CALMMAC	0,529	0,812 ***	** (32)	0,302	0,933 ***	. (32)	1,694	0 (.)	
CAPOAPE	0,150	1,074 ***	* (30)	0,579	0,915 ***	*** (30)	0,0982	1,334 ***	. (29)
CHELCUC	0,305	0,885 ***	*** (33)	0,318	0,988 ***	n.s. (33)	1,361	0 (n.s.)	
CHELGUR	0,158	1,062 ***	** (32)	0,389	0,947 ***	** (32)	1,319	0 (n.s.)	
CLUPHAR	0,798	0,774 ***	*** (31)	0,623	0,817 ***	*** (31)	0,0457	1,262 ***	n.s. (31)
CONGCON				0,132	1,024 ***	n.s. (17)	N.C.	N.C.	N.C.
GADIARG	0,574	0,772 ***	*** (30)	0,280	1,017 ***	n.s. (28)	0,0281	1,456 ***	n.s. (27)
GADUMOR	0,488	0,846 ***	* (17)	0,416	0,949 ***	* (17)	N.C.	N.C.	N.C.
HIPGPLA	1,527	0,827 ***	*** (32)	0,388	0,907 ***	*** (32)	0,116	1,172 ***	. (32)
LEPIWHI	1,317	0,908 ***	* (30)	0,302	1,000 ***	n.s. (30)	0,0776	1,175 ***	n.s. (30)
LEUCNAE				0,206	1,045 ***	* (29)	N.C.	N.C.	N.C.
LIMDLIM	1,941	0,787 ***	*** (30)	0,367	0,929 ***	* (30)	0,148	0,909 ***	n.s. (30)
LOPHBUD	0,623	0,782 ***	*** (30)	0,446	0,958 ***	* (30)	0,704	0,676 ***	. (29)
LOPHPIS	0,455	0,852 ***	*** (30)	0,521	0,935 ***	** (30)	0,465	0,818 ***	n.s. (30)
MELAAEG	0,292	0,931 ***	. (19)	0,391	0,945 ***	* (20)	N.C.	N.C.	N.C.
MERLMER	0,349	0,902 ***	* (27)	0,401	0,940 ***	*** (33)	6 $\cdot 10^{-05}$	2,281 ***	* (33)

Tableau A.2 – (suite)

	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )
MERNMER	0,402	0,888 ***	*** (34)	0,341	0,962 ***	* (34)	N.C.	N.C.	N.C.
MICMPOU	0,750	0,745 ***	*** (31)	0,307	0,973 ***	n.s. (31)	$4,58 \cdot 10^{-05}$	2,844 ***	*** (31)
MICTKIT	2,008	0,811 ***	*** (31)	0,360	0,884 ***	* (31)	1,974	0 (.)	
MICUVAR	0,898	1,063 ***	n.s. (31)	0,314	0,922 ***	* (31)	N.C.	N.C.	N.C.
MOLVMOL	1,148	0,746 ***	** (8)	0,302	0,956 ***	* (8)	N.C.	N.C.	N.C.
SCOMSCO	0,210	0,909 ***	* (32)	0,714	0,814 ***	*** (32)	2,347	0 (n.s.)	
SCYOCAN	0,764	0,779 ***	*** (29)	0,116	1,068 ***	* (29)	N.C.	N.C.	N.C.
SPRASPR	0,579	0,873 ***	** (30)	0,450	0,864 ***	** (30)	0,210	0,840 **	n.s. (30)
SQUAACA	0,286	0,917 ***	n.s. (8)	0,492	0,874 ***	* (8)	N.C.	N.C.	N.C.
TRACTRA	0,189	0,922 ***	. (33)	0,256	1,021 ***	n.s. (33)	0,128	1,034 ***	n.s. (33)
TRISESM	0,357	0,875 ***	* (31)	0,335	0,947 ***	* (31)	0,002 31	2,054 ***	* (31)
TRISMIN	0,327	0,871 ***	*** (34)	0,340	0,941 ***	** (34)	$1,11 \cdot 10^{-06}$	3,730 ***	* (34)
ZEUSFAB	0,167	0,974 ***	n.s. (30)	0,499	0,958 ***	* (30)	0,230	1,092 ***	n.s. (30)

**Tableau A.2** – (suite)

$lp$  : longueur de protrusion ;  $loc$  : longueur de l'œil ;  $ls$  : longueur standard ;  $lh$  : longueur de la tête ;  $lh$  : longueur de la tête ;  $cfar$  : rapport d'aspect de la nageoire caudale ;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés ;  $n$  : nombre d'individus.

