

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

Spécialité : Fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés

Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences,
Environnement

présentée par

Franck Ferraton

Écologie trophique

des juvéniles de merlu (*Merluccius merluccius*) dans le golfe du Lion :

Implications biologiques de la variabilité spatio-temporelle des ressources
alimentaires exploitées dans les zones de nurserie

Soutenue le 10 décembre 2007 devant le jury composé de :

Catherine Aliaume , Professeur, Université Montpellier II	Examinatrice
Thang Do Chi , Professeur, Université Montpellier II	Directeur de thèse
Daniel Gerdeaux , Directeur de recherche INRA, Thonon-les-Bains	Rapporteur
Mireille Harmelin-Vivien , Directeur de recherche CNRS, Marseille	Directrice de thèse
Yves Letourneur , Maître de conférences, Université Aix-Marseille II	Examineur
Capucine Mellon-Duval , Cadre de recherche IFREMER, Sète	Directrice scientifique
Nicholas Polunin , Professeur, Université Newcastle	Rapporteur



UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

Spécialité : Fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés

Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences,
Environnement

présentée par

Franck Ferraton

Écologie trophique

des juvéniles de merlu (*Merluccius merluccius*) dans le golfe du Lion :

Implications biologiques de la variabilité spatio-temporelle des ressources
alimentaires exploitées dans les zones de nurserie



UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC



Soutenue le 10 décembre 2007 devant le jury composé de :

Catherine Aliaume , Professeur, Université Montpellier II	Examinatrice
Thang Do Chi , Professeur, Université Montpellier II	Directeur de thèse
Daniel Gerdeaux , Directeur de recherche INRA, Thonon-les-Bains	Rapporteur
Mireille Harmelin-Vivien , Directeur de recherche CNRS, Marseille	Directrice de thèse
Yves Letourneur , Maître de conférences, Université Aix-Marseille II	Examinateur
Capucine Mellon-Duval , Cadre de recherche IFREMER, Sète	Directrice scientifique
Nicholas Polunin , Professeur, Université Newcastle	Rapporteur

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier l'IFREMER et la RÉGION LANGUEDOC-ROUSSILLON qui sont les deux co-financeurs incontournables à la réalisation de ce travail.

Je souhaite également exprimer ma reconnaissance à Jean-Claude Sauvagnargues, directeur de la station IFREMER de Sète, à Jean-Pierre Hallier et Philippe Cury les directeurs successifs du Centre de Recherche Halieutique, ainsi que Gildas Le Corre, directeur du laboratoire ressources halieutiques de l'IFREMER, pour m'avoir accueilli au sein de leur structure de recherche et d'avoir permis la réalisation de cette thèse.

Je remercie sincèrement Daniel Gerdeaux et Nicholas Polunin qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs de cette thèse, et particulièrement pour la rapidité avec laquelle ils ont lu mon manuscrit, l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail ainsi que la pertinence de leurs critiques. Je leur sais gré d'avoir accepté ce rôle malgré la charge de travail que cela représente. Merci également aux autres membres du jury qui ont accepté de juger ce travail en dépit d'emplois du temps fort chargés : Catherine Aliaume et Yves Letourneur.

Je n'aurais pu mener à bien ces quatre années de thèse sans l'immense soutien tant professionnel que moral de Mireille Harmelin-Vivien et de Capucine Mellon-Duval. Ces quelques lignes me permettent ainsi d'exprimer toute ma gratitude et ma sympathie à vous deux qui m'avez encadré et aiguillé tout au long de ma thèse. Grâce à vos conseils, votre gentillesse et votre dynamisme, j'ai pu effectuer ce travail dans d'excellentes conditions. Je vous serai éternellement reconnaissant de m'avoir tant soutenu et de m'avoir fait confiance à des moments où je doutais tant d'y arriver. Je ne vous remercierai jamais assez pour toute l'aide que vous m'avez apporté et pour toute la patience dont vous avez fait preuve à mon égard. Merci également pour votre disponibilité, votre humanité et tout ce que vous m'avez appris au cours de ces quatre années. Capucine et Mireille, je vous remercie aussi d'avoir créé un environnement scientifique particulièrement riche autour de cette thèse en ayant initié le projet Merlumed, caractérisé par une dynamique de recherche on ne peut plus stimulante.

Je tiens également à remercier Thang Do Chi pour avoir accepté cette co-direction de thèse, pour son accueil chaleureux et le temps qu'il a bien voulu me consacrer au cours de ces quatre années.

Je souhaite aussi remercier Alexandre Romaña et Jean-François Cadiou, responsables du programme PIM-MEDICIS, pour leur soutien au projet Merlumed, et les moyens supplémentaires dont a bénéficié ce projet grâce à leur travail.

Ce travail de thèse n'aurait bien entendu pu être réalisé sans de nombreuses collaborations et sans l'aide précieuse de beaucoup de personnes. Un grand merci aux participants du projet Merlumed à la fois pour leurs qualités scientifiques mais aussi humaines.

En premier lieu, je tiens à remercier Louisa Métral pour son aide considérable à mon travail de laboratoire. Grâce à toi Louisa, le jeu de données sur lequel repose ce travail de thèse, a été grandement étoffé.

Je remercie également Jean-Claude Sorbe pour son aide précieuse à la détermination des crustacés suprabenthiques, et merci aussi à toi et à Chantal Salen-Picard pour le pré-tri de certains échantillons de ces petites « bestioles » que vous avez réalisé en mer dans des conditions pas toujours clémentes.

Un immense merci à l'équipe brestoise du projet Merlumed, Véronique Loizeau, Xavier Bodiguel, Xavier Philippon et François Rouspard, pour leur bonne humeur de toujours et les nombreux échanges. Xavier Bodiguel et François Rouspard, je vous remercie particulièrement pour les analyses que vous avez réalisées sur les contaminants et qui ont directement servi pour ma thèse.

Je souhaite également remercier Sabine Charmasson, Daniel Cossa, Hélène De Pontual, Christian Fauvel, Serge Mortreux, Jacques Sacchi, Hervé Thébault et Jacek Tronczynski d'avoir apporté les connaissances propres à leur domaine de recherche au cours des réunions Merlumed, et de m'avoir ainsi permis d'élargir ma culture scientifique dans des domaines aussi diversifiés que la reproduction et la croissance des poissons, la technologie des pêches, l'étude de la dynamique des contaminants dans le vivant (radionucléides, contaminants organiques et métalliques)...

Je souhaite exprimer ma reconnaissance aux marins de GENAVIR et de l'INSU qui ont permis d'effectuer les nombreux prélèvements d'échantillons au cours des campagnes Mermed et Resomer menées dans le golfe du Lion. Merci à vous tous pour votre efficacité et votre professionnalisme.

Cette thèse doit également beaucoup à l'ensemble des personnes que j'ai côtoyé quotidiennement à la station de Sète.

Patrick Lespagnol, merci pour m'avoir initié aux bases de données lors de nos séances de travail sur la base Medits. Finalement, tu es indirectement à l'origine de la création de la base de données Merlumed. J'en profite également pour remercier David Roos pour son travail « d'optimisation » de cette base.

Un grand merci à Bernard Liorzou, Yvon Guennegan et Jean-Louis Bigot pour les discussions et échanges concernant la biologie des petits pélagiques. Bernard, je te remercie également pour tes fameuses pauses bonbons qui m'ont permis de souffler entre les nombreuses analyses de contenus stomacaux et isotopiques...

Je souhaite aussi remercier Frédéric Ménard pour ses pertinents conseils sur l'écologie trophique des poissons et en statistiques particulièrement, notamment au cours des différents comités de thèse menés dans le cadre de ce travail.

Un immense merci également à Ysabelle Chéret. Tu as toujours été disponible et tu m'as beaucoup aidé tant en informatique que dans la préparation des campagnes à la mer. Et surtout merci pour ta gentillesse et ta douceur lors de nos nombreuses discussions. Tu m'as énormément soutenu lors de périodes un peu difficiles.

Merci à mon ex-collègue de bureau, thésard lui aussi : Tristan Rouyer. On a passé une année et demie à partager le même bureau dans une ambiance idéale : beaucoup de travail acharné avec une dose raisonnable de moments de détente indispensables. Merci donc pour cette entente parfaite qui nous a tout naturellement conduit à devenir ami. Merci également pour tes précieux conseils en statistiques, en particulier pour m'avoir initié au GAM et à R (j'ai encore un grand chemin à parcourir dans ce domaine), mais aussi au Black Metal et au vrai parler rugbalistique... Tes conseils et nos parties de rigolade m'ont terriblement manqués sur les derniers mois de rédaction, et je regarde notre bouilloire avec une petite pointe de nostalgie.

Je tiens aussi à remercier François Le Loc'h pour nos nombreuses discussions d'« isotopistes avertis », et les échanges bibliographiques qui m'ont permis de ne pas passer à côté des dernières publications incontournables. Merci aussi pour tes corrections du manuscrit, tes conseils et ton soutien moral en particulier au cours de cette dernière année, tu mérites vraiment ton surnom de « Philippe Lucas des sciences ».

Mes remerciements à tous les membres du CRH qui, par un quelconque moyen, m'ont aidé à arriver jusqu'ici : Jean-Marc Fromentin, Angélique Jadaud, Alain Guillou, Carole Leite, Arnaud Souplet...

J'en profite pour associer à ces remerciements tous les membres de la Station de Sète pour leur accueil, la gentillesse de chacun et la bonne ambiance qui y régnait. Un grand merci notamment à toutes les personnes du Laboratoire Environnement Ressources pour leur très large contribution à la convivialité des pauses repas.

Enfin, je remercie chaleureusement mes proches, amis et parents, soutiens essentiels à la réalisation de ce long, passionnant et difficile chemin que représente la réalisation de ce travail. Merci pour votre patience, votre compréhension et vos encouragements, avec une mention spéciale pour ma belle-mère, Marie-Claude, qui a toujours été là lorsque nous avons eu besoin d'aide.

Et surtout un immense remerciement à ma compagne. Sophie, j'ai énormément de reconnaissance et d'admiration pour tout ce que tu as supporté au cours de ces dernières années. Merci à ma fille, Éléa, pour tous les moments de bonheur que tu nous as procuré depuis maintenant presque deux ans. Trouvez ici, toutes les deux, le témoignage de mon amour...

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I : ZONE D'ÉTUDE ET ÉCHANTILLONNAGE	7
1. PROGRAMMES DE RATTACHEMENT DE LA THÈSE	9
2. DESCRIPTION ET CARACTÉRISATION DU GOLFE DU LION	9
3. PRÉSENTATION GÉNÉRALE DE L'ESPÈCE ÉTUDIÉE : <i>M. merluccius</i>	11
3.1. Biologie et écologie de <i>M. merluccius</i>	12
3.2. Pêcherie de <i>M. merluccius</i> dans le golfe du Lion	13
4. CAMPAGNES À LA MER ET ÉCHANTILLONNAGE	14
4.1. Campagnes de prélèvements	14
4.1.1. MEDITS : échantillonnage des juvéniles de merlu	14
4.1.2. MERMED : échantillonnage de la faune ichtyologique, des crustacés et des céphalopodes	15
4.1.3. RESOMER : échantillonnage des sources de matière organique et du suprabenthos	16
4.1.3.1. Échantillonnage du phytoplancton	16
4.1.3.2. Échantillonnage du suprabenthos	17
4.1.3.3. Échantillonnage de la matière organique particulaire du sédiment de surface	17
4.1.4. Récapitulatif de l'échantillonnage du réseau trophique des juvéniles de merlu	18
4.2. Plan d'échantillonnage	18
CHAPITRE II : HABITATS DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION	21
1. INTRODUCTION	23

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	26
2.1. Répartition spatiale des juvéniles de merlu	26
2.1.1. Protocole d'étude et échantillonnage	26
2.1.2. Exploitation des données	27
2.1.2.1. <i>Indices d'abondance</i>	27
2.1.2.2. <i>Traitements des données</i>	28
2.2. Qualité des habitats	29
2.2.1. Protocole d'étude et échantillonnage	29
2.2.2. Exploitation des données	30
2.2.2.1. <i>Indices de condition</i>	30
2.2.2.2. <i>Traitements des données</i>	33
3. RÉSULTATS	34
3.1. Indice d'abondance des juvéniles de merlu	34
3.1.1. Répartition générale des juvéniles au printemps sur le plateau continental	34
3.1.2. Caractérisation des printemps 2002 à 2004	38
3.2. Indices de condition des juvéniles de merlu	40
3.2.1. Facteur de condition relative	40
3.2.1.1. <i>Variations spatiales et inter-annuelles au printemps</i>	40
3.2.1.2. <i>Variations saisonnières</i>	44
3.2.2. Indice hépato-somatique	45
3.2.2.1. <i>Variations annuelles au printemps</i>	45
3.2.2.2. <i>Variations spatiales</i>	45
3.2.2.3. <i>Variations saisonnières</i>	47
4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION	48
4.1. Répartition des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion	48
4.2. Fluctuations annuelles de la densité des juvéniles	49
4.3. Qualité des habitats des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion	51
4.4. Conclusions	54

CHAPITRE III : STRATÉGIE ET RESSOURCES ALIMENTAIRES DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION	57
1. INTRODUCTION	59
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	61
2.1. Protocole d'étude	61
2.2. Échantillonnage	62
2.3. Exploitation des données	63
2.3.1. Indices alimentaires	63
2.3.1. Traitements des données	65
3. RÉSULTATS	68
3.1. Changements ontogéniques de la composition du bol alimentaire	68
3.2. Taille des proies	73
3.3. Réplétion des estomacs	76
3.4. Variations spatiales de l'alimentation	77
3.5. Variations temporelles de l'alimentation	81
3.5.1. Variations annuelles	81
3.5.2. Variations saisonnières	86
3.6. Résumé des principales variations spatio-temporelles de l'alimentation	91
4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION	93
4.1. Changements ontogéniques de l'alimentation	93
4.2. Variations spatio-temporelles des ressources alimentaires	95
4.3. Conclusions	104
 CHAPITRE IV : SIGNATURES ISOTOPIQUES ET RÉSEAU TROPHIQUE DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION	 107
1. INTRODUCTION	109

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	111
2.1. Définition	111
2.2. Mesure et notation de la composition isotopique	111
2.3. Propriétés des isotopes et principe du fractionnement isotopique	113
2.4. Les isotopes stables du carbone et de l'azote : outil d'étude des relations trophiques	114
2.5. Analyses réalisées	116
2.5.1. Prélèvements et préparation des échantillons	116
2.5.2. Analyses des échantillons	120
2.6. Effectifs des échantillons analysés	120
2.7. Traitements des données	121
2.7.1. Signatures isotopiques en azote et carbone des juvéniles de merlu	121
2.7.2. Signatures isotopiques en azote et carbone des sources de matière organique	122
2.7.3. Signatures isotopiques en azote et carbone des proies des juvéniles de merlu	122
2.7.4. Relation entre la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et leurs proies	122
2.7.5. Structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu	124
3. RÉSULTATS	126
3.1. Signatures isotopiques des juvéniles de merlu	126
3.1.1. Variations de la signature en isotopes stables de l'azote avec la taille des individus	127
3.1.2. Variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$	129
3.1.3. Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$	133
3.2. Réseaux trophiques des juvéniles de merlu	133
3.2.1. Signatures isotopiques des sources potentielles des réseaux trophiques	133
3.2.2. Signatures isotopiques des proies des juvéniles de merlu	139
3.2.3. Relation entre la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et leurs proies	144
3.2.3.1. Régression $\delta^{15}\text{N}$ des merlus et importance des proies dans les contenus stomacaux	144
3.2.3.2. $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire des juvéniles de merlu et estimation du fractionnement	146
3.2.4. Structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu	149
3.2.4.1. Source(s) de matière organique exploitée(s)	149
3.2.4.2. Positionnement trophique des espèces au sein du réseau	149
4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION	157
4.1. Sources de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu	157

4.1.1. Le phytoplancton marin, principale source de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu	157
4.1.2. La MOP sédimentée, source potentielle de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu	158
4.1.3. Influence(s) des apports du Rhône sur les réseaux trophiques des juvéniles de merlu	159
4.2. Variations spatio-temporelles de la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu : changements réels du positionnement trophique ?	161
4.2.1. Changements ontogéniques du positionnement trophique des juvéniles de merlu et temps d'intégration de la signature isotopique en azote dans le muscle	162
4.2.2. Changements spatiaux du positionnement trophique des juvéniles de merlu ?	165
4.2.3. Changements saisonniers du $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu : effets de la ligne de base et du fractionnement trophique	167
4.3. Conclusions	171
SYNTHÈSE GÉNÉRALE	173
1. APPORTS DE L'ÉTUDE À LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION	175
1.1. Influence des ressources alimentaires sur la qualité des nourriceries des juvéniles de merlu	175
1.2. Répartition et déplacements des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion	181
1.3. Apports du Rhône et dynamique de population des juvéniles de merlu	182
2. APPORTS DE L'ÉTUDE À L'OUTIL ISOTOPES STABLES : VARIABILITÉ DU FRACTIONNEMENT ISOTOPIQUE EN AZOTE ET DÉTERMINATION DU NIVEAU TROPHIQUE DES ORGANISMES	184
3. PERSPECTIVES DE L'ÉTUDE	185
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	189

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les traits d'histoire de vie (e.g. croissance, survie et reproduction) sont des caractéristiques fondamentales de la biologie et de l'écologie des poissons, car ils déterminent les paramètres démographiques des populations, comme l'abondance et la structure en âge. La compréhension des fluctuations de l'abondance des espèces, question cruciale en écologie (Wootton 1990), nécessite donc d'identifier les facteurs et les mécanismes qui ont une influence sur leurs traits d'histoire de vie.

La variabilité des taux de croissance, de survie et de reproduction des poissons résulte de l'action de plusieurs facteurs, mais trois d'entre eux sont généralement reconnus comme prépondérants : la température, la prédation et les ressources alimentaires. La température joue un rôle central chez les ectothermes, comme les poissons, en contrôlant les taux de diverses activités métaboliques (Wootton 1990), avec un effet principalement sur la vitesse de croissance des organismes (Atkinson 1994). La prédation, qui est l'une des composantes majeures de la mortalité naturelle des individus (Connell 1998), a des conséquences sur la survie des individus. L'alimentation est le mécanisme par lequel l'organisme acquiert son énergie, celle-ci étant ensuite allouée aux divers processus biologiques fondamentaux tels que la croissance et la reproduction (Kerrigan 1994). Par conséquent, le rôle des ressources alimentaires est considéré comme essentiel (e.g. Wootton 1990, Gerking 1994) puisqu'elles influencent l'ensemble des traits d'histoire de vie de l'organisme. La connaissance de l'alimentation des poissons en milieu naturel est donc indispensable à la compréhension de leur biologie et de leur écologie, et permet d'appréhender l'un des mécanismes de variation de leur abondance.

Par ailleurs, le cycle de vie des poissons est caractérisé par des périodes critiques au cours desquelles la mortalité des individus est particulièrement forte. Il s'agit de la phase larvaire, mais aussi de la phase d'installation des juvéniles sur le fond et les quelques mois qui suivent l'installation du fait de la disponibilité ou non d'un habitat approprié (Hüssy *et al.* 1997). Les processus qui se déroulent lors de ces périodes ont donc une incidence majeure sur la dynamique de population d'une espèce et l'abondance des adultes (e.g. Levin 1996). Une question essentielle pour les populations benthiques et démersales, mais particulièrement difficile à résoudre, concerne l'importance relative des processus de pré et de post-installation

sur la détermination de la taille et de la structure de la population (Caley *et al.* 1996). Ainsi, selon les espèces, plusieurs auteurs ont conclu que la période la plus décisive correspond à la phase larvaire (Cushing 1969, Houde 1987, Beyer 1989, Brander et Hurley 1992). D'autres travaux, en revanche, mettent en avant le rôle prépondérant de la période de post-installation sur la dynamique de population de poissons marins (Houde 1987, Perry et Neilson 1988, Peterman *et al.* 1988, Hixon 1991, Jones 1991, Campana 1996, Bradford et Cabana 1997, Van der Veer et Leggett 2005). L'ensemble de ces études souligne l'importance des informations sur la biologie et l'écologie des poissons au cours de la première année de leur vie pour en comprendre la dynamique (Wootton 1990).