Codes de significativité : *n.s.* :  $p > 0,1$  ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs) ; \* :  $p \leq 0,05$  ; \*\* :  $p \leq 0,01$  ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$loc \sim a \times ls^b$			$loc \sim a \times lh^b$			$cfar \sim a \times ls^b$		
	$a$	$b$ ( <b>Ho</b> : $b = 0$ )	<b>Ho</b> : $b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( <b>Ho</b> : $b = 0$ )	<b>Ho</b> : $b = 1$ ( $n$ )	$a$	$b$ ( <b>Ho</b> : $b = 0$ )	<b>Ho</b> : $b = 1$ ( $n$ )
ARGESIL	0,0374	1,154 ***	* (19)	0,207	1,119 ***	* (19)	2,427	0 (n.s.)	
ARGESPH	0,123	0,911 ***	. (31)	0,265	1,033 ***	n.s. (31)	0,0751	0,669 ***	* (29)
ARNOIMP	0,0732	0,987 ***	n.s. (27)	0,203	1,094 ***	n.s. (27)	0,0914	0,446 *	** (22)
CALMLYR	0,412	0,667 ***	*** (30)	1,590	0,554 ***	*** (30)	0,257	0,254 **	*** (30)
CALMMAC	0,330	0,710 ***	*** (32)	0,813	0,765 ***	*** (32)	0,0895	0,454 *	* (29)
CAPOAPE	0,142	0,998 ***	n.s. (30)	0,266	1,083 ***	. (30)	0,165	0,279 ***	*** (28)
CHELCUC	0,116	0,943 ***	n.s. (33)	0,341	0,960 ***	n.s. (33)	0,102	0,543 ***	*** (33)
CHELGUR	0,207	0,804 ***	*** (32)	0,475	0,840 ***	*** (32)	0,628	0,199 **	*** (32)
CLUPHAR	0,272	0,700 ***	*** (31)	0,407	0,858 ***	*** (31)	0,262	0,433 ***	*** (30)
CONGCON	0,147	0,704 ***	*** (17)	0,652	0,666 ***	*** (18)			
GADIARG	0,0587	1,139 ***	** (27)	0,289	1,070 ***	n.s. (27)	0,803	0 (n.s.)	
GADUMOR	0,488	0,629 ***	*** (17)	0,873	0,663 ***	*** (17)	1,617	0 (n.s.)	
HIPGPLA	0,324	0,675 ***	*** (32)	0,632	0,754 ***	*** (32)	0,0488	0,542 ***	*** (29)
LEPIWHI	0,541	0,641 ***	*** (29)	1,223	0,630 ***	*** (29)	0,0515	0,537 ***	*** (27)
LEUCNAE	0,144	0,791 ***	** (19)	0,412	0,789 ***	*** (19)			
LIMDLIM	0,143	0,858 ***	. (30)	0,335	0,945 ***	n.s. (30)	0,174	0,321 **	*** (30)
LOPHBUD	0,0866	0,972 ***	n.s. (8)	0,134	1,102 ***	n.s. (8)	0,257	0,206 ***	*** (29)
LOPHPIS	0,099	0,946 **	n.s. (7)	0,157	1,063 ***	n.s. (7)	0,212	0,222 ***	*** (30)
MELAAEG	0,535	0,643 ***	*** (20)	1,006	0,683 ***	*** (20)	0,301	0,283 **	*** (20)
MERLMER	0,394	0,636 ***	*** (31)	0,750	0,671 ***	*** (31)	0,0723	0,429 ***	*** (31)



Tableau A.2 – (suite)

	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )	<i>a</i>	<i>b</i> ( <b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 0</b> )	<b>H<sub>0</sub> : <i>b</i> = 1</b> ( <i>n</i> )
MERNMER	0,321	0,697 ***	*** (34)	0,705	0,723 ***	*** (34)	0,0985	0,437 ***	*** (33)
MICMPOU	0,0763	0,991 ***	n.s. (30)	0,253	1,019 ***	n.s. (30)	0,984	0 (.)	
MICTKIT	0,419	0,633 ***	*** (31)	0,780	0,746 ***	*** (31)	0,421	0,227 *	*** (31)
MICUVAR	0,173	0,741 ***	*** (31)	0,466	0,786 ***	** (31)	0,0695	0,486 ***	*** (31)
MOLVMOL	0,215	0,730 ***	** (8)	0,544	0,761 ***	** (8)	1,224	0 (n.s.)	
SCOMSCO	0,575	0,570 ***	*** (32)	0,740	0,697 ***	*** (32)	3,206	0 (.)	
SCYOCAN	0,159	0,752 ***	* (12)	0,677	0,724 ***	* (12)	0,746	0,113 **	*** (29)
SPRASPR	0,312	0,655 ***	*** (30)	0,553	0,769 ***	*** (30)	1,796	0 (n.s.)	
SQUAACA	16,833	0 (n.s.)		16,833	0 (n.s.)		2,011	0 (n.s.)	
TRACTRA	0,115	0,925 ***	. (33)	0,390	0,909 ***	* (33)	1,387	0,128 *	*** (32)
TRISESM	0,104	0,937 ***	n.s. (31)	0,293	1,001 ***	n.s. (31)	0,147	0,360 *	*** (31)
TRISMIN	0,0856	0,990 ***	n.s. (34)	0,281	1,036 ***	n.s. (34)	0,365	0,210 *	*** (34)
ZEUSFAB	0,538	0,642 ***	*** (30)	0,785	0,689 ***	*** (30)	0,0578	0,514 ***	*** (28)

## Annexe III: Ajustements linéaires

**Tableau A.3 – Résultats des ajustements linéaires par espèce, par relation (cas où le  $b = 1$  lors des ajustements non-linéaires).**  
 emphdb : profondeur du corps;  $ls$  : longueur standard;  $wb$  : largeur du corps;  $ld$  : longueur de l'appareil digestif;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés;  $n$  : nombre d'individus.