La connaissance de l'alimentation des poissons au cours des stades critiques de leur cycle de vie est donc fondamentale. Dans le cas des juvéniles, il est nécessaire d'identifier les ressources alimentaires utilisées, notamment, dans les zones de nourricerie car elles constituent l'un des habitats essentiels aux poissons (Benaka 1999). Les travaux sur l'identification et la caractérisation des habitats essentiels aux poissons se sont concentrés, à ce jour, sur les stades adultes (e.g. Langton et Auster 1999, Hinz *et al.* 2003), mais les recherches doivent aussi être orientées sur la dynamique des jeunes stades benthiques (Juanes 2007).

Le merlu européen (*Merluccius merluccius*, L., 1758) présente une large distribution bathymétrique dans le golfe du Lion depuis les secteurs côtiers (30 m) jusqu'à des profondeurs de 800 m (Abella *et al.* 1997, Orsi-Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003). Les juvéniles sont principalement localisés sur le plateau continental, et les adultes au niveau de la pente continentale et des têtes de canyons. Le merlu est l'espèce commerciale la plus importante des pêcheries démersales du golfe du Lion en terme de débarquement (Aldebert *et al.* 1993). La majorité des captures est réalisée par chalutage de fond sur le plateau continental et le haut de la pente continentale (Aldebert *et al.* 1993, Recasens *et al.* 1998). Etant donnée la distribution en taille de cette espèce avec la profondeur, la pêche repose surtout sur les juvéniles, avec une taille modale des captures de 13-14 cm (Abella *et al.* 1997, Recasens *et al.* 1998, Orsi-Relini *et al.* 2002, Goñi *et al.* 2004). Il est donc essentiel d'identifier les différents facteurs qui ont une influence sur l'abondance des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, en particulier au printemps lorsque leur abondance est maximale (Recasens *et al.* 1998).

La présente étude, centrée sur l'écologie trophique des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, est organisée en quatre chapitres. Le premier d'entre eux consiste en une présentation générale du golfe du Lion, de l'espèce *Merluccius merluccius* et de l'échantillonnage mis en œuvre pour répondre aux questionnements de ces travaux scientifiques.

Le deuxième chapitre s'articule autour de deux axes. Le premier est l'analyse des principaux facteurs de variation de la densité des juvéniles de merlu au printemps sur le plateau continental du golfe du Lion. Les objectifs de cette partie sont (1) de déterminer la répartition spatiale générale des juvéniles de merlu, et (2) d'étudier la variabilité inter-annuelle de leur densité. La deuxième partie du chapitre II s'intéresse à la qualité des habitats des juvéniles de merlu estimée à partir d'indices de condition des individus. Le but est ici de voir si la qualité de ces habitats présente des variations spatio-temporelles.

Le troisième chapitre porte sur l'alimentation des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion. Les principaux objectifs de ce chapitre sont (1) d'identifier les différentes ressources alimentaires exploitées par les juvéniles de merlu dans cette zone, (2) d'analyser les variations de l'alimentation en fonction de la taille des individus, de leur localisation spatiale, de la saison et de l'année, afin (3) de caractériser l'habitat trophique des juvéniles de merlu, notamment, dans les zones de nourricerie.

Le quatrième chapitre de ce manuscrit a pour objet l'analyse de la structure des réseaux trophiques aboutissants aux juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, zone où le Rhône joue un rôle important en terme d'apports et de productivité. Le but est (1) d'identifier la (ou les) source(s) de matière organique à la base des réseaux trophiques des juvéniles de merlu, (2) d'estimer le positionnement trophique des différentes espèces qui les constituent, et (3) d'appréhender la variabilité spatio-temporelle de ces structures.

Enfin, dans la synthèse générale, le présent travail vise à répondre aux deux grandes questions suivantes : (1) La variabilité du type de ressources alimentaires utilisées par les juvéniles de merlu dans le golfe du Lion apporte-t-elle des éléments d'explication sur leur répartition spatiale ? Induit-elle des différences de qualité de leurs zones de nourricerie ? Et peut-elle expliquer les fluctuations de leur abondance ? (2) Les apports du Rhône ont-ils une influence sur la biologie et l'écologie des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion ?

Le manuscrit se termine par les voies de recherches majeures qui émergent de ce travail et qui permettront de mieux appréhender le rôle de l'ensemble de la population de merlu dans l'économie des pêcheries locales.

CHAPITRE I :
ZONE D'ÉTUDE ET ÉCHANTILLONNAGE

1. PROGRAMMES DE RATTACHEMENT DE LA THÈSE

Le travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'un projet IFREMER, le Projet Intégré Méditerranée (PIM-MEDICIS), du Programme National d'Environnement Côtier (PNEC) et du programme Régional Systèmes Côtiers et Lagunaires (SYSCOLAG), et repose sur un co-financement IFREMER / Région Languedoc-Roussillon.

Le Projet Intégré Méditerranée s'intéresse au devenir des contaminants dans le milieu marin, et l'un des objectifs est d'étudier la bioaccumulation des contaminants organiques dans les réseaux trophiques du merlu du golfe du Lion. Pour comprendre le cheminement des contaminants, il est nécessaire de déterminer la structure et la dynamique des réseaux trophiques de ce poisson.

L'objectif du PNEC (chantier Méditerranée Nord-occidentale) est de quantifier les processus physiques et biologiques de transfert de matières organiques et de contaminants de la zone côtière vers le large en Méditerranée Nord-occidentale. Un des axes principaux développé dans ce programme est le rôle des réseaux trophiques dans les transferts de matière.

Le programme SYSCOLAG s'intéresse à la gestion des milieux côtiers du Languedoc-Roussillon et de leurs ressources. Le merlu est une espèce de fort intérêt commercial dans le golfe du Lion. Une meilleure connaissance de sa biologie et de son écologie, notamment au stade juvénile, contribuera à mieux comprendre le fonctionnement de cette population, apportant des éléments pour sa gestion.

2. DESCRIPTION ET CARACTÉRISATION DU GOLFE DU LION

Le golfe du Lion est situé en Méditerranée Nord Occidentale le long des côtes françaises entre 42°15' et 43°35' Nord et entre 3°00' et 6°00' Est. Il a une superficie d'environ 12 560 km² et présente un plateau continental étendu dont la largeur (maximum de 70 km en son milieu) contraste avec l'étroitesse de celui des côtes situées de part et d'autre. Le plateau continental du golfe du Lion est l'un des plus larges de la mer Méditerranée (Roussiez *et al.* 2005). Celui-

ci se poursuit par une pente continentale aux alentours des 200 m, et il est incisé par des canyons sous-marins qui plongent jusqu'à des profondeurs de 1000 à 2000 m (Tesi *et al.* 2007).

La distribution granulométrique des sédiments sur le plateau continental (fig. I.2.1), consiste en une bande de sable dans la zone côtière (fonds < 30 m), suivie d'une ceinture de vase à mi-plateau (fonds d'environ 30 à 80 m) (Aloisi *et al.* 1973). Un mélange de sables reliques et de sédiments fins caractérise le bord du plateau (Roussiez *et al.* 2005).

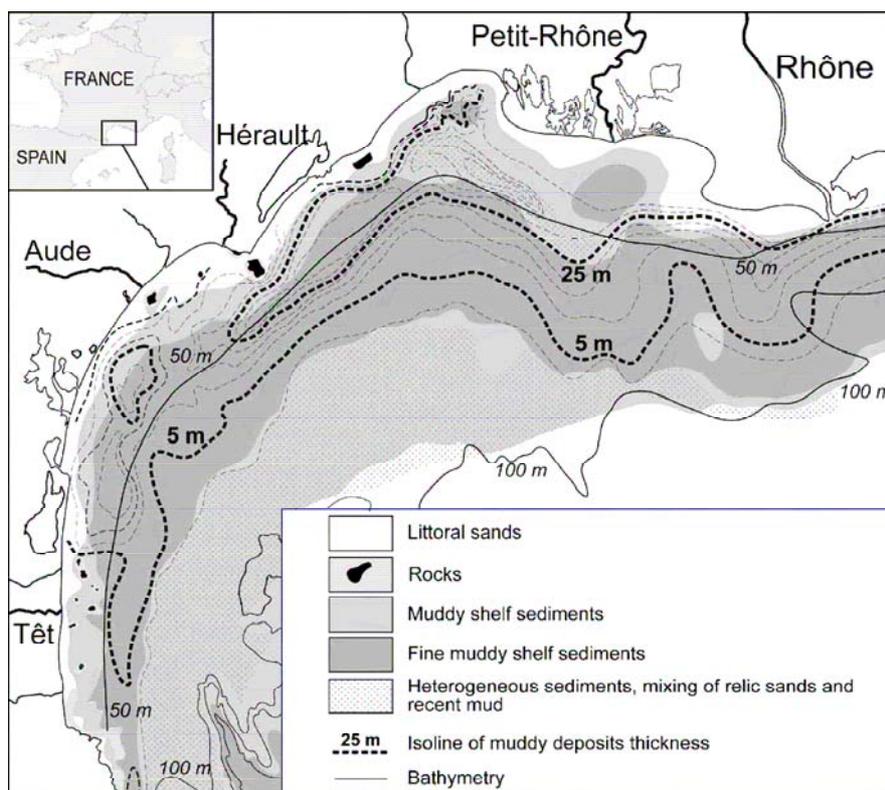


Figure I.2.1. Granulométrie des sédiments de surface dans le golfe du Lion (dans Roussiez *et al.* 2005 et modifié d'après Aloisi *et al.* 1973).

Les sources de matière particulaire du golfe du Lion sont variées, et sont principalement liées aux apports des rivières (Roussiez *et al.* 2005). Le Rhône est la source principale (80%) de matériel d'origine terrestre dans ce bassin (Durrieu de Madron *et al.* 2000), avec un débit qui varie de $5 \cdot 10^2$ à $10^4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et une moyenne annuelle de $1715 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Naudin *et al.* 1997). Les apports solides du Rhône en milieu marin sont estimés à $6,2 \cdot 10^6 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$ (Thill *et al.* 2001). Parmi ces apports, le carbone organique importé dans le golfe du Lion est en moyenne de $19,2 \cdot 10^4 \text{ t C} \cdot \text{an}^{-1}$ (Sempéré *et al.* 2000), correspondant à la grande majorité de la contribution totale des rivières dans la zone qui est évaluée à $24 \cdot 10^4 \text{ t C} \cdot \text{an}^{-1}$ (Durrieu de Madron *et al.*

2000). Par ailleurs, le golfe du Lion est une des zones les plus productives de Méditerranée (Raimbault et Durrieu de Madron 2003), la production primaire totale est estimée à $71 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Diaz 2000). Les sources d'enrichissement en éléments nutritifs du golfe du Lion sont nombreuses (apports par la circulation générale, apports fluviaux, processus de reminéralisation, précipitations), mais la circulation générale (courant liguro-provençal) et le Rhône constituent les deux sources principales d'apports (Conan *et al.* 1998). Ces auteurs ont estimé que les apports en nitrate du courant liguro-provençal et du Rhône contribuent respectivement à 30 et 70% de la production primaire nouvelle du golfe du Lion. Selon Lochet et Leveau (1990), la production phytoplanctonique générée par les apports dissous du Rhône représente 50% de la production primaire planctonique totale du golfe du Lion.

3. PRÉSENTATION GÉNÉRALE DE L'ESPÈCE ÉTUDIÉE : *Merluccius merluccius*

De nos jours, le genre *Merluccius* est l'un des groupes de poissons démersaux les plus exploités dans le monde, avec un débarquement annuel d'environ deux millions de tonnes (Pitcher et Alheit 1995). Ce genre appartient à la classe des Actinopterygiens, à l'ordre des Gadiformes, et à la famille des Merlucidae, et comprend douze espèces de merlu. Parmi ces espèces, le merlu européen *Merluccius merluccius* (L., 1758) (fig. I.3.1), est réparti dans le Nord-est de l'Atlantique et en Méditerranée avec des pics de densité au niveau des îles britanniques et du sud de l'Espagne (Casey et Pereiro, 1995).



Fig. I.3.1. Photo d'un merlu européen (*M. merluccius*) (source : fishbase, photo de Svensen R.).

3.1. Biologie et écologie de *M. merluccius*

Dans le Nord-Ouest de la Méditerranée, le merlu montre une **distribution** de ces différents stades de vie fortement liée à la profondeur (Abella *et al.* 1997, Recasens *et al.* 1998, Orsi-Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003, 2006, Goñi *et al.* 2004). Les juvéniles sont localisés majoritairement sur le plateau continental, avec des abondances plus fortes sur les fonds de 100 à 200 m. Les jeunes adultes sont répartis sur l'ensemble du plateau continental, et les adultes plus âgés vivent à des profondeurs plus importantes au niveau de la pente continentale et des têtes de canyons.

Dans le golfe du Lion, la maturité sexuelle est atteinte à environ 27 et 37 cm pour les mâles et les femelles respectivement. La **reproduction** du merlu a lieu principalement dans les habitats situés en profondeur et ceci toute l'année, avec cependant une période plus prononcée en fin d'automne et durant l'hiver (Recasens *et al.* 1998). Le développement embryonnaire des œufs émis au niveau de la rupture du plateau continental et du haut de la pente (autour des 200 m) dure quelques jours (Coombs et Mitchell 1982). Les larves ainsi produites vivent dans le plancton, où leur métamorphose en juvénile se déroule en moyenne en deux mois (Motos *et al.* 2000, Morales-Nin et Moranta 2004). L'installation des juvéniles dans les zones de nurserie du plateau continental a lieu pour des individus dont la longueur totale est de 2,5 à 3 cm (Oliver et Massutí 1995, Recasens *et al.* 1998, Belcari *et al.* 2001, Orsi Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003, Goñi *et al.* 2004). Les plus fortes abondances de juvéniles de taille inférieure à 10 cm sur le plateau continental sont observées au printemps, et un pic secondaire se produit à l'automne (Recasens *et al.* 1998).

En mer méditerranée, la **croissance** de *M. merluccius* a été étudiée au cours de nombreux travaux (e.g. Aldebert 1981, Aldebert et Carries 1988, Orsi Relini *et al.* 1989, Oliver 1991, Recasens 1992, Aldebert et Morales-Nin 1992, Morales-Nin et Aldebert 1997, Morales-Nin *et al.* 1998, Morales-Nin et Moranta 2004). Mais cette espèce a posé et pose encore actuellement certains problèmes dans l'estimation de son taux de croissance. Deux principales raisons expliquent les difficultés rencontrées : (1) l'activité reproductrice continue sur l'année qui entraîne un étalement dans le temps du recrutement des juvéniles, et rend donc très complexe le suivi des différentes cohortes par analyse des fréquences de taille (Morales-Nin et Aldebert 1997), et (2) les problèmes de lecture et d'identification des macrostructures des otolithes (anneaux saisonniers) (Morales-Nin et Aldebert 1997). En 1998, Morales-Nin *et al.* soulignaient, dans leur étude de merlus provenant du golfe du Lion, qu'il n'existait pas de méthode internationale agréée pour la détermination de l'âge des merlus malgré toutes les

études menées sur le sujet dans les différentes parties du monde, et que ce problème était particulièrement prononcé en Méditerranée. Les analyses de la croissance du merlu méditerranéen basées sur le suivi des cohortes et les macrostructures des otolithes ont conduit à une estimation du taux de croissance de cette espèce de l'ordre de $1,1 \text{ cm.mois}^{-1}$ (Recasens 1992, Morales-Nin et Aldebert 1997), et une taille des individus en fin de première année variant de 11 à 16 cm (Aldebert 1981, Aldebert et Carriès 1988, Morales-Nin et Aldebert 1997). Mais des travaux récents de marquages réalisés en Atlantique sur cette espèce ont remis en cause ces valeurs de taux de croissance (De Pontual *et al.* 2003, 2006), et indiquent que les valeurs admises jusqu'alors étaient largement sous-estimées. De plus, Morales-Nin et Moranta (2004) ont démontré, par l'analyse des microstructures des otolithes (stries journalières), que le taux de croissance de juvéniles de merlu pêchés en mer Catalane est de $1,6 \text{ cm.mois}^{-1}$ en moyenne sur l'année et atteint $2,5 \text{ cm.mois}^{-1}$ au printemps. Avec ces valeurs, un merlu en fin de première année de vie a une taille de plus de 20 cm. Du fait des problèmes d'âge rencontrés pour cette espèce, l'ensemble des paramètres biologiques et écologiques sont exprimés en fonction de la taille des individus et non de leur âge.

3.2. Pêcherie de *M. merluccius* dans le golfe du Lion

Le merlu est la plus importante des espèces démersales exploitées du golfe du Lion (Aldebert et Carriès 1988, 1989, Aldebert *et al.* 1993). La pêcherie est constituée de 84% de bateaux français et 16% de bateaux espagnols, et représente un débarquement annuel estimé à 2396 tonnes (Jadaud *et al.* 2006). L'exploitation repose majoritairement sur le chalutage de fond (78% du tonnage des débarquements de merlu). Il est mis en œuvre sur l'ensemble du plateau continental surtout par la France (69%) et accessoirement par l'Espagne (9%) (Jadaud *et al.* 2006). Avec cet engin de pêche, les captures sont essentiellement constituées de petits individus dont la taille modale est située autour de 13-14 cm (fig. I.3.2), ce qui correspond à des individus immatures. La partie mature de la population est également exploitée au chalut mais dans une moindre mesure, l'essentiel de l'exploitation de ce compartiment étant réalisé avec des filets maillants et des palangres de fond (Aldebert et Recasens 1994). Les pêcheurs français artisans travaillent avec des filets maillants jusqu'en bordure du talus (Aldebert *et al.* 1993), et les pêcheurs espagnols utilisent la palangre de fond sur le talus et en bordure des fosses (Recasens *et al.* 1998). Les débarquements estimés avec ces deux types de pêche

représentent respectivement 16 et 6% de la biomasse annuelle de merlu exploitée dans le golfe du Lion (Jadaud *et al.* 2006).

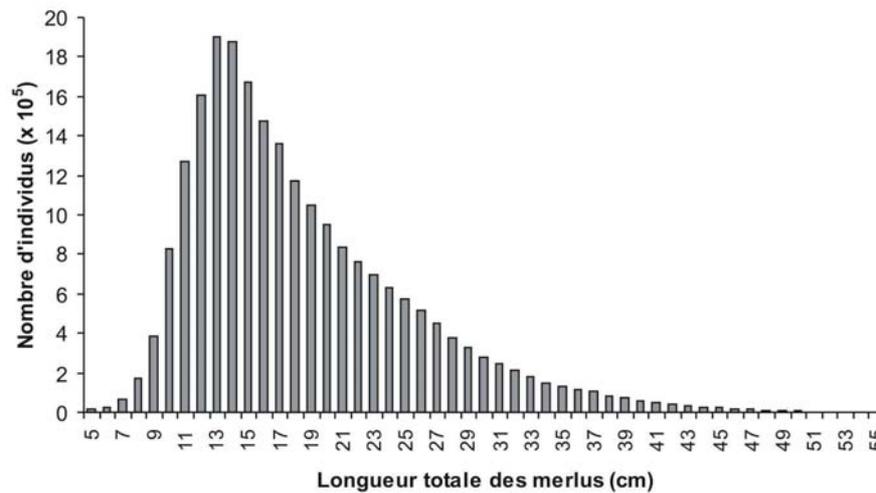


Figure I.3.2. Distribution en taille des captures de merlu des chalutiers français (nombres d'individus moyens par an sur la période de 1998 à 2004 ; figure modifiée d'après Farrugio *et al.* 2005).

4. CAMPAGNES À LA MER ET ÉCHANTILLONNAGE

4.1. Campagnes de prélèvements

L'étude des réseaux trophiques des juvéniles de merlu nécessite l'échantillonnage des merlus, mais aussi de ses proies et des sources potentielles de matière organique de ces réseaux trophiques. Le prélèvement de ces différents compartiments a été réalisé au cours de différentes campagnes.

4.1.1. MEDITS : échantillonnage des juvéniles de merlu

Chaque année depuis 1994, des campagnes de chalutage de fond sont menées au printemps (entre mai et juillet) dans le golfe du Lion dans le cadre du programme MEDITS (International bottom Trawl Surveys in the Mediterranean) (Abella *et al.* 1999, Orsi-Relini *et al.* 2002). Les équipes scientifiques partenaires de ce programme sont l'Institut Espagnol d'Océanographie, la Société Italienne de Biologie Marine, le Centre National de Recherche

Marine (Grèce) et l'IFREMER (France). Son principal objectif est d'améliorer les connaissances biologiques sur les ressources démersales de la Méditerranée, dans une perspective de soutien à la gestion des pêches.

Les traits de chalut mis en œuvre au cours des campagnes MEDITS couvrent l'ensemble du plateau continental du golfe du Lion, du Rhône jusqu'au Cap Béar à des profondeurs comprises entre 20 et 140 m. L'engin d'échantillonnage utilisé est un chalut de fond à quatre faces (GOC 73) possédant un maillage de 20 mm de maille étirée au niveau du cul. L'ouverture horizontale du chalut est mesurée pour chacun des traits réalisés avec un appareillage acoustique de navigation (SCANMAR) lorsque le chalut est stabilisé (la moyenne pour les traits étudiés est de 17,8 m). L'ouverture verticale moyenne est de 4 m. Le chalut est tracté à une vitesse moyenne de 3 nœuds, vitesse à laquelle la géométrie du chalut est relativement stable. Les chalutages se déroulent de jour entre 07:00 et 19:00 heures et durent 30 ou 60 minutes.

Après un tri des différentes espèces pêchées, la mensuration des merlus (Longueur Totale à 0,5 cm près) est effectuée soit sur la totalité de l'échantillon, soit sur un sous-échantillon représentatif. Des juvéniles de merlu ont ensuite été conservés à -18°C pour analyser ultérieurement leur alimentation au laboratoire.

4.1.2. MERMED : échantillonnage de la faune ichtyologique, des crustacés et des céphalopodes

Dans le cadre du Projet Intégré Méditerranée (cf § 1. du présent chapitre), deux séries de campagnes à la mer ont été effectuées en parallèle au printemps (mai) et à l'automne (octobre-novembre) 2004 et 2005 : MERMED et RESOMER.

Les campagnes MERMED consistent à échantillonner la faune ichtyologique (merlus et proies des merlus), les crustacés et les céphalopodes par chalutage de fond. Le chalut ainsi que le protocole de pêche employés au cours de ces campagnes sont les mêmes que ceux utilisés lors des campagnes MEDITS (§ 4.1.1). L'objectif des campagnes MERMED est qualitatif, c'est-à-dire qu'il s'agit de récolter du matériel biologique pour diverses analyses (e.g. contenus stomacaux, composition isotopique, teneur en lipides et en contaminants) et non d'estimer l'abondance des espèces échantillonnées. Le chalut de fond utilisé permet de pêcher des espèces benthiques, démersales et pélagiques.

Comme pour les campagnes MEDITS, après des étapes de tri et de mensuration des individus, les différents échantillons (juvéniles de merlu et espèces proies) ont été conservés à -18°C en vue d'une analyse ultérieure au laboratoire.

4.1.3. RESOMER : échantillonnage des sources de matière organique et du suprabenthos

Les campagnes RESOMER sont destinées à récolter du phytoplancton, de la matière organique particulaire du sédiment de surface et des crustacés suprabenthiques. Les divers prélèvements ont été effectués à heure fixe afin d'exclure une éventuelle variabilité de la composition de l'échantillon liée à l'heure de récolte. Le suprabenthos était échantillonné vers 9h00, le phytoplancton vers 13h00, et les prélèvements de sédiment étaient réalisés en fin de journée.

4.1.3.1. Échantillonnage du phytoplancton

Le phytoplancton a été prélevé à deux niveaux dans la colonne d'eau : en surface et à la profondeur où la teneur en chlorophylle est maximale afin de récupérer un matériel riche en cellules phytoplanctoniques. La profondeur du maximum de chlorophylle a été déterminée par l'analyse des profils de fluorescence, de température et de salinité de la colonne d'eau réalisé au moyen d'une sonde CTD équipée d'un fluorimètre.

L'échantillonnage du plancton au maximum de chlorophylle a été effectué avec un système composé d'une pompe à haut débit ($320 \text{ l}\cdot\text{minute}^{-1}$) et de deux cuves dans lesquelles l'eau de mer est filtrée sur trois filets de maillage différents 200, 63 et $6 \mu\text{m}$. Le matériel utilisé pour l'étude du réseau trophique est celui récolté sur le filet de $63 \mu\text{m}$ qui comprend donc les organismes dont la taille est comprise entre 63 et $200 \mu\text{m}$. D'après Rau *et al.* (1990) et Rolff and Elmgren (2000), la fraction 63-200 μm correspond à la gamme de taille la plus appropriée pour analyser les principales composantes phytoplanctoniques des communautés planctoniques. Les échantillons de phytoplancton ainsi prélevés ont été conditionnés à -18°C dans des piluliers en verre préalablement grillés (5h à 500°C).

L'eau de surface a été prélevée directement avec un seau. Après une pré-filtration à $250 \mu\text{m}$ pour éliminer le zooplancton et les débris de grande taille, la matière en suspension de l'eau

de surface a été récoltée sur des filtres GF/F Whatman préalablement grillés (4h à 500°C). Ces filtres ont été conservés à -18°C dans des boîtes de Pétri.

4.1.3.2. Échantillonnage du suprabenthos

Les prélèvements des organismes suprabenthiques ont été réalisés au moyen d'un traîneau suprabenthique mis au point par J.C. Sorbe (chercheur CNRS à l'université de Bordeaux I) pour pallier à la difficulté d'échantillonnage quantitatif de la couche d'eau en contact avec le fond. Le traîneau est équipé de quatre filets en nylon de 0,5 mm de vide de maille, chacun terminé par un collecteur. Ce système à quatre filets permet d'étudier la stratification verticale des communautés suprabenthiques. Deux filets sont en effet disposés de 0 à 50 cm au-dessus du fond et deux autres de 50 à 100 cm. Cet engin est muni d'un dispositif d'ouverture-fermeture composé d'un rideau obturateur qui assure une pêche seulement lorsque le traîneau est posé sur le fond. Les échantillons ainsi récoltés dans le premier mètre au-dessus du fond ne peuvent pas être pollués pendant la descente ou la remonté en pleine eau. Le traîneau est également équipé d'un débitmètre afin d'estimer le volume d'eau filtrée au cours d'un trait sur le fond. La vitesse de pêche avec le traîneau suprabenthique est de 1 à 2 nœuds, et chaque trait dure de 5 à 10 minutes.

Les échantillons prélevés pour l'étude des réseaux trophiques ont été conservés à -18°C dans des piluliers en verre préalablement grillés (5h à 500°C).

4.1.3.3. Échantillonnage de la matière organique particulaire du sédiment de surface

La matière organique particulaire du sédiment de surface a été récoltée avec une drague Warren. C'est un engin épibenthique qui permet le prélèvement du sédiment superficiel. Les traits réalisés avec la drague durent de 2 à 5 minutes.

Le matériel échantillonné sert à l'analyse de la matière organique particulaire du sédiment pour l'étude des réseaux trophiques, mais aussi à l'étude de la granulométrie et de l'endofaune benthique après avoir été tamisé (500 µm).

Les échantillons de sédiment utilisé dans le cadre de la présente étude ont été conservés à -18°C dans des piluliers en verre préalablement grillés (5h à 500°C).

4.1.4. Récapitulatif de l'échantillonnage du réseau trophique des juvéniles de merlu

Une synthèse des différents types de prélèvements réalisés dans le cadre de la présente étude est présentée sur la figure I.4.1.

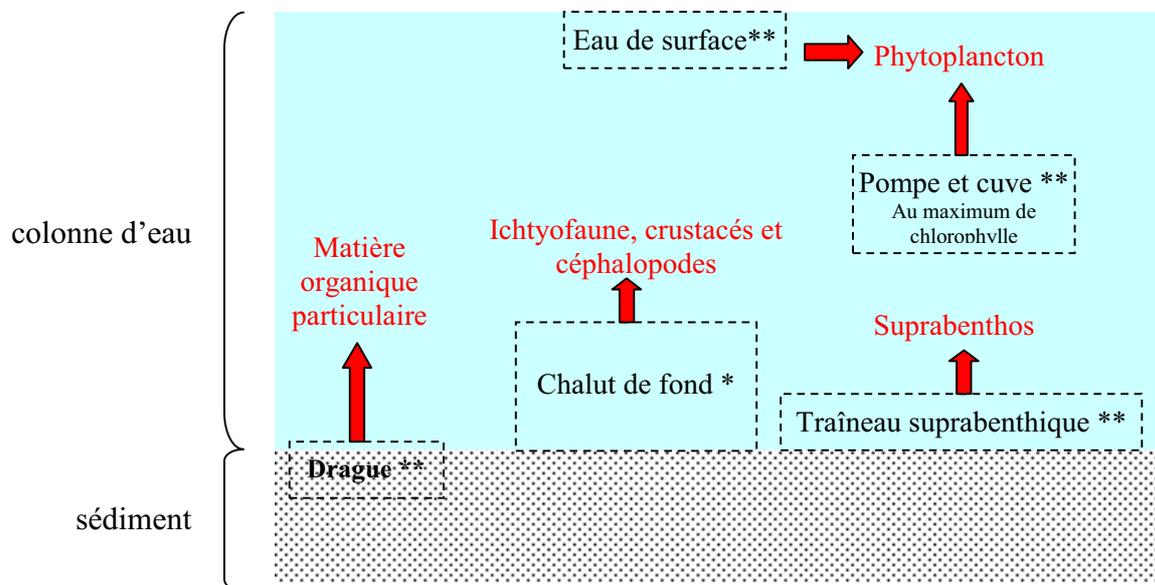


Figure I.4.1. Echantillonnage des réseaux trophiques des merlus mis en œuvre au cours des campagnes MERMED (*) et RESOMER (**).

4.2. Plan d'échantillonnage

La condition (Chapitre II), la densité (Chapitre II), l'alimentation des juvéniles de merlu (Chapitre III) mais aussi la structure de leurs réseaux trophiques (Chapitre IV) ont été étudiés dans quatre secteurs du golfe du Lion. Ils sont répartis dans deux zones (Rhône et Agde), traduisant l'éloignement au débouché du grand Rhône, et deux tranches bathymétriques (30-50 m et 80-100 m) (fig. I.4.2). Le choix de ces quatre secteurs repose sur les résultats préliminaires de l'alimentation et des signatures isotopiques des juvéniles de merlu obtenus sur l'ensemble du plateau continental du golfe du Lion au printemps 2002 (fig. I.4.3) (Ferraton 2003). Ces résultats montrent une structuration dans l'espace liée à la profondeur et à la zone, avec une variabilité particulièrement prononcée entre les zones du Rhône et d'Agde (cf Chapitres III et IV).

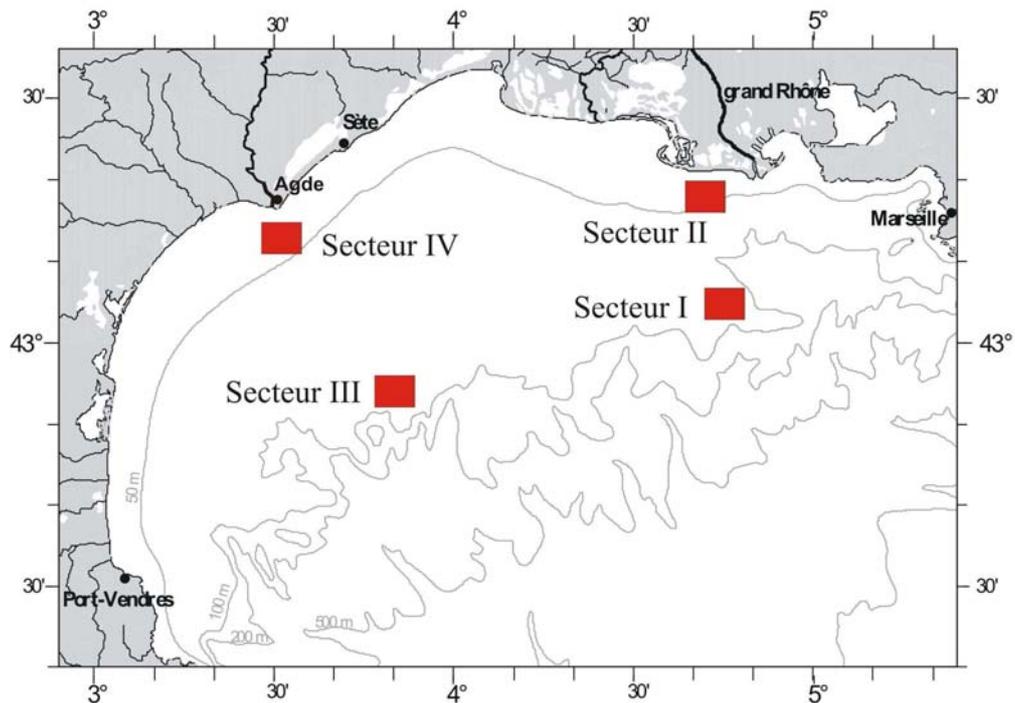


Figure I.4.2. Secteurs d'étude des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion (les secteurs I et II sont localisés dans la zone du Rhône, et les secteurs III et IV dans la zone d'Agde ; les deux tranches bathymétriques sont 30-50 m et 80-100 m).

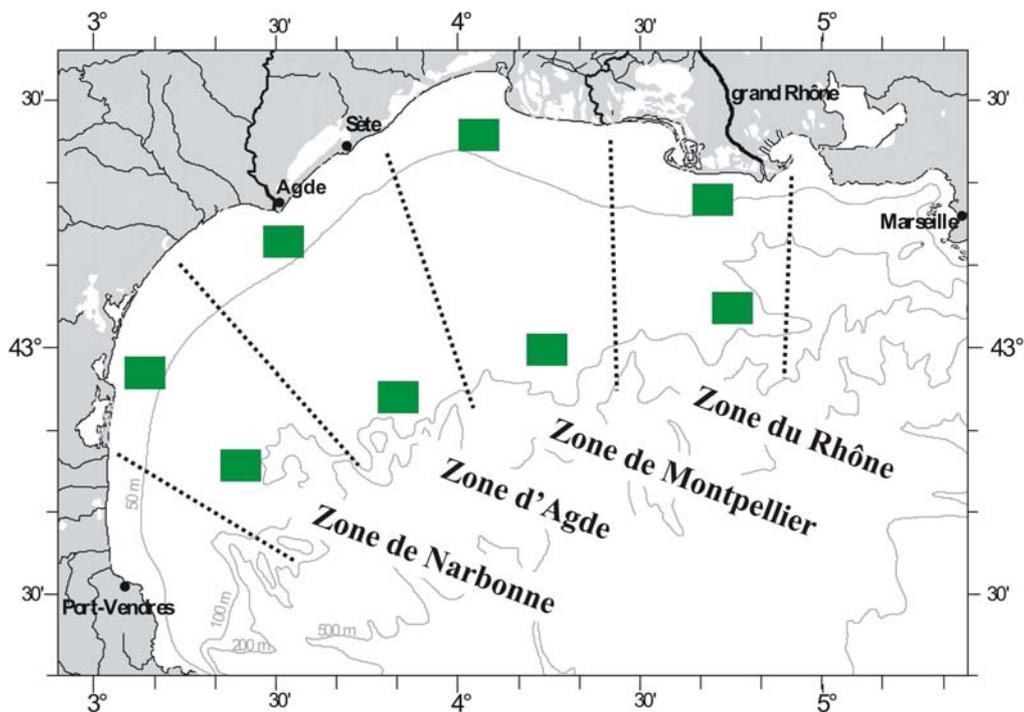


Figure I.4.3. Secteurs de l'étude préliminaire de l'alimentation et des signatures isotopiques des juvéniles de merlu réalisée sur l'ensemble du plateau continental du golfe du Lion au printemps 2002 (échantillons récoltés lors de la campagne Medits 2002).

La dynamique temporelle a également été prise en compte. Pour l'alimentation, la condition et la densité des juvéniles de merlu les variabilités saisonnière (printemps 2004 vs automne 2004) et inter-annuelle (printemps 2002 vs printemps 2003 et printemps 2004) ont été analysées (tab. I.4.1). La structure des réseaux trophiques a été étudiée uniquement en fonction de la saison (printemps 2004 vs automne 2004).

Tableau I.4.1. Récapitulatif des campagnes au cours desquelles les divers échantillons analysés dans la présente étude ont été récoltés (r. troph. : réseau trophique).

saison/année	campagnes	Variables étudiées				
		alimentation merlu	isotope merlu	isotope r. troph.	condition merlu	densité merlu
Printemps 2002	Meditis	×	×		×	×
Printemps 2003	Meditis	×	×		×	×
Printemps 2004	Meditis					×
	Mermed1	×	×	×	×	
	Resomer1			×		
Automne 2004	Mermed2	×	×	×	×	
	Resomer2			×		

CHAPITRE II :
HABITATS DES JUVÉNILES DE MERLUS DANS LE
GOLFE DU LION

1. INTRODUCTION

La reconnaissance de l'importance des interactions entre les espèces et les habitats a mis en avant la nécessité de protéger les habitats essentiels aux poissons (Benaka 1999). Ils sont définis comme les eaux et les substrats nécessaires pour la ponte, l'alimentation ou la croissance jusqu'à la maturité sexuelle des organismes (e.g. Searcy *et al.* 2007), et sont donc indispensables à la réalisation des différents stades du cycle de vie des poissons. L'identification des habitats essentiels repose sur la connaissance de la répartition spatiale de l'espèce considérée et des facteurs qui déterminent les fluctuations de son abondance, question centrale en écologie (Wootton 1990).

La répartition spatiale du merlu européen (*Merluccius merluccius*) a été analysée dans différents secteurs au cours de travaux menés dans le nord-est de l'Atlantique (Pérez et Pereiro 1985, Pereiro *et al.* 1991, Sánchez et Gil 2000, Alvarez 2001, 2004) et le nord-ouest de la Méditerranée (Abella *et al.* 1997, Recasens *et al.* 1998, Orsi-Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003, 2006, Goñi *et al.* 2004). Les différents stades de vie montrent une distribution fortement liée à la profondeur. Les juvéniles sont localisés sur le plateau continental au printemps majoritairement, avec des abondances plus fortes sur les fonds de 100 à 200 m. Les jeunes adultes sont également répartis sur le plateau continental, alors que les adultes plus âgés vivent à des profondeurs plus importantes au niveau de la pente continentale et des têtes de canyons. L'ensemble des travaux réalisés a permis d'identifier les habitats des différents compartiments des populations de merlu (larves, juvéniles et adultes), mais la connaissance des différents habitats utilisés par un même compartiment est très limitée en particulier pour les juvéniles qui sont pourtant présents sur l'ensemble du plateau continental. De plus, la répartition des juvéniles a été étudiée en considérant soit globalement tous les groupes de taille (i.e. de 3 à 25 cm), soit seulement les individus inférieurs à 10 cm. C'est pourquoi il était nécessaire de concentrer l'effort d'analyse sur les juvéniles afin de déterminer leur répartition spatiale de façon détaillée, et donc de connaître les habitats utilisés par les différents stades juvéniles sur le plateau continental du golfe du Lion.