Codes de significativité : *n.s.* :  $p > 0,1$ ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs); \* :  $p \leq 0,05$ ; \*\* :  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$db \sim a + b \cdot ls$			$wb \sim a + b \cdot db$			$ld \sim a + b \cdot ls$		
	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$
ARGESIL	3,383 (n.s.)	0,163 (***)	0,912	-3,113 (.)	0,773 (***)	0,949	-5,804 (n.s.)	1,113 (***)	0,893
ARGESPH	0,455 (n.s.)	0,165 (***)	0,925	-1,300 (n.s.)	0,730 (***)	0,935	-1,841 (n.s.)	0,815 (***)	0,874
ARNOIMP	-0,807 (n.s.)	0,0763 (***)	0,895	1,579 (n.s.)	5,236 (***)	0,887	2,953 (n.s.)	0,732 (***)	0,715
CALMLYR	0,239 (n.s.)	0,124 (***)	0,969	-2,024 (n.s.)	2,033 (***)	0,972	8,038 (n.s.)	1,066 (***)	0,734
CALMMAC	-0,875 (n.s.)	0,130 (***)	0,869				-6,771 (n.s.)	1,056 (***)	0,803
CAPOAPE									
CHELCUC									
CHELGUR				-1,362 (n.s.)	0,889 (***)	0,976	-8,786 (n.s.)	1,152 (***)	0,938
CLUPHAR							-6,555 (.)	0,775 (***)	0,975
CONGCON				0,923 (n.s.)	1,090 (***)	0,988	-98,350 (n.s.)	0,645 (***)	0,755
GADIARG							1,360 (n.s.)	0,542 (***)	0,874
GADUMOR	-6,870 (n.s.)	0,261 (***)	0,942	-23,024 (n.s.)	0,861 (***)	0,859			
HIPGPLA				-1,669 (n.s.)	4,550 (***)	0,990			
LEPIWHI	-0,536 (n.s.)	0,0755 (***)	0,978	2,433 (n.s.)	4,929 (***)	0,978	2,177 (n.s.)	0,744 (***)	0,886
LEUCNAE	2,715 (n.s.)	0,0521 (***)	0,778	16,597 (n.s.)	8,699 (***)	0,789	-7,051 (n.s.)	0,485 (***)	0,945
LIMDLIM									
LOPHBUD							15,264 (n.s.)	1,157 (***)	0,795

Tableau A.3 – (suite)

	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$
LOPHPIS	-4,308 (n.s.)	0,183 (***)	0,924				-14,872 (n.s.)	1,635 (***)	0,885
MELAAEG	-2,764 (n.s.)	0,239 (***)	0,981	-2,007 (n.s.)	0,635 (***)	0,983	-57,549 (n.s.)	1,355 (***)	0,870
MERLMER				-0,727 (n.s.)	0,827 (***)	0,983	-2,891 (n.s.)	0,582 (***)	0,791
MERNMER	-2,129 (n.s.)	0,225 (***)	0,954	-0,978 (n.s.)	0,567 (***)	0,970	-5,856 (n.s.)	0,882 (***)	0,884
MICMPOU				1,169 (n.s.)	0,554 (***)	0,930	-10,914 (n.s.)	0,856 (***)	0,738
MICTKIT				3,942 (n.s.)	4,331 (***)	0,943			
MICUVAR	-0,0684 (n.s.)	0,091 (***)	0,944	-2,059 (n.s.)	4,150 (***)	0,959	-18,749 (n.s.)	1,574 (***)	0,766
MOLVMOL				-0,632 (n.s.)	0,911 (***)	0,970			
SCOMSCO							11,876 (n.s.)	1,113 (***)	0,908
SCYOCAN	-2,376 (n.s.)	0,108 (***)	0,972	2,481 (n.s.)	0,980 (***)	0,960	9,097 (n.s.)	0,591 (***)	0,973
SPRASPR				-0,191 (n.s.)	0,459 (***)	0,979			
SQUAACA	-5,615 (n.s.)	0,138 (***)	0,954	2,372 (n.s.)	0,886 (***)	0,938	52,958 (n.s.)	0,578 (***)	0,948
TRACTRA	2,565 (.)	0,208 (***)	0,968				-26,305 (.)	1,000 (***)	0,887
TRISESM				0,876 (n.s.)	0,480 (***)	0,931	16,619 (n.s.)	0,589 (***)	0,471
TRISMIN				0,592 (n.s.)	0,486 (***)	0,968	-6,531 (n.s.)	0,985 (***)	0,878
ZEUSFAB				-5,178 (n.s.)	0,349 (***)	0,874			

**Tableau A.3** – (suite)

$dp$  profondeur du pédoncule;  $db$  : profondeur du corps;  $lh$  : longueur de la tête;  $ls$  : longueur standard;  $lp$  : longueur de protrusion;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés;  $n$  : nombre d'individus.

Codes de significativité : *n.s.* :  $p > 0,1$ ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs); \* :  $p \leq 0,05$ ; \*\* :  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$dp \sim a + b \cdot db$			$lh \sim a + b \cdot ls$			$lp \sim a + b \cdot lh$		
	$a$ ( $\mathbf{H}_0 : a = 0$ )	$b$ ( $\mathbf{H}_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $\mathbf{H}_0 : a = 0$ )	$b$ ( $\mathbf{H}_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $\mathbf{H}_0 : a = 0$ )	$b$ ( $\mathbf{H}_0 : b = 0$ )	$r^2$
ARGESIL	1,197 (n.s.)	0,335 (***)	0,946	-1,707 (n.s.)	0,264 (***)	0,993	-1,214 (.)	0,061 (***)	0,628
ARGESPH									
ARNOIMP									
CALMLYR	-0,124 (n.s.)	0,351 (***)	0,974				0,0688 (n.s.)	0,0631 (***)	0,468
CALMMAC				1,465 (.)	0,207 (***)	0,960			
CAPOAPE							-3,176 (*)	0,422 (***)	0,829
CHELCUC				0,404 (n.s.)	0,297 (***)	0,996			
CHELGUR									
CLUPHAR							-1,105 (n.s.)	0,149 (***)	0,528
CONGCON				-2,915 (n.s.)	0,159 (***)	0,984			
GADIARG				-0,770 (n.s.)	0,310 (***)	0,972	-1,198 (n.s.)	0,174 (***)	0,466
GADUMOR									
HIPGPLA							-1,061 (.)	0,246 (***)	0,893
LEPIWHI				-0,185 (n.s.)	0,303 (***)	0,992	-1,083 (n.s.)	0,186 (***)	0,731
LEUCNAE									
LIMDLIM							0,301 (n.s.)	0,0981 (***)	0,698
LOPHBUD							4,176 (.)	0,112 (***)	0,377
LOPHPIS							3,981 (n.s.)	0,158 (***)	0,570
MELAAEG	1,112 (*)	0,201 (***)	0,976						
MERLMER									