La plupart des recherches sur les habitats essentiels aux poissons ont été menées sur les différences d'abondance et de biomasse entre habitats (Lloret et Planes 2003). Mais depuis quelques années, certains auteurs soulignent la nécessité d'évaluer la qualité des habitats des poissons pour une meilleure identification des habitats essentiels (e.g. Benaka 1999), notamment par l'analyse de la composition des tissus et la mesure des paramètres physiologiques des organismes (Rowe 2002, Lloret *et al.* 2002, Lloret et Planes 2003). En effet, la composition biochimique et l'état physiologique des poissons reflètent leurs réserves énergétiques, et ont donc une influence sur leur potentiel de croissance, de survie et de reproduction (Kjesbu *et al.* 1992, Lambert et Dutil 1997, 2000, Lloret *et al.* 2002). L'étude de ces paramètres biochimiques et physiologiques est effectuée soit par une mesure directe, soit par une estimation indirecte qui repose sur le calcul d'indices de condition (Pangle et Sutton 2005). Plusieurs travaux ont, en effet, montré que les indices de condition sont corrélés à la composition biochimique des tissus de l'organisme chez diverses espèces de poissons, par exemple *Pleuronectes platessa* (Costopoulos et Fonds 1989), *Morone saxatilis* (Brown et Murphy 1991), *Micropterus salmoides* (Brown et Murphy 1994), *Gadus morhua* (Lambert et Dutil 1997) et *Salmo salar* (Sutton *et al.* 2000). Ces indices de condition se révèlent donc être des indicateurs précis des réserves énergétiques de l'organisme (Lambert et Dutil 1997). Etant donné que les réserves énergétiques stockées par un individu résultent des caractéristiques de son habitat telles que les ressources alimentaires, la compétition, le risque de prédation, les facteurs environnementaux et la pollution (Bergeron 2000, Copp 2003, Lloret et Planes 2003, Oliva-Paterna *et al.* 2003), l'utilisation des indices de condition permet de caractériser la qualité des habitats des poissons étudiés (Lloret *et al.* 2002). Des études récentes dans des écosystèmes aquatiques ont ainsi montré que des populations de poissons présentent des niveaux de condition qui diffèrent d'un habitat à l'autre (Grecoy et Targett 1996, De Silva *et al.* 1998, Fitzgerald *et al.* 1998, Chouinard et Swain 2001, Lloret *et al.* 2002, Rätz et Lloret 2003). En particulier, les travaux de Lloret *et al.* (2002) réalisés sur le merlu ont montré, à méso-échelle, une qualité des habitats plus élevée dans le golfe du Lion par rapport à la mer Catalane. Mais la condition des organismes a rarement été utilisée pour estimer la qualité de l'habitat à petite échelle dans les écosystèmes marins (Lloret et Planes 2003). Dans le golfe du Lion, la large répartition spatiale des juvéniles de merlu sur le plateau continental suggère l'utilisation de différents habitats à ce stade de vie. L'étude de la condition devrait permettre d'appréhender l'existence ou non de variations de la qualité de ces habitats et ainsi de déterminer ceux qui sont les plus profitables pour les juvéniles de cette espèce.

Les objectifs du présent chapitre sont (1) de déterminer la répartition spatiale des juvéniles de merlu au printemps (i.e. la période d'abondance maximum des juvéniles) sur le plateau continental du golfe du Lion en fonction de la profondeur et d'un gradient est/ouest, (2) d'analyser les fluctuations annuelles d'abondance des juvéniles, notamment pour les trois printemps au cours desquels leur écologie trophique a été étudiée (i.e. 2002, 2003 et 2004 cf chapitres III et IV), et (3) d'évaluer la variabilité spatio-temporelle de la qualité des principaux habitats des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion par le biais des indices de condition.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Répartition spatiale des juvéniles de merlu

2.1.1. Protocole d'étude et échantillonnage

L'estimation de l'abondance des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion a porté sur le printemps, il s'agit de la période où leur abondance est maximum. Les données utilisées proviennent des campagnes MEDITS qui visent à établir des indices d'abondance d'espèces démersales et benthiques. La méthode d'échantillonnage par chalutage mis en œuvre annuellement dans le cadre de ces campagnes est standardisée afin d'en permettre la comparaison (cf Chapitre I § 4.1.1 pour le détail du protocole).

Les résultats d'abondance présentés dans ce paragraphe sont organisés en deux parties. Une première partie a consisté à étudier les principales tendances de la répartition en taille des juvéniles de merlu (longueur totale (LT) de 5 à 24 cm) au printemps dans l'ensemble du golfe du Lion. Les données utilisées pour cette analyse comprennent les années 1995 à 2005, et les traits de chalut retenus sont ceux situés sur le plateau continental (profondeur de 20 à 130 m). Les traits de chalut réalisés à des profondeurs supérieures à 130 m n'ont pas été exploités car ils sont insuffisamment nombreux (du fait de la topographie à ces profondeurs) pour effectuer des comparaisons entre les différentes modalités des facteurs étudiés (i.e. année, zone). Les variations spatiales ont été appréhendées en fonction de la profondeur et d'un gradient est-ouest dans le golfe du Lion. Pour cela, deux tranches bathymétriques (20 à 50 m et 60 à 130 m) et quatre zones (Rhône, Montpellier, Agde et Narbonne) ont été considérées (cf Chapitre I fig. I.4.3). Dans une deuxième partie, les abondances des juvéniles ont été estimées dans les quatre secteurs (I, II, III et IV cf Chapitre I fig. I.4.2) et pour les trois années (2002, 2003 et 2004) sur lesquelles a porté l'étude de leur écologie trophique (cf Chapitre III § 2).

Les nombres de traits de chalut utilisés pour déterminer les indices d'abondance sont présentés dans les tableaux II.2.1 et II.2.2.

Tableau II.2.1. Nombre de traits de chalut ayant servi au calcul des indices d'abondance des juvéniles de merlu dans les quatre zones et les deux tranches bathymétriques étudiées (regroupement des données des printemps 1995 à 2005).

Profondeur	Zone				Total
	Rhône	Montpellier	Agde	Narbonne	
20-50 m	34	22	31	40	127
60-130 m	109	121	101	125	456
Total	143	143	132	165	583

Tableau II.2.2. Nombre de traits de chalut ayant servi au calcul des indices d'abondance des juvéniles de merlu dans les quatre secteurs (I, II, III et IV) et pour les trois printemps pour lesquels l'écologie trophique a été analysée dans le cadre de cette étude (2002, 2003 et 2004).

Secteur	Année			Total
	2002	2003	2004	
I	8	10	11	29
II	3	3	3	9
III	9	10	10	29
IV	3	4	3	10
Total	23	27	27	77

2.1.2. Exploitation des données

2.1.2.1. Indices d'abondance

Des indices d'abondance des juvéniles de merlu ont été calculés par classe de taille pour chaque trait de chalut (en nombre d'individus.km⁻²), selon la méthode décrite par Cochran (1977) :

$$A_i = \frac{X_i}{SC_i}$$

- où,
- A_i est l'abondance de la classe de taille considérée dans le trait i
 - X_i la somme des individus dans le trait i
 - SC_i la surface couverte pendant le trait i , $SC_i = E_i \times V_i \times D_i$ avec pour le trait i :
 - E_i l'écartement d'ailes moyen mesuré, V_i la vitesse moyenne de pêche et D_i la durée du trait

Des densités moyennes de juvéniles de merlu ont ensuite été calculées par année et / ou saison et / ou secteur :

$$\bar{A}_j = \frac{\sum_{i=1}^{n_j} A_i}{n_j}$$

- où,
- \bar{A}_j est la densité moyenne de la classe de taille considérée des juvéniles de merlu pour la modalité j
 - n_j est le nombre de traits de chalut de la modalité j.

2.1.2.2. Traitements des données

Les fluctuations annuelles de la densité des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm au printemps ont été analysées entre les années 1995 et 2005 pour l'ensemble des juvéniles et pour chacun des quatre groupes de taille identifiés : 5-9, 10-14, 15-19 et 20-24 cm (cf Chapitre III § 2.3.1 et 3.1).

La répartition sur le plateau continental des différents groupes de juvéniles en fonction de la profondeur (20 à 50 m et 60 à 130 m) et d'un gradient est-ouest (zones : Rhône, Montpellier, Agde et Narbonne) a également été étudiée à partir des densités des printemps 1995 à 2005. L'effet de la profondeur et de la zone sur les densités a été testé, toutes années confondues, avec une analyse de variance pour chaque groupe de taille de juvéniles pris séparément, après avoir effectué une transformation logarithmique des densités afin de normaliser les données et de stabiliser les variances (Legendre et Legendre 1998).

Enfin, pour les printemps 2002 à 2004 les variations spatiales et annuelles des densités des juvéniles de merlu ont été analysées dans les quatre secteurs (I, II, III et IV) sur lesquels porte l'étude de l'écologie trophique. Des analyses de variance ont également été utilisées pour identifier les effets de l'année, de la profondeur et de la zone sur les densités (log-transformées) de chaque groupe de taille de juvéniles.

2.2. Qualité des habitats

2.2.1. Protocole d'étude et échantillonnage

Les merlus échantillonnés lors des différentes campagnes de chalutage (Meditis et Mermed) ont été conservés au congélateur (-18°C) jusqu'à l'analyse au laboratoire. Une première étape a consisté à mesurer (longueur totale, mm) et à peser individuellement les merlus (masse totale, 10^{-2} g). Chaque individu a ensuite été disséqué afin de prélever le foie et le tractus digestif. Les masses des individus éviscérés (masse éviscérée, 10^{-2} g) et du foie (10^{-2} mg) ont alors été mesurées. Enfin, une fraction d'environ 1 cm^3 de muscle blanc natatoire dorsal a été prélevé et stocké au congélateur (-18°C) en vue de l'analyse de sa composition en isotopes stables de l'azote et du carbone (cf Chapitre IV § 2.5). Les estomacs ont été conservés dans une solution d'éthanol à 70° pour l'étude ultérieure de leur contenu (cf Chapitre III § 2.1).

Les effectifs des juvéniles de merlu dont la condition a été analysée dans le cadre de cette étude sont présentés par campagne et classe de taille dans le tableau II.2.3. Le choix des

Tableau II.2.3. Effectifs des juvéniles de merlu, regroupés par campagne et classe de taille, dont la condition a été analysée à partir de la masse éviscérée et de la masse du foie des individus (Meditis-2002 : juin 2002, Medits-2003, juin 2003, Mermed1-2004 : mai 2004, Mermed2-2004 : Octobre 2004 ; - : pas de donnée acquise).

Campagnes	Classe de taille	Nombre d'individus	
		Masse éviscérée	Masse du foie
Meditis-2002	5-9 cm	32	-
	10-14 cm	173	-
	15-19 cm	103	-
Meditis-2003	5-9 cm	48	26
	10-14 cm	136	136
	15-19 cm	114	112
Mermed1-2004	5-9 cm	183	175
	10-14 cm	171	171
	15-19 cm	80	80
	20-24 cm	35	35
Mermed2-2004	5-9 cm	52	46
	10-14 cm	200	198
	15-19 cm	195	188
	20-24 cm	148	147
	Total	1670	1314

groupes de taille repose sur la composition de leur bol alimentaire (cf Chapitre III § 2.3.1 et 3.1). Le jeu de données est constitué au total de 1670 et 1314 individus pour la masse éviscérée et la masse du foie respectivement. Il faut noter que la masse du foie n'a pas été mesurée sur les merlus échantillonnés au printemps 2002, et que les différences d'effectif entre l'analyse à partir des masses éviscérées et celle à partir des masses du foie, sont dues au mauvais état de certains foies qui n'ont donc pu être pesés.

2.2.2. Exploitation des données

2.2.2.1. Indices de condition

La condition d'un poisson peut être évaluée avec plusieurs méthodes qui comprennent les mesures morphométriques, physiologiques et biochimiques (e.g. la teneur en lipides). La condition des juvéniles de merlu a été étudiée à l'aide de deux indices : (1) l'un morphométrique, le facteur de condition relative (Le Cren 1951), et (2) l'autre physiologique, l'indice hépato-somatique. Ces deux indices sont simples et rapides à mettre en œuvre, et se calculent pour chaque individu de la façon suivante :

Facteur de condition relative (Kr) : $Kr = \frac{ME}{MEe}$

Indice hépato-somatique (HSI) : $HSI = 100 \times \frac{MF}{ME}$

Avec, - ME : masse éviscérée de l'individu (g)

- MEe : masse éviscérée estimée (g), correspondant à la masse moyenne des individus de la même taille dans la population considérée

- MF : masse du foie de l'individu (g)

Le facteur de condition relative a été déterminé à partir de la masse éviscérée de l'individu, et non pas de sa masse totale, pour ne pas prendre en compte la masse du bol alimentaire et un éventuel développement gonadique chez les plus grands individus. En effet, le bol alimentaire

induit un biais du fait d'une réplétion variable d'un individu à l'autre, d'autant plus que le contenu de l'estomac représente une proportion importante de la masse totale de l'individu chez un poisson juvénile.

Kr exprime le rapport entre la masse éviscérée de l'individu et la masse moyenne des individus de la même taille, dans la population considérée. Cette masse estimée a été calculée à partir des paramètres de la relation $\log_{10} ME = f(\log_{10} \text{Longueur Totale})$ réalisée sur les 1670 individus du jeux de données (fig. II.2.1) :

$$\text{Masse éviscérée estimée (MEe)} : \quad MEE = 10^b \times LT^a$$

- Avec,
- LT : longueur totale de l'individu (cm)
 - a : pente de la relation, ici a = 3,3631
 - b : ordonnée à l'origine de la relation, ici b = -2,6568

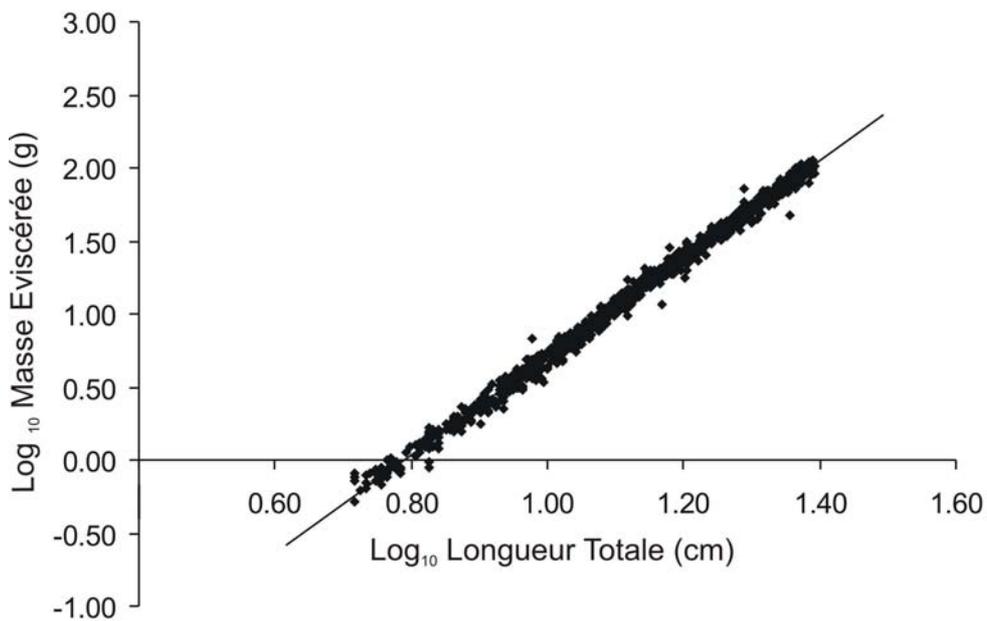


Figure II.2.1. Relation, exprimée en \log_{10} , entre la masse éviscérée (g) et la longueur totale (cm) des merlus (données : n = 1670 individus des campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004 ; statistiques de la régression linéaire : $R^2 = 0,99$, $p < 0,001$).

De nombreuses formulations sont utilisées pour analyser la relation taille-masse chez les poissons (revues par Bolger et Connoly 1989, Blackwell *et al.* 2000, Froese 2006). L'hypothèse généralement admise pour interpréter ces formulations est la suivante : à taille équivalente, un individu dont la masse est plus élevée présente une meilleure condition (Lambert et Dutil 1997, Blackwell *et al.* 2000, Froese 2006). Le facteur de condition relative a été retenu dans le cadre de cette étude car il permet l'analyse de la condition d'individus d'une même population indépendamment de leur taille (Le Cren 1951). Cet indice permet donc de déterminer l'effet de facteurs tels que la saison, l'année et la localisation spatiale sur la condition sans aucun biais lié à la taille des individus étudiés. En effet, le facteur de condition des poissons est souvent exploré avec l'indice de Fulton qui repose sur l'hypothèse d'une croissance isométrique. Lorsque cette hypothèse est fautive, c'est-à-dire que la croissance est allométrique comme c'est le cas chez la plupart des espèces (Martin 1949, Le Cren 1951), des problèmes de corrélation apparaissent entre le facteur de condition et la taille (Lambert et Dutil 1997), introduisant des biais dans l'analyse d'autres facteurs. Le deuxième intérêt d'utiliser le facteur de condition relative est qu'il se révèle très pertinent pour détecter les situations qui résultent d'un stress physiologique prolongé sur une partie de la population (Swingle et Shell 1971).

Dans la présente étude, le facteur de condition relative a été calculé avec la masse éviscérée des individus, il est donc très largement influencé par la masse musculaire de l'organisme et fortement lié au métabolisme protéique. L'indice hépato-somatique est, quant à lui, associé au métabolisme lipidique chez les espèces qui stockent leur réserve de lipides principalement dans le foie, comme l'ont démontré divers auteurs chez la morue et d'autres gadidés (Jensen 1979, Holdway et Beamish 1984, Black et Love 1986, Foster *et al.* 1993, Lambert et Dutil 1997). La taille du foie est habituellement reliée à sa teneur en lipides (Love 1974, Adams 1999). Les correspondances entre les indices de condition (Kr et HSI), le contenu en énergie et la composition biochimique des poissons ont été validées, notamment chez la morue (Lambert et Dutil 1997). Kr et HSI sont donc des indicateurs précis des réserves énergétiques d'un organisme et reflètent l'état physiologique des poissons.

La condition est donc un paramètre biologique important des poissons, car les réserves énergétiques ont une influence sur le potentiel de croissance, de reproduction et de survie de l'organisme (Kjesbu *et al.* 1992, Lambert et Dutil, 1997, 2000, Lloret *et al.* 2002). Les poissons qui ont une condition physiologique optimale devraient théoriquement grandir et se reproduire avec succès et donc assurer le maintien ultérieur de la population (Rose 1989).

2.2.2.2. Traitements des données

L'étude des variations spatio-temporelles de la condition des juvéniles de merlu a porté sur le facteur de condition relative et l'indice hépato-somatique. Elle a été réalisée par analyse de variance (ANOVA) pour chacune des quatre classes de taille, après avoir vérifié la normalité des données (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homogénéité des variances (test de Bartlett). Les facteurs analysés sont le secteur (I, II, III et IV), l'année (2002, 2003 et 2004) et la saison (printemps et automne). Des tests de Tukey ont également été effectués pour les comparaisons *post hoc* des moyennes des différentes modalités d'un facteur qui montrait un effet significatif avec l'ANOVA.