Tableau A.3 – (suite)

	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$
MERNMER									
MICMPOU				1,483 (n.s.)	0,258 (***)	0,990			
MICTKIT									
MICUVAR	-0,832 (n.s.)	1,123 (***)	0,938						
MOLVMOL									
SCOMSCO									
SCYOCAN									
SPRASPR							0,314 (n.s.)	0,113 (**)	0,256
SQUAACA	1,201 (n.s.)	0,183 (***)	0,939						
TRACTRA	0,361 (n.s.)	0,132 (***)	0,956	-1,054 (n.s.)	0,292 (***)	0,992	-0,409 (n.s.)	0,153 (***)	0,743
TRISESM									
TRISMIN									
ZEUSFAB	0,101 (n.s.)	0,146 (***)	0,988				-1,904 (n.s.)	0,375 (***)	0,818

**Tableau A.3** – (suite)

$lp$  : longueur de protrusion ;  $loc$  : longueur de l'œil ;  $ls$  : longueur standard ;  $lh$  : longueur de la tête ;  $lh$  : longueur de la tête ;  $a$  et  $b$  sont les paramètres estimés ;  $n$  : nombre d'individus.

Codes de significativité : *n.s.* :  $p > 0,1$  ;  $\cdot$  :  $p \leq 0,1$  (non significatifs) ; \* :  $p \leq 0,05$  ; \*\* :  $p \leq 0,01$  ; \*\*\* :  $p \leq 0,001$ .

Relations	$loc \sim a + b \cdot ls$			$loc \sim a + b \cdot lh$		
	$a$ ( $\mathbf{H}_0 : a = 0$ )	$b$ ( $\mathbf{H}_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $\mathbf{H}_0 : a = 0$ )	$b$ ( $\mathbf{H}_0 : b = 0$ )	$r^2$
ARGESIL						
ARGESPH	1,003 (*)	0,0721 (***)	0,951	-0,268 (n.s.)	0,307 (***)	0,967
ARNOIMP	-0,0371 (n.s.)	0,0692 (***)	0,880	-0,843 (n.s.)	0,309 (***)	0,915
CALMLYR						
CALMMAC						
CAPOAPE	-0,115 (n.s.)	0,142 (***)	0,977	-0,892 (*)	0,385 (***)	0,973
CHELCUC	0,513 (n.s.)	0,0837 (***)	0,956	0,344 (n.s.)	0,283 (***)	0,969
CHELGUR						
CLUPHAR						
CONGCON						
GADIARG				-0,613 (n.s.)	0,388 (***)	0,922
GADUMOR						
HIPGPLA						
LEPIWHI						
LEUCNAE						
LIMDLIM	1,046 (.)	0,0632 (***)	0,870	0,425 (n.s.)	0,263 (***)	0,920
LOPHBUD	0,328 (n.s.)	0,073 (***)	0,985	-0,756 (n.s.)	0,217 (***)	0,965
LOPHPIS	0,503 (n.s.)	0,072 (***)	0,893	-0,806 (n.s.)	0,217 (***)	0,930
MELAAEG						
MERLMER						

Tableau A.3 – (suite)

	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$	$a$ ( $H_0 : a = 0$ )	$b$ ( $H_0 : b = 0$ )	$r^2$
MERNMER						
MICMPOU	0,101 (n.s.)	0,0721 (***)	0,943	-0,322 (n.s.)	0,280 (***)	0,959
MICTKIT						
MICUVAR						
MOLVMOL						
SCOMSCO						
SCYOCAN						
SPRASPR						
SQUAACA						
TRACTRA	0,993 (.)	0,0722 (***)	0,952			
TRISESM	0,698 (n.s.)	0,071 (***)	0,904	0,0246(n.s.)	0,294 (***)	0,944
TRISMIN	0,112 (n.s.)	0,0806 (***)	0,963	-0,529 (n.s.)	0,335 (***)	0,954
ZEUSFAB						

## Annexe IV: Représentation graphique des ajustements

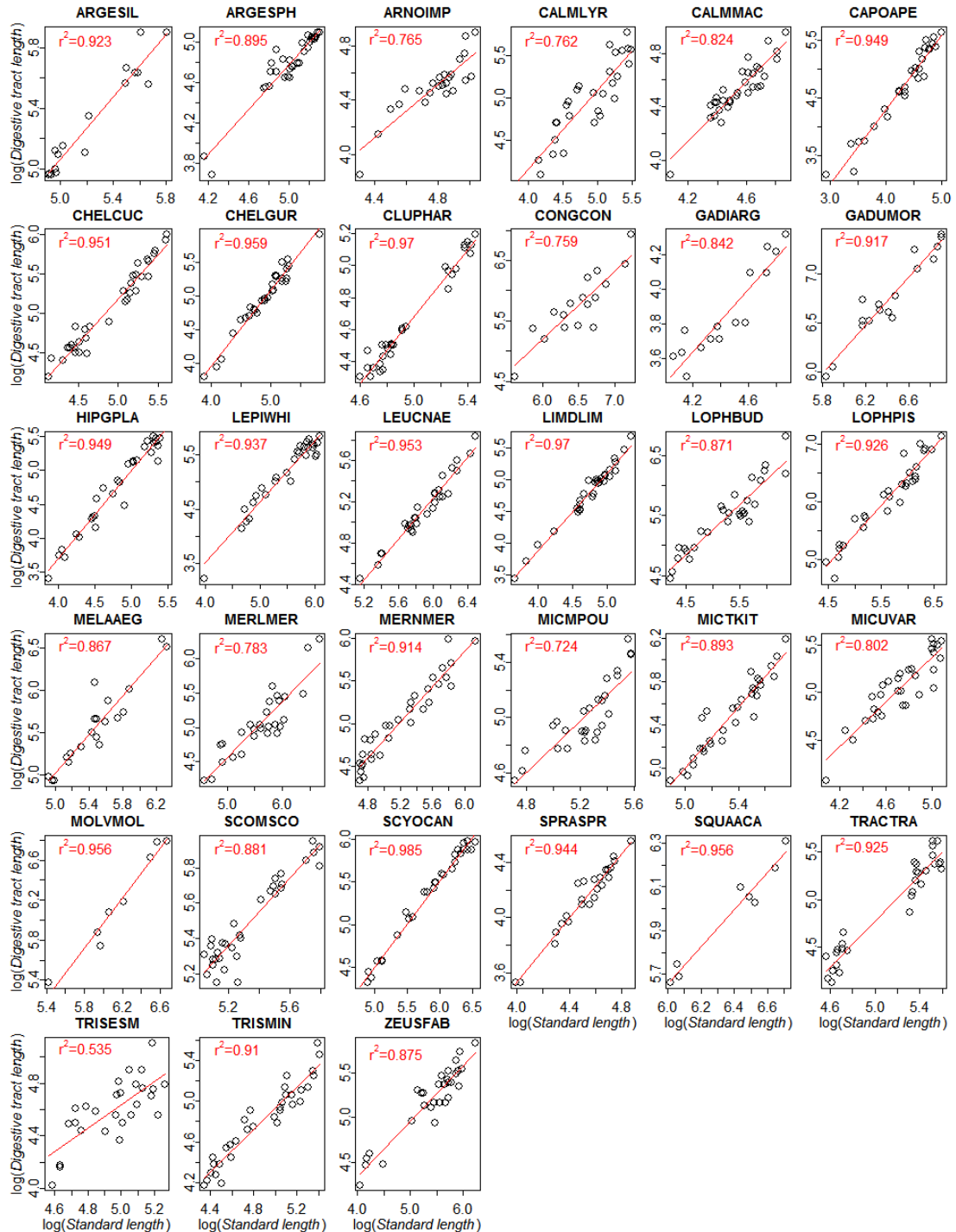
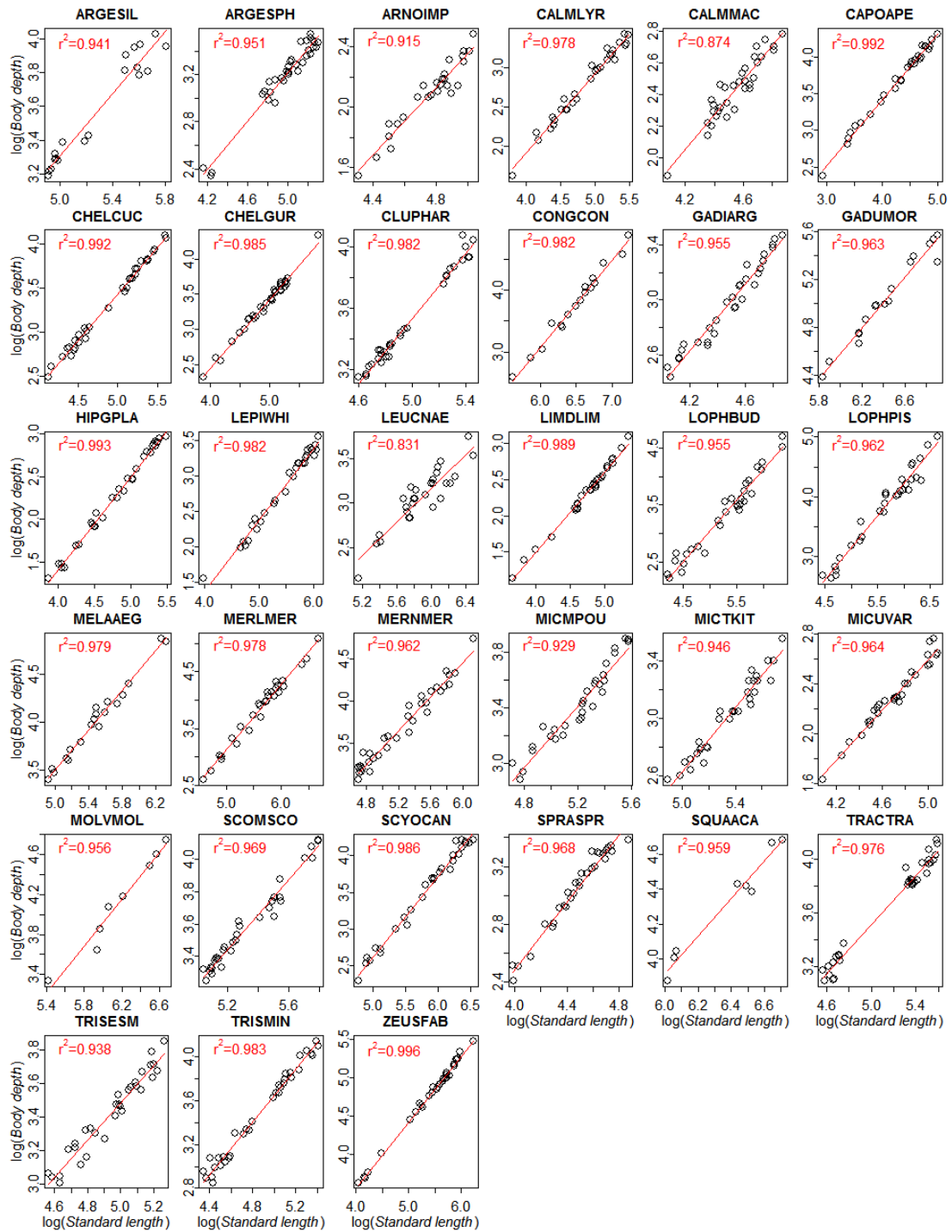