Les variations significatives des indices de condition détectées sont de faible amplitude, en particulier pour le facteur de condition relative (de l'ordre de 0,05). Lambert et Dutil (1997) ont mis en évidence les relations entre les indices de condition (Kr et HSI), le contenu en énergie et la composition biochimique des tissus chez la morue. Les régressions établies entre le contenu énergétique du muscle et le facteur de condition d'une part, et le contenu énergétique du foie et l'indice hépato-somatique d'autre part, montrent qu'une faible différence de la condition correspond à une quantité d'énergie significative au niveau de l'organisme (fig. II.2.2).

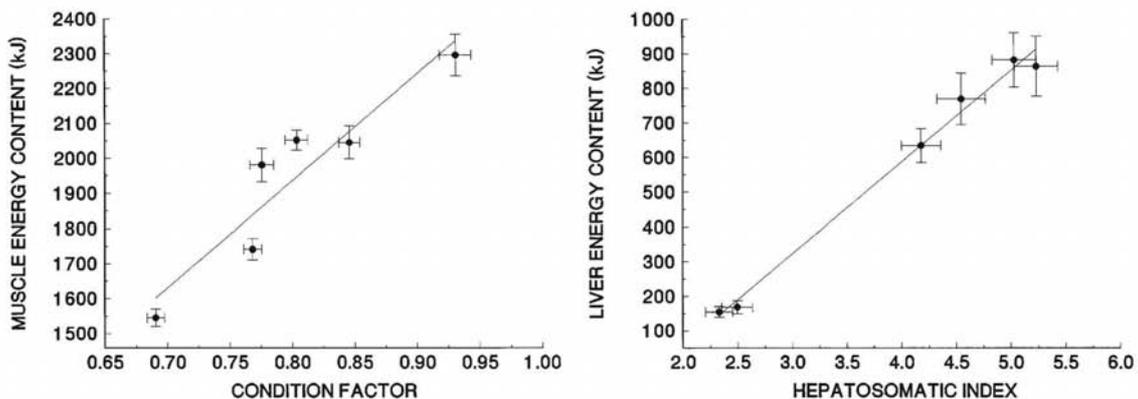


Figure II.2.2. Relation entre le contenu énergétique total du muscle et le facteur de condition (gauche), et le contenu énergétique total du foie et l'indice hépato-somatique (droite) chez la morue, d'après Lambert et Dutil (1997) (Chaque point correspond à la moyenne, \pm erreur standard, de 47 à 76 individus échantillonnés à différentes périodes de l'année).

3. RÉSULTATS

3.1. Indice d'abondance des juvéniles de merlu

3.1.1. Répartition générale des juvéniles au printemps sur le plateau continental

Les résultats d'abondance présentés dans ce paragraphe concernent le plateau continental, et plus particulièrement la partie du plateau comprise entre 20 et 130 m de profondeur. Il s'agit de préciser les principales variations de la densité des juvéniles de merlu (5 à 24 cm) au printemps avec l'année, la profondeur et la zone, à partir des données des campagnes Medits réalisées de 1995 à 2005.

Fluctuations inter-annuelles

Les indices d'abondances des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm au printemps dans l'ensemble du golfe du Lion présentent une forte **variabilité inter-annuelle** (fig. II.3.1). Les printemps 1997 et 2003 sont caractérisés par une très faible densité moyenne (\pm erreur standard), 931 ± 274 et 805 ± 78 individus.km⁻² respectivement. A l'inverse, les densités les plus fortes atteignent $5854 (\pm 729)$ et $7347 (\pm 1205)$ individus.km⁻² en 1998 et 2002 respectivement. Des valeurs intermédiaires sont observées pour toutes les autres années. Elles sont de l'ordre de 2000 à 5000 individus.km⁻² (fig. II.3.1).

Le détail des variations annuelles des densités de chacune des quatre classes de taille étudiées est présenté sur la figure II.3.2. Les densités des merlus de **5-9 cm** fluctuent autour de 1500 individus.km⁻² lors des printemps 1995 à 1999 et 2005. En 2000, 2001, 2002 et 2004, les abondances estimées sont relativement plus élevées (≈ 3000 individus.km⁻²). La valeur la plus faible est observée au printemps 2003 (246 individus.km⁻²). Dans le cas des merlus de **10-14 cm**, les densités sont relativement faibles (< 1000 individus.km⁻²) en 1996, 1997, 1999 et 2003 à 2005 (fig. II.3.2). Deux printemps se distinguent par des densités élevées de ce groupe de taille : 1998 et 2002 (≈ 4000 individus.km⁻²). Au cours des printemps 1995, 2000 et 2001 les valeurs des densités fluctuent autour de 1500 individus.km⁻². Les densités des merlus de **15-19 cm** sont comprises entre 80 et 250 individus.km⁻², à l'exception des printemps 1998 et 2002 pour lesquels les valeurs estimées sont sensiblement plus élevées (respectivement 640 et 460 individus.km⁻²). Les merlus de **20-24 cm** présentent des densités relativement faibles qui varient entre 30 à 110 individus.km⁻² en moyenne d'une année à l'autre.

Les fortes densités de juvéniles observées aux printemps 1998 et 2002 sur le plateau continental du golfe du Lion reposent donc non seulement sur les individus de 5-9 cm, mais surtout sur le groupe de taille 10-14 cm qui présente des valeurs élevées d'environ 4000 individus.km⁻². Il s'agit des deux seuls printemps pour lesquels la densité des juvéniles de 10-14 cm est supérieure à celle des individus de 5-9 cm.

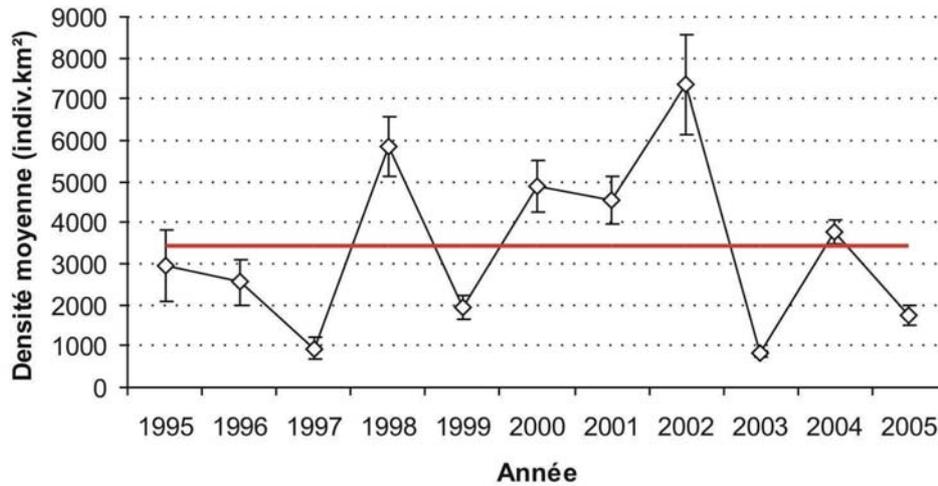


Figure II.3.1. Densités moyennes (individus.km⁻² ± erreur standard) des merlus de 5 à 24 cm sur le plateau continental du golfe du Lion (20 m à 130 m) des printemps 1995 à 2005 (la densité moyenne de la série est représentée en rouge ; le nombre de traits de chalut pour chaque moyenne est compris entre 57 et 66).

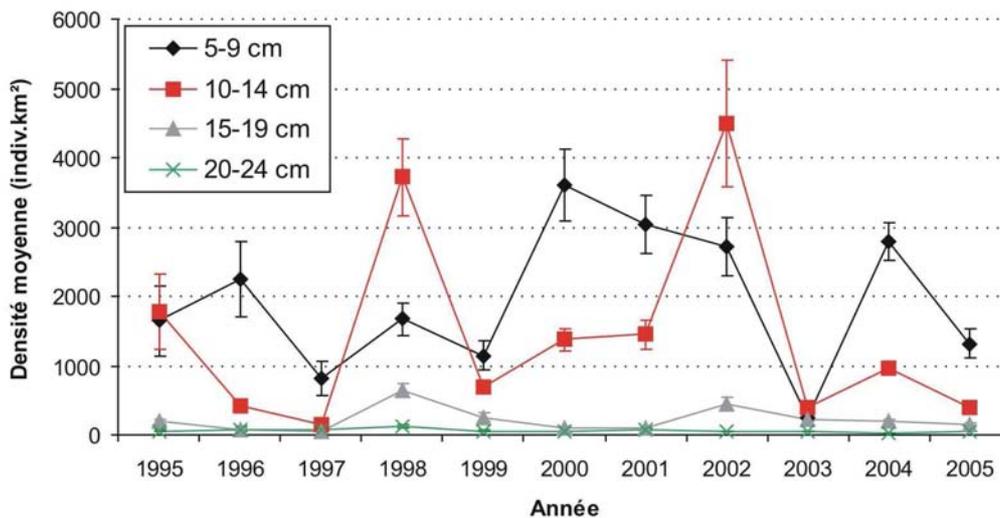


Figure II.3.2. Densités moyennes (individus.km⁻² ± erreur standard) des merlus de 5 à 24 cm regroupés par classe de taille sur le plateau continental du golfe du Lion (20 m à 130 m) des printemps 1995 à 2005 (le nombre de traits de chalut pour chaque moyenne est compris entre 16 et 65).

Les printemps pour lesquels nous avons étudié l'alimentation des juvéniles de merlu (i.e. 2002 à 2004, cf Chapitre III) se révèlent particulièrement intéressants au regard des densités observées, avec des situations très contrastées puisque l'on retrouve à la fois les densités les plus fortes (2002) et les plus faibles (2003) de la série de données. En 2002, les groupes de taille 5-9 cm et 10-14 cm sont présents en forte densité. A l'inverse, les densités de l'ensemble des juvéniles sont très faibles au printemps 2003. Un scénario intermédiaire est observé en 2004 où seuls les merlus de 5-9 cm montrent des densités élevées (du même ordre de grandeur que celles du printemps 2002). Par contre les individus de 10-14 cm sont nettement moins abondants.

Profondeur et zone

Les densités des merlus de 5-9 cm, 10-14 cm et 15-19 cm varient significativement avec la **profondeur** (tab. II.3.1). Les individus de 5-9 cm et 10-14 cm sont plus abondants dans la tranche bathymétrique 60-130 m que dans la tranche 20-50 m (tab. II.3.1 et fig. II.3.3). Les densités moyennes (\pm erreur standard) sont respectivement 2246 (\pm 139) et 818 (\pm 104) individus.km⁻² pour les 5-9 cm, et 1656 (\pm 159) et 957 (\pm 89) individus.km⁻² pour les 10-14 cm. La densité des merlus de 15-19 cm est plus élevée globalement dans la tranche 20 - 50 m

Tableau II.3.1. Résultats des analyses de variance réalisées sur les densités (\log_{10} transformées) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille (données : printemps 1995 à 2005 ; profondeur : 20-50 m et 60-130 m ; zone : Rhône, Montpellier, Agde et Narbonne ; n = 574 traits de chalut analysés).

Classe de taille	Facteur	ddl	F	p	effet
5-9 cm	profondeur	1	23,87	< 0,001	60-130 m > 20-50 m
	zone	3	2,03	0,11	-
	profondeur \times zone	3	1,58	0,19	-
10-14 cm	profondeur	1	5,33	0,02	60-130 m > 20-50 m
	zone	3	2,15	0,09	-
	profondeur \times zone	3	0,50	0,68	-
15-19 cm	profondeur	1	9,08	0,003	20-50 m > 60-130 m
	zone	3	2,39	0,07	-
	profondeur \times zone	3	5,28	0,001	20-50 m rhône > autres
20-24 cm	profondeur	1	0,16	0,69	-
	zone	3	0,72	0,54	-
	profondeur \times zone	3	1,05	0,37	-

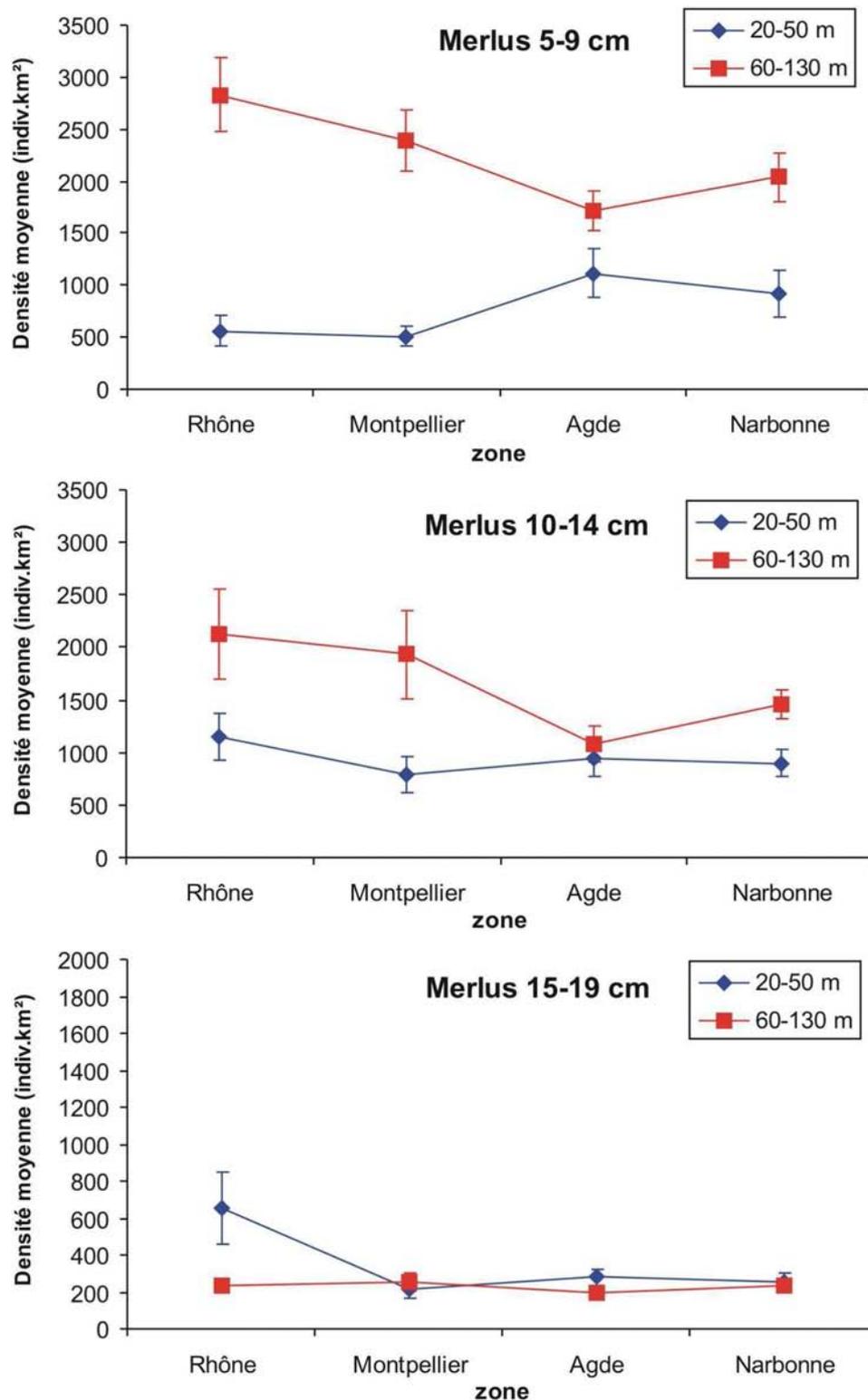


Figure II.3.3. Moyennes (\pm erreur standard) des densités (individus.km⁻²) des merlus regroupés par classe de taille, profondeur (20-50 m et 60-130 m) et zone (Rhône, Montpellier, Agde et Narbonne) (données : printemps 1995 à 2005 ; à noter la différence d'échelle pour la densité de la classe de taille 15-19 cm).

(tab. II.3.1). Mais cette tendance significative est liée à un secteur en particulier. Il s'agit du secteur II (20-50 m dans la zone du Rhône), dans lequel les densités sont significativement supérieures à celles des autres secteurs du golfe du Lion (tab. II.3.1 : interaction profondeur \times zone et fig. II.3.3). Les densités des merlus de 20-24 cm sont homogènes dans les différents secteurs du plateau continental (moyenne comprise entre 48 et 73 individus.km⁻²), et il n'y a pas de variations significatives avec la profondeur ni avec la zone (tab. II.3.1).

A l'exception du groupe de taille 15-19 cm, les densités des juvéniles de merlu ne montrent pas de différence significative avec la **zone** (tab. II.3.1). Mais les densités présentent une tendance liée à la zone pour les merlus de 5-9 cm et de 10-14 cm dans la tranche bathymétrique 60-130 m : les densités moyennes sont plus élevées dans les zones du Rhône et de Montpellier que celles observées dans les zones d'Agde et de Narbonne (fig. II.3.3). L'absence de significativité résulte probablement de la forte variance associée aux densités calculées, du fait d'un effet année prononcé.

3.1.2. Caractérisation des printemps 2002 à 2004

Merlus de 5-9 cm

Les densités des merlus de 5-9 cm varient significativement avec la **profondeur** (ANOVA, ddl = 1, F = 24,34, p < 0,001) et l'**année** (ANOVA, ddl = 2, F = 31,15, p < 0,001). Des densités particulièrement élevées sont observées dans la tranche bathymétrique 60-130 m aux printemps 2002 et 2004, avec des valeurs moyennes de plus de 3000 individus.km⁻² (fig. II.3.4). Au printemps 2003, les merlus de 5-9 cm sont présents en très faible abondance dans les quatre secteurs considérés (de 22 à 183 individus.km⁻²). Dans les secteurs côtiers (II et IV), les densités des individus de 5-9 cm sont élevées au printemps 2004 (de 1110 à 1311 individus.km⁻²) par rapport aux années 2002 et 2003 (fig. II.3.4).

Les densités des merlus de 5-9 cm ne diffèrent pas significativement avec la **zone** (ANOVA, ddl = 1, F = 0,24, p = 0,62). Les valeurs obtenues dans chaque tranche bathymétrique et pour chaque année sont très proches entre la zone du Rhône et celle d'Agde.

Merlus de 10-14 cm

La densité des merlus de 10-14 cm varie significativement avec le **secteur** (ANOVA, ddl = 3, F = 7,63, p < 0,05) et l'**année** (ANOVA, ddl = 2, F = 28,73, p < 0,001). A la différence des

merlus de 5-9 cm, il n'apparaît pas de structuration dans l'espace qui soit récurrente aux trois années (fig. II.3.4). C'est pourquoi il est nécessaire de considérer chaque année séparément.

Au printemps **2002**, de fortes densités sont observées dans le secteur I, elles sont très largement supérieures à celles des trois autres secteurs. Dans la zone d'Agde, les densités des merlus de 10-14 cm sont élevées (de plus de 3000 individus.km⁻²) quelle que soit la profondeur (fig. II.3.4).

Au printemps **2003** les individus de 10-14 cm sont présents en faible densité dans les quatre secteurs considérés (de 189 à 618 individus.km⁻²).

En **2004**, le secteur II se distingue des trois autres, avec une densité moyenne élevée (2669 individus.km⁻²). Les valeurs estimées dans les secteurs I, III et IV sont relativement faibles (de 370 à 795 individus.km⁻²).

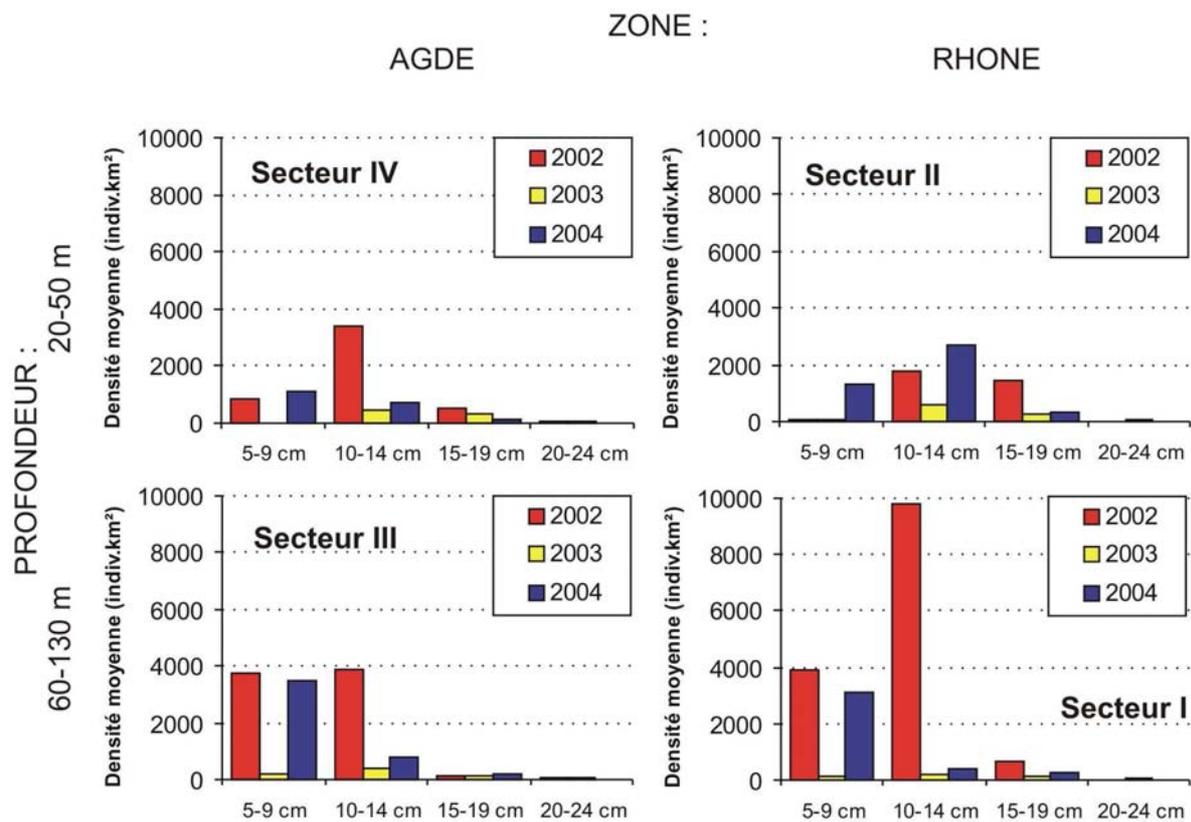


Figure II.3.4. Densités moyennes (individus.km⁻²) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille, année et secteur.

Merlus de 15-19 cm

Les densités des merlus de 15-19 cm varient significativement avec le **secteur** en 2002 (ANOVA, ddl = 3, F = 7,11, p < 0,01) et 2003 (ANOVA, ddl = 3, F = 3,63, p < 0,05). Des valeurs plus élevées sont obtenues dans les secteurs de la tranche bathymétrique 20-50 m par rapport aux secteurs du large (fig. II.3.4). En 2002, les densités sont plus fortes dans la zone du Rhône, avec notamment une valeur particulièrement élevée pour ce groupe de taille dans le secteur II (1448 individus.km⁻²). Au printemps 2004, il n'y a pas de différence significative avec le secteur des densités des merlus de 15-19 cm.

Merlus de 20-24 cm

Les densités de ce groupe de taille sont très homogènes entre les quatre secteurs et les quatre années étudiées (de 21 à 64 individus.km⁻²) (fig. II.3.4). Aucune différence significative n'est observée avec l'année, la profondeur et la zone.

3.2. Indices de condition des juvéniles de merlu

3.2.1. Facteur de condition relative

3.2.1.1. Variations spatiales et inter-annuelles au printemps

Merlus de 5-9 cm

La **variabilité spatiale** du facteur de condition relative (Kr) des merlus de 5-9 cm a été étudiée au printemps 2004, car les effectifs sont en nombre suffisants dans les quatre secteurs à cette période (34 à 50 individus dans chaque secteur). Aux printemps 2002 et 2003, les individus de ce groupe de taille sont principalement présents dans les secteurs du large. Le facteur de condition relative varie significativement avec la profondeur en 2004 (ANOVA, ddl = 1, F = 28,33, p < 0,001), par contre la zone n'a pas d'effet sur la condition (ANOVA, ddl = 1, F = 0,64, p = 0,42). Les merlus des secteurs côtiers (30-50 m) ont un facteur de condition plus élevé que ceux du large (80-100 m) (Kr = 1,06 et 0,98 respectivement) (fig. II.3.5).

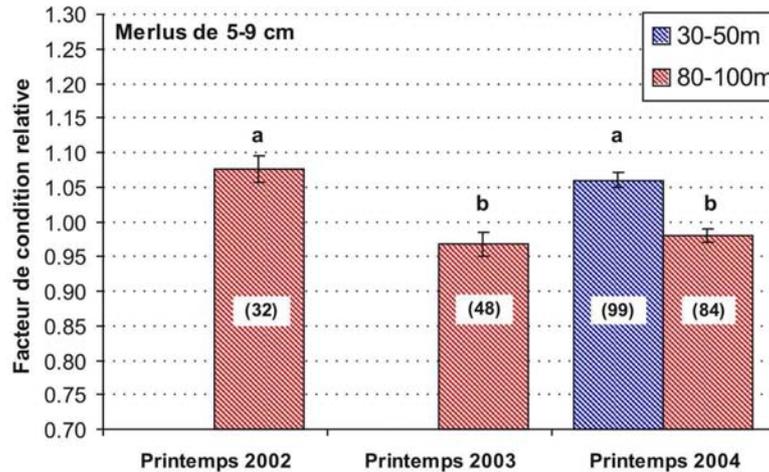


Figure II.3.5. Facteur de condition relative (moyenne \pm erreur standard) des merlus de 5-9 cm regroupés par année et profondeur (les nombres entre parenthèses sont les effectifs des échantillons ; les lettres a et b correspondent aux résultats du test *post hoc* de Tukey et indiquent les moyennes significativement différentes au seuil $\alpha = 0,001$).

Dans la tranche bathymétrique 80-100 m, des **changements annuels** de la condition sont observés entre les printemps 2002, 2003 et 2004 (ANOVA, ddl = 2, $F = 12,860$, $p < 0,001$). Les merlus du printemps 2002 ont un facteur de condition significativement plus élevé ($p < 0,001$) par rapport à ceux de 2003 et 2004 ($K_r = 1,08$, $0,97$ et $0,98$ respectivement) (fig. II.3.5). Le facteur de condition relative est équivalent entre les individus de la tranche bathymétrique 80-100 m en 2002 et ceux localisés à 30-50 m en 2004.

Merlus de 10-14 cm

Au printemps, le facteur de condition relative des merlus de 10-14 cm varie significativement avec l'année, la profondeur et la zone (tab. II.3.2). L'interaction année-profondeur est également hautement significative ($p < 0,001$), c'est pourquoi ces deux facteurs sont étudiés conjointement.

En 2003 et 2004, le facteur de condition des merlus est influencé par la **profondeur**. Il est significativement plus élevé dans les secteurs côtiers que ceux du large (fig. II.3.6). Cette tendance est particulièrement prononcée en 2003 ($K_r = 1,03$ et $0,95$, à 30-50 m et 80-100 m respectivement). Le détail des moyennes par secteur montre que les individus du secteur III présentent la plus faible condition aux printemps 2003 et 2004 (tab. II.3.3). Il n'y a pas de variation du facteur de condition avec la profondeur en 2002 (fig. II.3.6).

Dans la tranche bathymétrique 30-50 m, les **changements annuels** du facteur de condition sont significatifs mais faibles de 1,01 en 2002 à 1,04 en 2004 (fig. II.3.6). En revanche, au large les variations annuelles obtenues sont de plus grande amplitude de 0,95 en 2003 à 1,02 en 2002. L'amplitude des variations passe du simple au double entre la côte et le large ($\Delta = 0,03$ et $0,07$ respectivement). La valeur moyenne de 0,95 en 2003 est particulièrement faible, et se démarque de l'ensemble des autres valeurs (fig. II.3.6).

Tableau II.3.2. Résultats de l'analyse de variance réalisée sur le facteur de condition relative des merlus de 10-14 cm des printemps 2002 à 2004 ($n = 876$; l'effet de l'année, de la profondeur, de la zone ainsi que leurs interactions (\times) ont été testées).

Facteur	ddl	F	p
Année (2002, 2003 et 2004)	2	13,252	< 0,001
Profondeur (30-50 et 80-100 m)	1	16,918	< 0,001
Zone (Rhône et Agde)	1	9,536	< 0,01
Année \times Profondeur	3	6,726	< 0,001
Année \times Zone	3	0,538	0,656
Profondeur \times Zone	1	1,128	0,288
Année \times Profondeur \times Zone	3	1,021	0,383

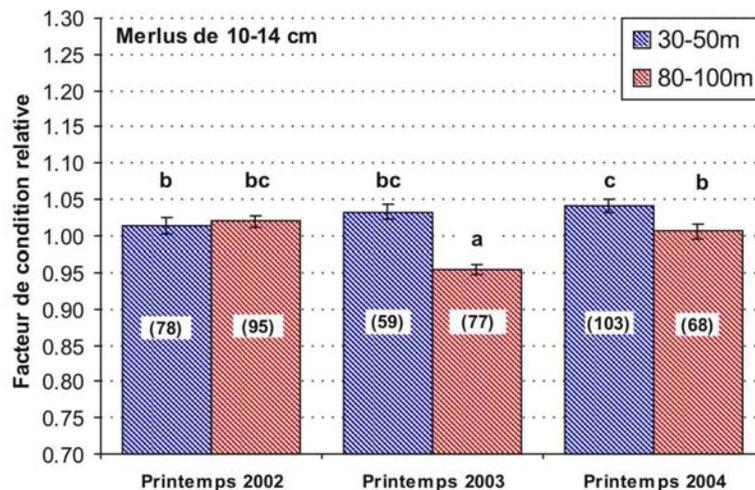


Figure II.3.6. Facteur de condition relative (moyenne \pm erreur standard) des merlus de 10-14 cm regroupés par année et profondeur (les nombres entre parenthèses sont les effectifs des échantillons ; les lettres a, b et c correspondent aux résultats du test *post hoc* de Tukey et indiquent les moyennes significativement différentes au seuil maximum $\alpha = 0,05$).

L'effet significatif de la **zone** sur le facteur de condition des merlus de 10-14 cm observé globalement au printemps (tab. II.3.2) correspond à des valeurs plus élevées dans la zone du Rhône par rapport à la zone d'Agde (Rhône : $K_r = 1,03$ et Agde : $K_r = 1,00$). Cette tendance concerne en particulier les secteurs du large (tab. II.3.3). Pour les printemps 2003 et 2004, le facteur de condition des merlus de 10-14 cm localisés au large est significativement plus élevé dans la zone du Rhône que dans celle d'Agde (ANOVA et test *post hoc* de Tukey au seuil $\alpha = 0,01$).

Tableau II.3.3. Facteur de condition relative des merlus de 10-14 cm regroupés par année et secteur.

Période	Zone	Profondeur	Secteur	—— Facteur de condition relative ——		
				moyenne	erreur standard	effectif
Printemps 2002	Rhône	80-100 m	I	1,03	0,01	46
	Rhône	30-50 m	II	1,01	0,02	50
	Agde	80-100 m	III	1,01	0,02	49
	Agde	30-50 m	IV	1,02	0,02	28
Printemps 2003	Rhône	80-100 m	I	0,97	0,01	44
	Rhône	30-50 m	II	1,03	0,01	47
	Agde	80-100 m	III	0,93	0,01	33
	Agde	30-50 m	IV	1,06	0,02	12
Printemps 2004	Rhône	80-100 m	I	1,03	0,01	26
	Rhône	30-50 m	II	1,05	0,01	53
	Agde	80-100 m	III	0,99	0,01	42
	Agde	30-50 m	IV	1,03	0,01	50

Merlus de 15-19 cm

Au printemps, le facteur de condition relative des merlus de 15-19 cm varie significativement avec la **profondeur** (ANOVA, ddl = 1, $F = 12,88$, $p < 0,001$) et la **zone** (ANOVA, ddl = 1, $F = 15,92$, $p < 0,001$). Par contre, il n'y a pas de changements annuels (printemps 2002, 2003 et 2004) de la condition (ANOVA, ddl = 2, $F = 3,02$, $p = 0,50$). La significativité de l'interaction entre la profondeur et la zone (ANOVA, ddl = 1, $F = 9,71$, $p < 0,01$) montre que les variations du facteur de condition relative avec la profondeur et la zone sont liées au secteur III. Les individus de ce secteur ont un facteur de condition significativement plus faible que ceux des secteurs I, II et IV (fig. II.3.7). Les différences observées entre les secteurs I, II et IV sont non significatives.

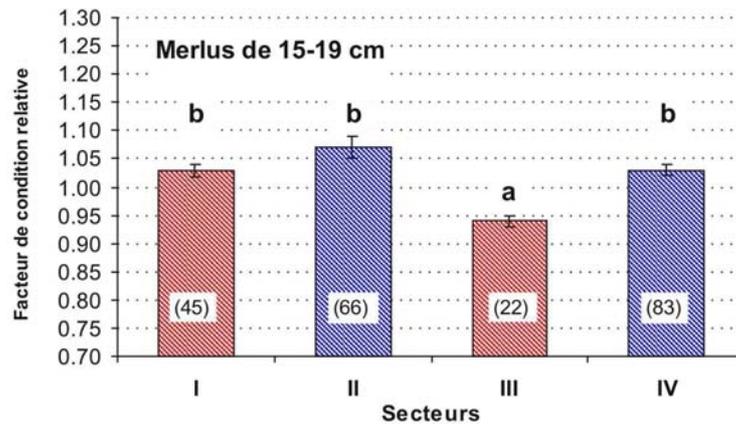


Figure II.3.7. Valeur moyenne (\pm erreur standard) par secteur du facteur de condition relative des merlus de 15-19 cm au printemps (données de 2002, 2003 et 2004 regroupées ; les nombres entre parenthèses sont les effectifs des échantillons ; les lettres a et b correspondent aux résultats du test *post hoc* de Tukey et indiquent les moyennes significativement différentes au seuil $\alpha = 0,001$).

Merlus de 20-24 cm

De même que pour les merlus de 5-9 cm, la **variabilité spatiale** du facteur de condition relative des individus de 20-24 cm a été étudiée au printemps 2004, mais les effectifs de ce groupe de taille sont faibles par rapport aux trois autres groupes (10 à 15 individus dans chaque secteur). Le facteur de condition varie significativement avec la zone (ANOVA, ddl = 1, $F = 22,90$, $p < 0,001$), par contre la profondeur n'a pas d'effet sur la condition (ANOVA, ddl = 1, $F = 0,98$, $p = 0,33$). Les merlus localisés dans la zone du Rhône ont un facteur de condition plus élevé que ceux de la zone d'Agde ($K_r = 1,07$ et $0,96$ respectivement).

3.2.1.2. Variations saisonnières

Seul l'automne 2004 a été étudié, la comparaison saisonnière printemps-automne porte donc uniquement sur cette année. A l'automne, les quatre classes de taille de merlus étudiées ont un facteur de condition relative qui ne varie pas d'un secteur à l'autre, il n'y a donc aucun effet significatif de la profondeur et de la zone à cette saison.

La comparaison, tous secteurs confondus, du facteur de condition des merlus du printemps et de l'automne montre un fort effet saisonnier (fig. II.3.8). Les merlus de 5-9, 10-14 et 15-19 cm ont un facteur de condition significativement ($p < 0,001$) plus élevé au printemps qu'à l'automne. Pour les merlus de 20-24 cm, il n'y a pas de différence saisonnière de la condition.

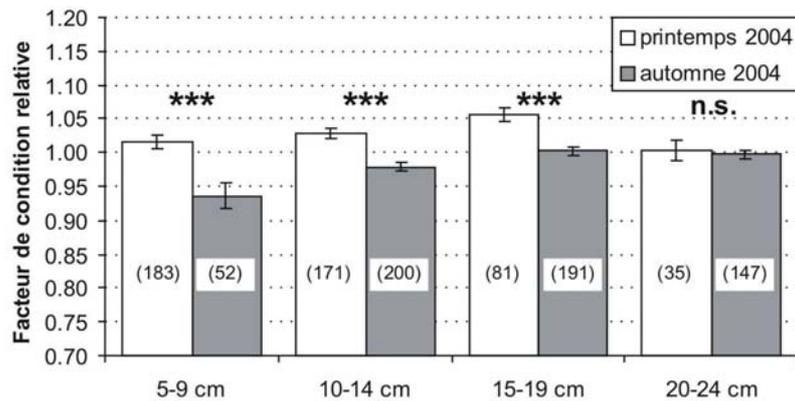


Figure II.3.8. Valeur moyenne (\pm erreur standard) par classe de taille et saison (printemps 2004 et automne 2004) du facteur de condition relative des juvéniles de merlu (les nombres entre parenthèses sont les effectifs des échantillons ; n.s., *** : résultats des tests de Student, réalisées pour chaque groupe de taille, indiquant respectivement les moyennes non significativement différentes et les moyennes significativement différentes au seuil $\alpha = 0,001$).

3.2.2. Indice hépato-somatique

3.2.2.1. Variations inter-annuelles au printemps

L'étude des changements annuels de l'indice hépato-somatique (HSI) des juvéniles de merlu porte sur les printemps 2003 et 2004. Les merlus des quatre classes de taille analysées présentent un HSI significativement plus faible au printemps 2003 qu'au printemps 2004 (tab. II.3.4). La différence de HSI observée entre 2003 et 2004 est de plus grande amplitude chez les individus de 20-24 cm ($\Delta = 0,46, 0,71, 0,60$ et $1,80$ chez les merlus de 5-9, 10-14, 15-19 et 20-24 cm respectivement).

3.2.2.2. Variations spatiales

L'indice hépato-somatique des juvéniles de merlu présente des différences significatives entre secteurs au printemps 2004 et à l'automne 2004. Ces variations sont liées à la zone (Rhône vs Agde), il n'y a pas d'effet significatif de la profondeur (ANOVA, ddl = 1, $F = 0,64$, $p = 0,47$). Au printemps 2004, les merlus de 10-14 cm, 15-19 cm et 20-24 cm ont un HSI significativement plus élevé dans la zone du Rhône que dans la zone d'Agde (fig. II.3.9). La même tendance est observée pour les individus de 10-14 cm et 15-19 cm à l'automne 2004,

mais l'indice hépato-somatique des merlus de 20-24 cm est plus faible dans la zone du Rhône à cette saison. En revanche, la classe de taille 5-9 cm montre des HSI équivalents dans les deux zones au printemps 2004 et à l'automne 2004. Au printemps 2003, les groupes de taille étudiés ont également des indices hépato-somatiques qui ne diffèrent pas d'une zone à l'autre. Finalement, dans la majorité des cas où l'indice hépato-somatique des merlus varie significativement avec la zone, les valeurs obtenues sont plus élevées dans la zone du Rhône (à l'exception des individus de 20-24 cm à l'automne 2004).

Tableau II.3.4. Moyennes aux printemps 2003 et 2004 de l'indice hépato-somatique (HSI) des merlus regroupés par groupe de taille (p : probabilité associée aux tests de Student réalisés pour chaque groupe de taille séparément).