Figure A.1 – Ajustements par espèce de la relation entre la longueur de l'appareil digestif et la longueur standard (données log-transformées)

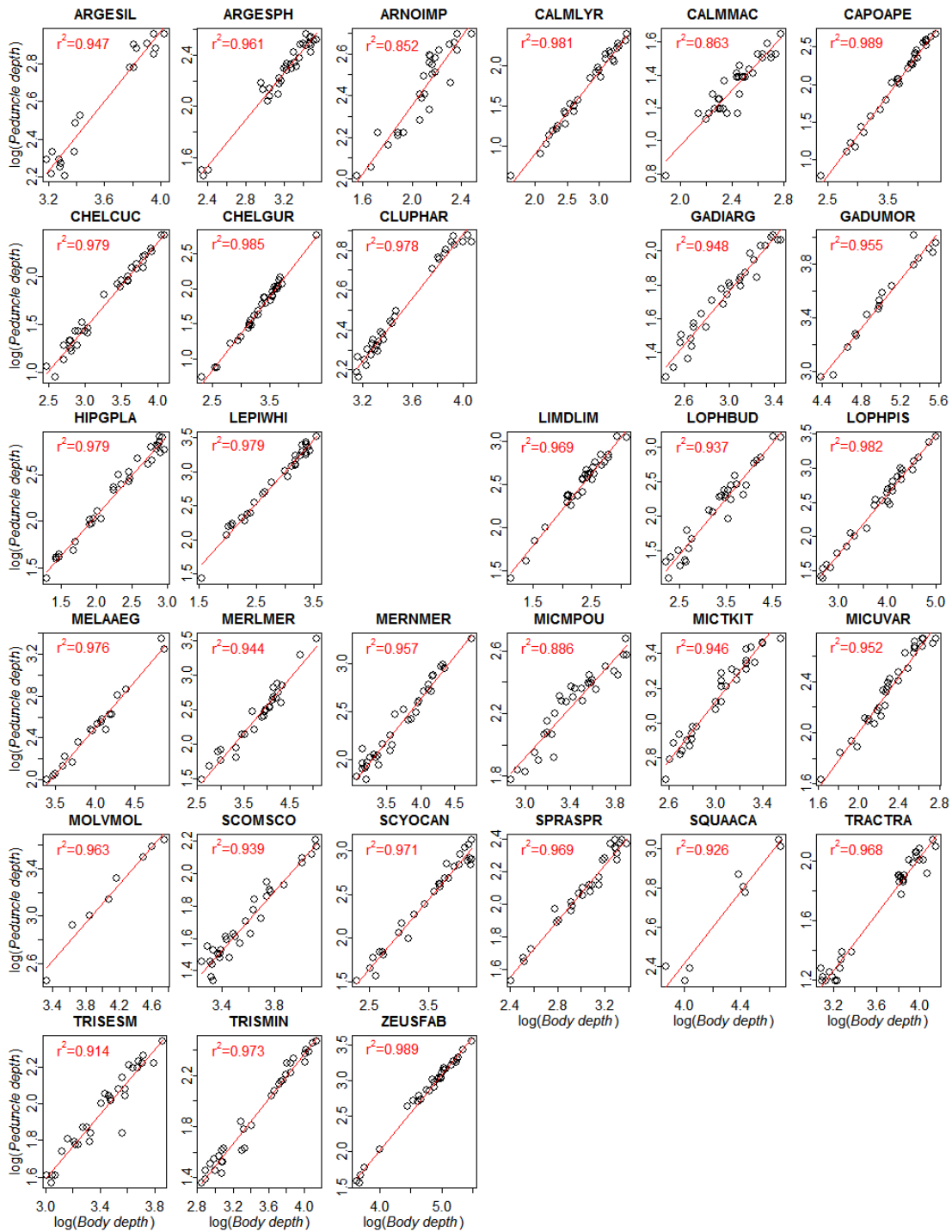




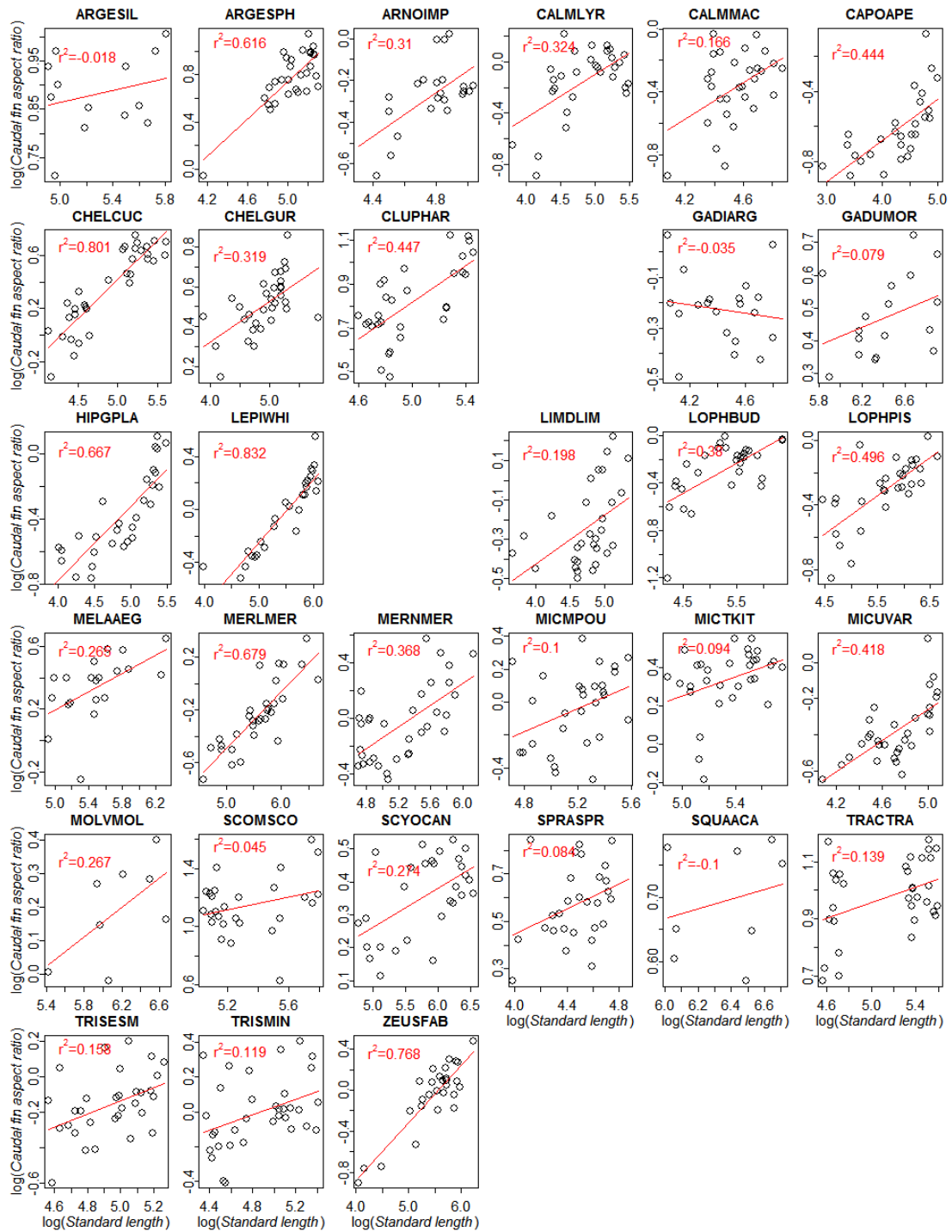
**Figure A.2** – Ajustements par espèce de la relation entre la longueur de la tête et la longueur standard (données log-transformées)



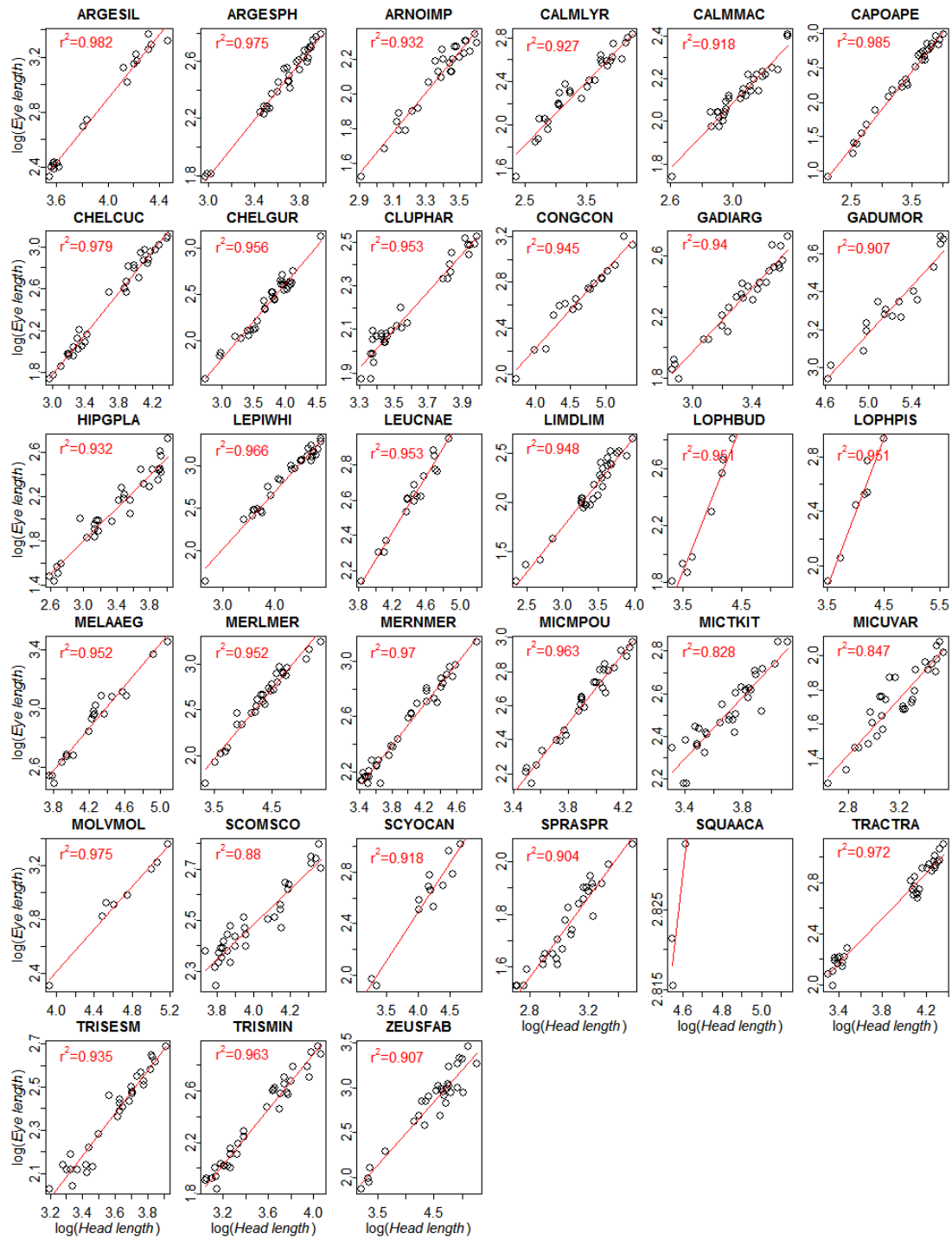
**Figure A.3** – Ajustements par espèce de la relation entre la hauteur du corps et la longueur standard (données log-transformées)