Classe de Taille	Année	moyenne	erreur-standard	effectif	p
5-9 cm	2003	1,22	0,09	26	< 0,001
	2004	1,68	0,17	175	
10-14 cm	2003	1,55	0,04	136	< 0,001
	2004	2,26	0,09	171	
15-19 cm	2003	1,94	0,06	112	< 0,001
	2004	2,54	0,07	80	
20-24 cm	2003	2,38	0,17	21	< 0,001
	2004	4,18	0,25	35	

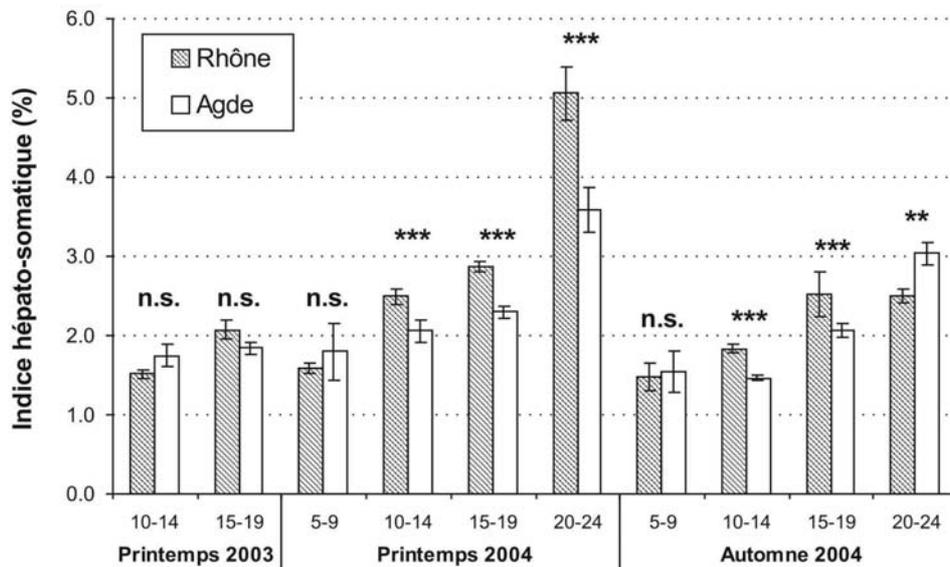


Figure II.3.9. Comparaison inter-zone de l'indice hépato-somatique (HSI) des juvéniles de merlu (moyenne \pm erreur standard) regroupés par classe de taille, année et saison (les effectifs sont compris entre 21 et 102 individus ; n.s., ** et *** : résultats des tests de Student, réalisés pour chaque groupe de taille, indiquant respectivement les moyennes non significativement différentes au seuil maximal de $\alpha = 0,05$ et significativement différentes au seuil $\alpha = 0,01$ et $0,001$).

3.2.2.3. Variations saisonnières

La comparaison du facteur de l'indice hépato-somatique des merlus entre le printemps 2004 et l'automne 2004 est présentée sur la figure II.3.10. Les merlus de 10-14 cm, 15-19 cm et 20-24 cm ont un indice hépato-somatique significativement ($p < 0,001$) plus élevé au printemps qu'à l'automne. Pour les individus de 5-9 cm, il n'y a pas de différence saisonnière de leur HSI. La différence de HSI observée entre le printemps et l'automne est de plus grande amplitude chez les individus de 20-24 cm ($\Delta = 0,54, 0,44$ et $1,46$ chez les merlus de 10-14, 15-19 et 20-24 cm respectivement).

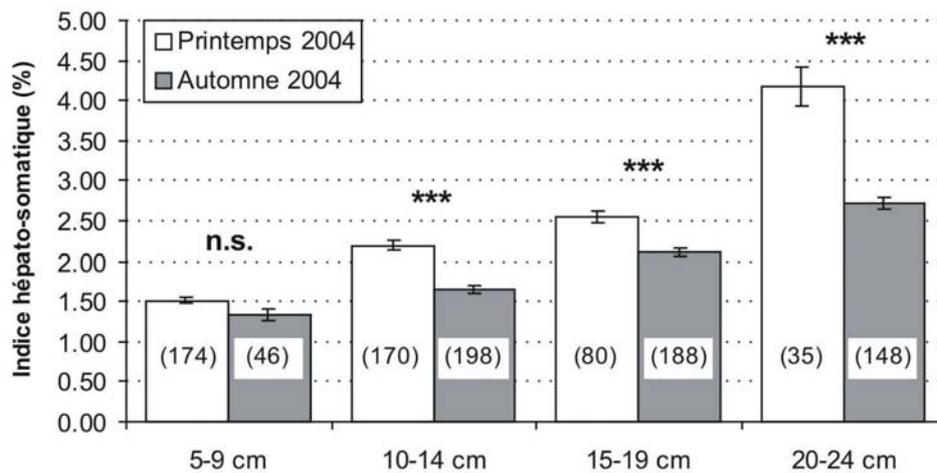


Figure II.3.10. Valeur moyenne (\pm erreur standard) par classe de taille et saison (printemps 2004 et automne 2004) de l'indice hépato-somatique (HSI) des merlus (les nombres entre parenthèses sont les effectifs des différents échantillons ; n.s., *** : résultats des tests de Student, réalisés pour chaque groupe de taille, indiquant respectivement les moyennes non significativement différentes et les moyennes significativement différentes au seuil $\alpha = 0,001$).

4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION

4.1. Répartition des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion

Au printemps, lors du pic principal d'abondance des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion, leur répartition est fortement liée à la taille des individus et à la profondeur. Parmi les différentes profondeurs explorées comprises entre 20 et 130 m, les individus de 5 à 9 cm sont essentiellement associés aux habitats du large (60 à 130 m). Ces secteurs du large constituent également l'habitat principal des merlus de 10 à 14 cm, mais ce groupe de taille occupe secondairement les habitats situés plus à la côte (20 à 50 m). La distribution des juvéniles de 15 à 24 cm est plus homogène sur l'ensemble du plateau continental, à l'exception du secteur côtier localisé face au Rhône (secteur II) dans lequel les individus de 15 à 19 cm sont présents en forte densité par rapport aux autres secteurs du golfe du Lion. La profondeur a non seulement un effet structurant sur la répartition des différents stades de vie du merlu (i.e. de la larve à l'adulte) dans l'ensemble du golfe du Lion (i.e. sur le plateau, la pente et les têtes de canyons) (Recasens *et al.* 1998, Orsi Relini *et al.* 2002, Olivar *et al.* 2003), mais aussi sur les différents stades juvéniles à l'échelle du plateau continental.

La relation entre la taille des poissons et la profondeur a été étudiée par Macpherson et Duarte (1991) chez 77 espèces démersales dans le nord-ouest de la Méditerranée (mer Catalane) et dans le sud-est de l'Atlantique (région de l'upwelling du Benguela). Ces auteurs ont conclu que la taille des individus a tendance à augmenter avec la profondeur chez la plupart des poissons démersaux. Il ont notamment montré cette relation significative chez *Merluccius merluccius* dans le nord-ouest de la Méditerranée, et chez deux autres espèces de merlu (*Merluccius capensis* et *Merluccius paradoxus*) dans le sud-est de l'Atlantique.

La relation taille-profondeur observée résulte des mouvements de migration des individus au cours de l'ontogénie des poissons (Cushing 1976). Selon Macpherson et Duarte (1991), ces déplacements impliquent principalement les jeunes stades (larves et juvéniles) et très peu les adultes. En effet, diverses données disponibles sur des espèces du nord-ouest de la Méditerranée (Sabatès 1990, Olivar *et al.* 2003), du sud-est de l'Atlantique (Olivar 1990) et du nord-est de l'Atlantique (Alvarez *et al.* 2001, 2004) montrent que la distribution des larves est très proche de celle des poissons adultes. Dans l'ouest de la Méditerranée, les œufs et larves de merlu sont localisés au niveau de la rupture du plateau continental et du haut de la pente (autour des 200 m), où les adultes sont présents en forte densité pour pondre (Recasens

et al. 1998, Sartini *et al.* 2002, Olivar *et al.* 2003). Le développement embryonnaire des œufs dure quelques jours (Coombs et Mitchell 1982), il n'y a pas de déplacement significatif des sites de ponte pendant ce stade de développement. Les larves restent dans le plancton jusqu'à leur métamorphose au stade juvénile, qui prend deux mois en moyenne (Motos *et al.* 2000, Morales-Nin et Moranta 2004). Par conséquent, la dérive des larves des sites de ponte vers les zones de recrutement a été associée aux caractéristiques physiques de la région, et en particulier au régime des courants pendant le printemps (Valdés *et al.* 1996, Motos *et al.* 2000). Lorsque la phase larvaire pélagique est terminée, les juvéniles nagent activement vers le fond (pré-recrutement) et s'installent (2,5 à 3 cm de longueur totale) dans les zones de nourricerie sur les fonds du plateau continental compris entre 80 et 150 m selon la région considérée dans le nord-ouest de la Méditerranée (Oliver et Massutí 1995, Recasens *et al.* 1998, Belcari *et al.* 2001, Orsi Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003, Goñi *et al.* 2004).

L'utilisation par les poissons de différents habitats au cours de leur développement (Steves et Cowen 2000) est également liée à des modifications de leur morphologie et de leurs organes sensoriels qui induisent des changements de leurs capacités de déplacement, de prédation ou de tolérance à certains facteurs environnementaux. Chez le merlu, des modifications de la perception des sons (Lombarte et Popper 1994) et de l'acuité visuelle (Mas-Riera 1991, Bozzano et Catalán 2002) ont ainsi été montrées avec la taille des individus.

Mais les changements d'habitat qui ont lieu au cours de l'ontogénie doivent présenter des avantages pour les individus (Macpherson et Duarte 1991). Ces avantages sont probablement liés à des différences bathymétriques de disponibilité de nourriture, de pression de prédation et de compétition (Cushing 1975, 1976, Helfman 1978), et de contraintes physiologiques (Somero *et al.* 1983). Dans le golfe du Lion, l'identification des caractéristiques des habitats du large (60 à 130 m), dans lesquels la majorité des juvéniles < 15 cm sont localisés, est essentielle.

4.2. Fluctuations annuelles de la densité des juvéniles

Les fluctuations inter-annuelles de la densité des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm mise en évidence au printemps sont essentiellement liées aux individus < 15 cm. Le printemps 2002 est l'année où la densité des juvéniles est la plus forte (7347 ind.km⁻²) des 10 années analysées (1995 à 2005) car il y a à la fois des densités élevées de merlus de 5 à 9 cm (2712 ind.km⁻²) et d'individus de 10 à 14 cm (4495 ind.km⁻²). A l'inverse, la densité la plus

faible de la série de données est observée au printemps 2003 (805 ind.km^{-2}), l'ensemble des juvéniles $< 15 \text{ cm}$ sont caractérisés par des valeurs de densité particulièrement basses (246 et 404 ind.km^{-2} pour les 5 à 9 cm et les 10 à 14 cm respectivement). Au printemps 2004, les juvéniles présentent une densité intermédiaire (3796 ind.km^{-2}) proche de la moyenne de la série. Seuls les merlus de 5 à 9 cm sont très abondants (2787 ind.km^{-2}), la densité des individus de 10 à 14 cm (957 ind.km^{-2}) est relativement faible.

Finalement, la densité des juvéniles de merlu de 5 à 9 cm est élevée et similaire aux printemps 2002 et 2004, et particulièrement faible en 2003. Les valeurs estimées diffèrent de plus d'un facteur 10 entre les printemps 2003 et 2002-2004. Les densités élevées de ce groupe de taille aux printemps 2002 et 2004 concernent essentiellement les secteurs du large (60 à 130 m). Et les juvéniles de 5 à 9 cm utilisent secondairement les habitats côtiers (20 à 50 m) en 2004. Les individus de 10 à 14 cm sont présents en densité très élevée au printemps 2002, relativement faible en 2004 et très faible en 2003. Un facteur 4 est observé entre les densités des printemps 2002 et 2004, et un facteur 10 entre 2002 et 2003. Les fortes densités au printemps 2002 reposent majoritairement sur les habitats du large et secondairement sur ceux situés plus à la côte. Au printemps 2004, les juvéniles de 10 à 14 cm sont majoritairement représentés dans le secteur côtier localisé face au Rhône.

L'analyse des densités des juvéniles de merlu $< 15 \text{ cm}$ sur le plateau continental du golfe du Lion montre des variations inter-annuelles importantes, avec en particulier de très faibles valeurs pour les juvéniles au printemps 2003. Une forte variabilité annuelle de la densité des juvéniles de merlu a été soulignée dans le golfe de Gascogne (Sánchez et Gil 2000) et dans différentes régions du nord-ouest de la Méditerranée (Goñi *et al.* 2004, Abella *et al.* 2005). Etant donné l'importance de la densité des individus au stade juvénile sur la dynamique de population d'une espèce (notamment sur la taille de la population), la détermination des causes et des conséquences de sa variabilité est un problème central en écologie marine (Caley *et al.* 1996), mais complexe à appréhender. La densité des juvéniles après leur installation sur le fond représente en effet le produit final d'une série de processus biologiques et physiques dynamiques qui varient spatialement et temporellement (Levin 1996). Les facteurs qui influencent ces processus, comme la fécondation des œufs (e.g. Petersen *et al.* 1992), la croissance et la survie des larves (Cushing 1973), la dispersion ou la rétention des larves (Gaines et Bertness 1992), la sélection de l'habitat lors de l'installation des juvéniles (i.e. le recrutement), et la croissance et la survie des juvéniles après leur installation (Forrester

1990, Hixon et Beets 1993) peuvent donc agir séparément ou ensemble pour produire de la variabilité sur la densité des juvéniles.

Les études portant sur les facteurs qui déterminent la densité des juvéniles chez le merlu sont peu nombreuses et mettent en avant le rôle de la phase larvaire (e. g. Hollowed et Bailey 1989, Sánchez et Gil 2000). Ainsi, Sánchez et Gil (2000) ont décrit l'importance, dans le golfe de Gascogne, du régime des courants (structures hydrographiques à méso-échelle, upwelling ou courant chaud de l'est) lors de la phase larvaire qui peut potentiellement agir en faveur ou contre le succès du recrutement du merlu en contrôlant la dérive des larves vers les nourriceries sur le plateau continental ou au large. Le rôle des mécanismes d'advection au large des larves et des juvéniles sur le recrutement a également été démontré chez le merlu du Pacifique (*Merluccius productus*) par Hollowed et Bailey (1989). Les faibles densités des juvéniles < 15 cm mise en évidence sur le plateau continental du golfe du Lion au printemps 2003 peuvent résulter d'un des processus décrits précédemment (pré-installation, installation ou post-installation) en particulier, ou d'une combinaison de plusieurs d'entre eux.

Par ailleurs, un autre élément peut contribuer à la variabilité annuelle observée sur la densité des juvéniles < 15 cm : la période d'échantillonnage. Dans le golfe du Lion, la ponte du merlu a lieu toute l'année, avec un pic en fin d'automne et qui se poursuit durant l'hiver (Recasens *et al.* 1998). Cette stratégie de reproduction induit généralement deux périodes où la densité des juvéniles est plus importante : le printemps et l'été (Recasens *et al.* 1998). Les juvéniles de 5 à 9 cm échantillonnés sont issus majoritairement de la fin de la période principale de reproduction (i.e. l'hiver), alors que ceux de 10 à 14 cm proviennent du début de la période de reproduction (i.e. l'automne). Etant donné que les échantillonnages réalisés pour estimer les densités des merlus se sont déroulés en fin de printemps-début d'été (juin), les fluctuations inter-annuelles de la densité des juvéniles de merlu < 15 cm observées dans la présente étude sont probablement accentuées par un phénomène de chevauchement des cohortes, issues des reproductions automnale et hivernale.

4.3. Qualité des habitats des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion

Dans la présente étude, les indices de condition mesurés sur les juvéniles de merlu, facteur de condition relative et indice hépato-somatique, montrent des variations spatiales, annuelles et saisonnières dans le golfe du Lion.

Les principales tendances observées dans l'**espace** sont liées à la profondeur (côte vs large) chez les individus < 15 cm, et à la zone (Rhône vs Agde) chez les individus de 15 à 24 cm. Lorsque la profondeur a un effet sur le facteur de condition relative des merlus < 15 cm, des valeurs plus faibles caractérisent les individus du large. Concernant la zone, les merlus de 15 à 24 cm présentent des niveaux plus élevés de leur facteur de condition relative et de leur indice hépato-somatique dans la zone du Rhône par rapport à celle d'Agde.

Les changements de la condition des merlus liés à l'**année** concernent le facteur de condition relative des individus < 15 cm, en particulier dans les secteurs du large. Ainsi, les merlus de 5 à 9 cm ont un facteur de condition relative plus élevé au printemps 2002 qu'aux printemps 2003 et 2004. Pour les individus de 10-14 cm, au large toujours, seul le printemps 2003 se démarque, avec des niveaux de condition particulièrement faibles par rapport à 2002 et 2004. L'indice hépato-somatique des jeunes merlus montre également un fort changement inter-annuel. Au printemps 2003, de faibles valeurs sont obtenues pour chacune des quatre classes de taille étudiées par rapport au printemps 2004.

Le niveau de la condition des juvéniles de merlu est également influencé par la **saison**. Le facteur de condition relative et l'indice hépato-somatique sont tous deux plus élevés au printemps qu'à l'automne 2004 chez les individus de 5 à 19 cm et de 10 à 24 cm respectivement.

Finalement, parmi les variations de la condition mises en évidence dans cette étude, une tendance très nette ressort : au printemps 2003, les merlus < 15 cm ont une mauvaise condition dans les secteurs du large. Ils présentent non seulement de faibles valeurs de leur indice hépato-somatique mais aussi de leur facteur de condition relative, et les valeurs mesurées pour ces individus sont les plus faibles de l'ensemble du jeu de données analysé. A l'inverse, le printemps 2002 est caractérisé par des niveaux élevés du facteur de condition des juvéniles < 15 cm dans l'ensemble des secteurs étudiés, particulièrement fort pour les individus de 5-9 cm au large comparativement aux autres années.

Les indices de condition, et en particulier le facteur de condition et l'indice hépato-somatique, ont été utilisés dans plusieurs études comme indicateurs du « bien-être », de l'état nutritionnel ou de l'histoire nutritionnelle des poissons (Hawkins *et al.* 1985, Pederson et Jobling 1989, Foster *et al.* 1993). Ces deux indices de condition reflètent en effet les réserves énergétiques de l'organisme, comme Lambert et Dutil (1997) l'ont montré chez la morue. Ces auteurs précisent que l'indice hépato-somatique est un très bon indicateur des réserves totales de lipides de l'organisme, chez la morue comme chez les autres gadidés (Jensen 1979), puisqu'il

s'agit de l'organe de stockage de ces composés (Black et Love 1986, Foster *et al.* 1993). L'indice hépato-somatique est donc révélateur de l'accumulation des lipides durant des conditions environnementales favorables, et de leur utilisation pour le développement gonadique ou durant des conditions environnementales difficiles (Love 1974, Adams 1999). Dans le cas des juvéniles de merlu, les variations mesurées de l'indice hépato-somatique sont très probablement liées à des différences de conditions environnementales, et non pas aux processus de mobilisation d'énergie pour la synthèse des tissus reproducteurs. A la différence de l'indice hépato-somatique, le facteur de condition relative est associé au métabolisme protéique. En effet, la plupart des protéines sont localisées dans le muscle, et ce tissu représente la majorité de la masse somatique de l'organisme. Le muscle a donc une large influence sur le facteur de condition relative (Lambert et Dutil 1997). Ces deux compartiments (lipides du foie et protéines du muscle) sont en étroite relation. Ainsi, pendant les périodes de jeûne, il a été montré chez la morue qu'il se produit dans un premier temps une mobilisation des lipides (du foie), suivie de la mobilisation des protéines musculaires (Hemre *et al.* 1993). Au printemps 2003, les faibles valeurs de l'indice hépato-somatique et du facteur de condition relative des juvéniles de merlu (< 15 cm) mises en évidence au large résultent probablement de l'épuisement des réserves lipidiques du foie suivi de l'utilisation des protéines pour assurer le maintien des processus métaboliques de base (Pangle et Sutton 2005). Ces résultats indiquent que les conditions environnementales, à cette période et à cette profondeur, étaient probablement défavorables aux juvéniles de merlu, et ceci depuis une période relativement prolongée. Les deux indices de condition utilisés fournissent en effet un aperçu sur les réponses à court (indice hépato-somatique) et à moyen (facteur de condition relative) termes de l'organisme aux conditions de son environnement (Lambert et Dutil 1997). Dans divers écosystèmes d'eau douce et marins, des variations du niveau de la condition de populations de poissons ont été mises en relation avec les caractéristiques de leur habitat (Grecay et Targett 1996, De Silva *et al.* 1998, Fitzgerald *et al.* 1998, Chouinard et Swain 2001, Lloret *et al.* 2002, Rätz et Lloret 2003). Ces variations de la condition traduisent donc des différences de qualité des habitats (Lloret et Planes 2003). Dans la présente étude, la tendance ainsi obtenue avec la zone (quelle que soit l'année) pour les deux indices de condition analysés indique que la zone du Rhône est un habitat de meilleure qualité que la zone d'Agde pour les merlus de 15 à 24 cm. Par ailleurs, la qualité de l'habitat des merlus < 15 cm présente des changements importants avec la profondeur et l'année. Une qualité particulièrement faible des habitats du large est observée au printemps 2003, alors qu'elle est élevée en 2002. Et enfin, la meilleure condition des juvéniles de merlu au printemps par

rapport à l'automne montre un habitat généralement plus favorable aux merlus < 25 cm au printemps dans le golfe du Lion.