**Figure A.4** – Ajustements par espèce de la relation entre l'épaisseur du pédoncule caudal et la hauteur du corps (données log-transformées)



**Figure A.5** – Ajustements par espèce de la relation entre l'indice de forme de la nageoire caudale et la longueur standard (données log-transformées).



**Figure A.6** – Ajustements par espèce de la relation entre la longueur de l’œil et la longueur de la tête (données log-transformées)





## Résumé

La dynamique de groupes fonctionnels dans une communauté peut permettre de mieux comprendre les impacts d'une perturbation sur le fonctionnement du système. Nous nous attendons en particulier à ce que les groupes fonctionnels répondent différemment à la pression de pêche, en fonction de leur exposition directe et de leurs interactions (effets indirects).

Une méthode basée sur une approche écomorphologique a été développée, en se focalisant sur les fonctions de prédation, pour définir des groupes fonctionnels basés sur la taille *et* l'espèce des individus, dans la communauté – taxonomiquement riche – de poissons démersaux de mer Celtique. Onze traits fonctionnels ont été décrits pour 930 individus couvrant les gammes de taille de 33 espèces. Ces traits ont été utilisés pour définir 12 groupes fonctionnels. La composition de ces groupes fonctionnels dépend à la fois de la taille et de l'espèce des individus. Les effets de la taille sont révélés par des différences de tailles entre groupes et des changements ontogéniques d'appartenance aux groupes au sein de sept espèces. Les effets de la taxonomie sont révélés par le fait que plusieurs espèces sont assignées à un unique groupe en dépit de leur importante gamme de taille et par des différences inter-spécifiques de tailles au sein des groupes fonctionnels. La comparaison des régimes alimentaires des groupes fonctionnels montre que les prédictions basées sur la morphologie expliquent entre 40% et 56% de la variance du régime alimentaire. Celle-ci est nettement supérieure à la variance expliquée par autant de groupes de taille (26% à 36%), ce qui suggère la pertinence de l'approche pour décrire les fonctions de prédation potentielles dans une communauté de poissons.

Cette classification a permis d'estimer des séries chronologiques de biomasse de groupes fonctionnels de prédation en mer Celtique. Celles-ci ont été utilisées pour caractériser l'effet de la pêche sur le fonctionnement de la communauté.

Un indice de proportion de biomasse prélevée par la pêche montre de fortes disparités dans l'exposition directe à la pression de pêche, parmi les groupes fonctionnels de prédation. Les effets de la pêche sur les dynamiques temporelles des groupes fonctionnels ont été testés à trois niveaux : *(i)* nous montrons des effets directs de la pêche sur le fonctionnement de la communauté, mis en évidence par des similitudes dans les dynamiques temporelles des groupes les plus exposés à la pêche, *(ii)* la caractérisation des relations proie-prédateur montre l'absence de contrôle *top-down* mais des signes de contrôle *bottom-up*, suggérant un faible impact indirect de la pression de pêche sur les bas niveaux trophiques et *(iii)* l'absence dans la plupart des groupes de prédation mixtes – du point de vue de l'exposition à la pêche des espèces qui les composent – de phénomène de compensation écologique suggère une résilience limitée en cas de perturbation. Les groupes de grands prédateurs semblent les plus exposés à la pêche mais certains groupes de petits invertivores paraissent également fortement exposés. Toutefois, l'absence de contrôle *top-down* suggère une bonne résilience du système.

Les mêmes analyses ont été effectuées pour la mer du Nord. 710 individus couvrant les gammes de taille de 22 espèces ont été utilisés pour définir sept groupes fonctionnels gouvernés par la taille et la taxonomie. Les indices d'exposition à la pêche montrent de fortes disparités entre groupes fonctionnels, mais également des variations sensibles de l'exposition d'un même groupe au cours du temps. Les effets de la pêche sur les dynamiques temporelles des groupes fonctionnels ont également été testés à trois niveaux : *(i)* nous montrons des effets directs de la pêche sur le fonctionnement de la communauté, mis en évidence par des similitudes dans les dynamiques temporelles des groupes les plus exposés à la pêche, *(ii)* la caractérisation des relations proie-prédateur montre des signes de contrôle *top-down* dans trois des quatre cas testés, suggérant des effets en cascade de la pression de pêche sur les bas niveaux trophiques et *(iii)* l'absence au sein des groupes de prédation mixtes – du point de vue de l'exposition à la pêche – de phénomène de compensation écologique mais l'occurrence de phénomènes de synchronisme qui suggèrent une résilience limitée en cas de perturbation. La communauté de poissons démersaux de mer du Nord paraît propice à des effets indirects de la pêche et semble vulnérable aux perturbations, dont celles liées à la pêche, plusieurs groupes de petits invertivores y étant eux-mêmes fortement exposés de façon directe.