Les implications pour les populations de poissons de la différence de qualité de leurs habitats sont importantes. Etant donné le rôle essentiel des réserves énergétiques sur le métabolisme et la physiologie des organismes, leur condition qui témoigne du niveau de ces réserves peut avoir des conséquences sur la santé des individus et donc influencer la survie et le succès d'une population (Lambert et Dutil 1997, Marshall et Frank 1999, Shulman et Love 1999). Il a été montré, chez plusieurs espèces de poissons, que des réserves énergétiques insuffisantes ont conduit à la réduction de leur potentiel reproducteur (fécondité et/ou qualité des oeufs et larves) (Kjesbu *et al.* 1992, Adams 1999, Marshall *et al.* 1999, Lambert et Dutil 2000). Une faible condition (i.e., des réserves énergétiques faibles) peut aussi diminuer les chances de survie d'un individu, conduisant ainsi à une augmentation de la mortalité naturelle (Krivobok et Tokareva 1972, Love 1974, Adams 1999, Shulman et Love 1999). Le jeûne qui résulte de l'épuisement des réserves énergétiques de l'organisme affaiblit les poissons et les rend plus vulnérables à la prédation, en particulier chez les petits individus, ainsi qu'à divers stress environnementaux (Lloret et Planes 2003).

4.4. Conclusions

L'identification des habitats de qualité élevée pour les poissons, qui contribue à la définition de leurs habitats essentiels, est d'un intérêt majeur, notamment chez les jeunes stades plus vulnérables, pour une meilleure compréhension de leur dynamique de population. La présente étude a permis de mettre en évidence la répartition spatiale des différents stades juvéniles de merlu (5 à 24 cm) sur le plateau continental du golfe du Lion lors de la période d'abondance maximale, et d'identifier des variations de la qualité de leurs habitats par la mesure de la condition des poissons traduisant leur réserves énergétiques.

Au printemps, les juvéniles < 15 cm ont une répartition spatiale qui est très fortement liée à la profondeur : la zone du large (fonds de 60 à 130 m) représente l'habitat principal des individus de 5 à 9 et 10 à 14 cm (en terme de densité), et les habitats côtiers (fonds de 20 à 50 m) sont secondairement utilisés par ceux de 10 à 14 cm. L'analyse de la qualité de ces habitats a montré des changements annuels importants pour ceux situés au large. Ils étaient favorables aux juvéniles aux printemps 2002 et 2004, alors qu'au printemps 2003 les faibles

niveaux de condition mis en évidence attestent d'un environnement de moins bonne qualité pour les juvéniles < 15 cm. Les fluctuations annuelles de la densité de ce même groupe de taille sont très marquées pour ces trois printemps et vont dans le sens des résultats de la condition des merlus : les densités sont élevées en 2002 et 2004, et très faibles en 2003. En revanche, les habitats côtiers, qui sont caractérisés par des densités moins fortes que dans les principales zones de nurserie au large, étaient favorables aux individus de 10 à 14 cm pour les trois années étudiées. Ces résultats soulignent l'importance de déterminer la qualité des habitats avec des paramètres physiologiques des poissons (e.g. la condition), et de ne pas utiliser seulement la densité ou la biomasse de l'espèce étudiée. Autrement dit, la densité n'est pas un paramètre suffisant pour identifier les habitats essentiels aux poissons.

La répartition des juvéniles de 15 à 24 cm au printemps sur le plateau continental du golfe du Lion est homogène, à l'exception du secteur côtier de la zone du Rhône qui présente une densité plus élevée des individus de 15 à 19 cm. De même que pour les juvéniles < 15 cm, la qualité des habitats des merlus de 15 à 24 cm montrent des différences, mais elles sont liées à la zone et non pas à la profondeur. Les habitats de la zone du Rhône sont plus favorables que ceux de la zone d'Agde pour les trois printemps analysés.

Les résultats obtenus dans la présente étude mettent en avant des variations de la qualité des habitats des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion. La qualité de l'habitat d'une population résulte d'une combinaison de facteurs (ressources alimentaires, compétition, prédation, facteurs physico-chimiques), il est donc difficile d'identifier la contribution de chacun d'eux sur sa variabilité. Mais une des caractéristiques de l'habitat est généralement considérée comme jouant un rôle majeur sur la condition des poissons : l'alimentation. L'objet du chapitre suivant est d'analyser la variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires utilisées par les juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion.

CHAPITRE III :
STRATÉGIE ET RESSOURCES ALIMENTAIRES DES
JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION

1. INTRODUCTION

La connaissance de l'alimentation des poissons en milieu naturel est une étape indispensable à la compréhension de leur biologie et de leur écologie. Les traits d'histoire de vie (survie, croissance et reproduction), caractéristiques fondamentales du cycle biologique d'une espèce déterminant les paramètres démographiques d'une population (taille et structure en âge), dépendent en effet des sources d'énergie et de nutriments générées par les activités alimentaires des organismes (Wootton 1990). L'alimentation permet ainsi d'expliquer en partie les variations de croissance, certains aspects de la reproduction, de la survie, et des migrations d'une espèce (Rosecchi et Nouaze 1987), et apporte donc des éléments d'explication sur sa répartition spatio-temporelle. Par ailleurs, l'alimentation détermine les relations entre les organismes au sein des communautés marines et le transfert d'énergie entre les niveaux trophiques. La prédation est définie par de nombreux auteurs comme un processus fondamental dans la structuration des communautés biologiques (Hairston *et al.* 1960, Martinez 1995). La connaissance des relations trophiques permet ainsi une meilleure compréhension du fonctionnement des communautés et des écosystèmes.

L'alimentation du merlu européen (*Merluccius merluccius*) a été décrite dans plusieurs études : dans l'Atlantique nord-est (Guichet 1995, Du Buit 1996, Velasco et Olaso 1998), en Méditerranée (Froglia 1973, Papaconstantinou et Caragitsou 1987, Cartes *et al.* 2004, Bozzano *et al.* 2005), et plus particulièrement dans le golfe du Lion (Bozzano *et al.* 1997). La majorité de ces auteurs a analysé les variations ontogéniques de l'alimentation des merlus, alors que l'étude de la variabilité spatiale ou saisonnière est limitée, et les fluctuations inter-annuelles de l'alimentation ne sont jamais prises en compte. Les juvéniles de merlu se nourrissent essentiellement de petits crustacés (euphausiacés, mysidacés et crevettes) et en grandissant la part des poissons (gobies et poissons pélagiques principalement) augmente dans le régime alimentaire. Cependant, les changements ontogéniques ont le plus souvent été décrits en utilisant de larges groupes de taille (au minimum 10 cm) qui ne permettent pas une analyse suffisamment détaillée pour identifier (*a posteriori*) les différents stades d'alimentation chez le merlu. Lorsqu'elles ont été étudiées, c'est le cas uniquement en

Atlantique, les variations spatiales sont traitées à très large échelle. Dans le golfe du Lion, la variabilité de l'alimentation des merlus n'a jamais été examinée dans l'espace. Or, les résultats de la répartition spatiale et des indices de condition obtenus dans le présent travail (cf chapitre II) mettent en évidence l'existence de différents habitats des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, du fait d'une structuration en relation avec la profondeur et avec la distance au Rhône. C'est pourquoi l'étude globale de l'habitat trophique à l'échelle du golfe du Lion n'est pas suffisante, et il est nécessaire d'analyser la dynamique spatiale de l'alimentation des juvéniles de merlu dans cette zone. De plus, dans le golfe du Lion la population de merlu est caractérisée par une abondance maximale des juvéniles durant le printemps (Recasens *et al.* 1998). Il s'agit donc d'une période essentielle dans le cycle biologique, pour laquelle il est non seulement indispensable de déterminer la variabilité spatiale de l'alimentation, mais aussi sa variabilité inter-annuelle.

Dans la présente étude, l'accent a été mis sur l'examen des facteurs de variation de l'alimentation des juvéniles de merlu, car la connaissance de la variabilité de l'alimentation d'une espèce permet d'appréhender son adaptabilité aux fluctuations des ressources alimentaires, et donc de mieux comprendre les variations de son abondance.

Les principaux objectifs de ce chapitre sont (1) d'identifier les différentes ressources alimentaires exploitées par les juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, et en particulier de déterminer celles qui ont un rôle clé dans le régime alimentaire des différents stades de développement de cette espèce, (2) de préciser parmi les facteurs suivants, taille des merlus, localisation spatiale, année et saison, ceux qui ont une influence sur l'alimentation, et au final (3) de caractériser l'habitat trophique des juvéniles dans les zones de nourricerie.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Protocole d'étude

Les merlus échantillonnés lors de quatre campagnes de chalutage (Medit-2002 : juin 2002 ; Medits-2003 : juin 2003 ; Mermed1-2004 : mai 2004 ; Mermed2-2004 : Octobre 2004) ont été conservés au congélateur (-18°C) jusqu'à l'analyse au laboratoire afin de bloquer tout processus de digestion. Après dissection des merlus au laboratoire (cf Chapitre II § 2.2.1 pour le détail de la dissection), les estomacs ont été placés dans une solution d'éthanol à 70° pendant environ 12 heures. L'éthanol permet de raffermir les tissus des proies pour faciliter leur identification ultérieure.

L'intensité de l'alimentation a été analysée avec deux méthodes. Le niveau de réplétion de l'estomac a été déterminé en attribuant un indice de réplétion de 0 à 4 (tab. III.2.1) au moment de la dissection. Cette méthode est subjective, mais la qualité de l'information recueillie est suffisante pour estimer rapidement l'intensité de l'alimentation. La masse du contenu stomacal a également été mesurée pour chaque individu (10^{-2} g).

Tableau III.2.1. Valeur de l'indice de réplétion en fonction du taux de remplissage de l'estomac.

Indice de réplétion	Etat de remplissage
0	Vide
1	Jusqu'à 25 %
2	De 25 à 50 %
3	De 50 à 75 %
4	De 75 % à plein

Les contenus stomacaux ont ensuite été analysés sous loupe binoculaire. Pour cela, les proies ont été triées et déterminées jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible, selon leur état de digestion. Les individus de chaque type de proie ont été comptés et mesurés (Longueur Totale en cm pour les poissons et Longueur Standard en mm pour les crustacés). Mais étant donné l'état de digestion avancée de certaines proies, leur dénombrement est une estimation (e.g. certains crustacés ont été pris en compte sur la seule présence de leurs yeux).

Au cours d'une dernière étape, les proies ont été pesées en poids sec sur balance de précision (10^{-2} mg), après un séchage à l'étuve de 24h à 60°C. Les pesées ont été réalisées par catégorie de proie, en les regroupant par classe de taille centimétrique de merlu d'un même trait de chalut. Ces regroupements ont été effectués afin de réduire l'imprécision de la mesure et le nombre des pesées. En effet, certains estomacs contenaient des proies de très petite taille et en faible nombre.

2.2. Échantillonnage

Les effectifs des juvéniles de merlu dont l'alimentation a été analysée dans le cadre de cette étude sont présentés (1) globalement et par classe de taille dans le tableau III.2.2, et (2) en détail par campagne et classe de taille dans le tableau III.2.3. Le jeu de données repose au total sur l'étude de l'alimentation de 1475 merlus. La classe de taille 10-14 cm est particulièrement bien représentée avec 632 estomacs contenant de la nourriture, soit environ la moitié des estomacs étudiés. L'analyse des variations spatio-temporelles a été détaillée pour les merlus de cette classe de taille car leurs effectifs étaient en nombre suffisant dans les quatre secteurs analysés au cours des quatre campagnes réalisées entre 2002 et 2004.

Tableau III.2.2. Effectifs des juvéniles de merlu, regroupés par classe de taille, dont le contenu stomacal a été analysé (les quatre groupes de taille décrits ont été définis par classification hiérarchique cf § 2.3.1 et 3.1 de ce chapitre).

Classe de taille des merlus	Nombre d'estomacs examinés	Nombre d'estomacs contenant de la nourriture
5-9 cm	529	369
10-14 cm	1061	632
15-19 cm	645	357
20-24 cm	206	117
Total	2441	1475

Tableau III.2.3. Effectifs des juvéniles de merlu, regroupés par campagne et classe de taille, dont le contenu stomacal a été analysé (Meditis-2002 : juin 2002 ; Medits-2003 : juin 2003 ; Mermed1-2004 : mai 2004 ; Mermed2-2004 : Octobre 2004).

Campagnes	Classe de taille des merlus	Nombre d'estomacs examinés	Nombre d'estomacs contenant de la nourriture
Meditis-2002	5-9 cm	253	169
	10-14 cm	529	304
	15-19 cm	243	122
Meditis-2003	5-9 cm	50	35
	10-14 cm	155	100
	15-19 cm	136	82
Mermed1-2004	5-9 cm	188	147
	10-14 cm	177	132
	15-19 cm	80	53
	20-24 cm	35	19
Mermed2-2004	5-9 cm	53	18
	10-14 cm	200	96
	15-19 cm	200	100
	20-24 cm	149	83

2.3. Exploitation des données

2.3.1. Indices alimentaires

La contribution des différentes catégories de proies dans le régime alimentaire des juvéniles de merlu a été analysée avec les trois indices suivants, décrits par Hyslop (1980) :

- *Fréquence d'occurrence F* : Rapport entre le nombre n_i d'estomacs renfermant le type de proie i et le nombre n d'estomacs contenant de la nourriture :

$$F = \frac{n_i}{n} \times 100$$

- *Pourcentage numérique* C_n : Rapport entre le nombre N_i d'individus recensés pour le type de proie i et le nombre total d'individus N des différentes proies rencontrées :

$$C_n = \frac{N_i}{N} \times 100$$

- *Pourcentage pondéral* C_p : Rapport entre le poids P_i des individus recensés pour le type de proie i et le poids total P de toutes les proies rencontrées :

$$C_p = \frac{P_i}{P} \times 100$$

Les informations apportées par F , C_n et C_p sur la stratégie d'alimentation d'une espèce sont différentes, mais complémentaires. Ces indices correspondent à trois approches qui répondent à des questions différentes (Bowen 1983). F fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population (Crisp 1963, Fagade et Olaniyan 1972), C_n renseigne sur le comportement alimentaire du prédateur, et C_p reflète l'importance nutritionnelle des proies (Macdonald et Green 1983). Contrairement à F , C_n et C_p donnent une indication sur l'importance relative des différents types de proies dans l'estomac (Hyslop 1980). C_n est particulièrement approprié pour décrire l'alimentation de prédateurs qui se nourrissent de types de proies de la même gamme de taille (Beyerle et Williams 1968, Guma'a 1978). En effet, C_n tend à sur-estimer l'importance, dans le régime alimentaire du prédateur, des proies de petite taille consommées en grand nombre au détriment des proies plus grandes et moins nombreuses dans le contenu stomacal (Hyslop 1980). A l'inverse, l'utilisation de C_p engendre une sur-estimation de l'importance des proies de grande taille par rapport à celles de petite taille (Hyslop 1980). La complémentarité des informations fournies par ces trois indices conduit traditionnellement à leur utilisation conjointe (Cortés 1997). D'ailleurs, le terme « importance dans l'alimentation » est souvent employé dans la littérature que se soit pour F , C_n ou C_p (Hyslop 1980), mais d'après Tyler (1972) les proies importantes dans le régime alimentaire d'une espèce sont celles qui constituent les sources majeures d'énergie pour l'organisme, c'est-à-dire celles qui représentent une forte proportion en masse du bol alimentaire.

Dans le cadre de notre étude, l'évolution de la stratégie alimentaire avec la taille des individus a été analysée avec les trois indices F , C_n et C_p afin d'identifier de façon détaillée les changements de type de proie qui s'opèrent entre les stades juvéniles (5 cm) et sub-adultes (24

cm). L'utilisation des méthodes numérique, pondérale et d'occurrence permet ainsi d'appréhender les biais liés à la taille des proies, sachant que celles-ci comprennent une large gamme de taille chez les juvéniles de merlu (des crustacés \approx 1 mm jusqu'aux poissons de 12 cm).

En revanche, dans un but de synthèse et de clarté des résultats, l'étude des variations spatio-temporelles de l'alimentation des juvéniles de merlu a été réalisée avec un seul indice alimentaire. Le choix a porté sur le pourcentage pondérale des proies (Cp) car la masse des proies traduit leur importance en terme énergétique pour le prédateur. Etant donné la problématique de notre étude et les autres paramètres analysés sur les juvéniles de merlu (indice de condition cf chapitre II et composition en isotopes stables cf chapitre IV), le pourcentage pondérale des proies est l'indice le plus approprié.

2.3.1. Traitements des données

Changements ontogéniques de l'alimentation

Une analyse par classification hiérarchique a tout d'abord été réalisée à partir de chaque classe centimétrique afin de regrouper les individus par classe de taille de merlu présentant une composition homogène de leur alimentation. L'ensemble des données des quatre campagnes étudiées (Medit-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004) a été analysé. Les variables utilisées pour ce traitement étaient le pourcentage en masse (Cp) des principales catégories de proies rencontrées dans les estomacs (crustacés suprabenthiques, crevettes, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques). L'analyse a été effectuée sur des « individus statistiques » qui correspondent aux regroupement des merlus de la même classe centimétrique au sein d'un même trait de chalut. La méthode de classification employée est celle de la variance minimum de Ward (1963), elle est mise en œuvre sur une matrice de distance Euclidienne. A chaque étape de l'analyse, les paires d'individus ou de groupes qui fusionnent sont ceux qui augmentent le moins la somme des carrés des distances entre les individus et les centroïdes des groupes (Legendre et Legendre 1998). La méthode de Ward est peu sensible à l'effet de chaîne, fréquemment obtenu avec d'autres algorithmes, qui conduit à des arbres de classification difficilement exploitables (Lebart *et al.* 1995). Elle permet, au contraire, d'aboutir à des groupes très contrastés (Lapointe et Legendre 1994).

De plus, pour caractériser l'alimentation des groupes déterminés avec l'analyse par classification, les pourcentages en masse des crustacés suprabenthiques, crevettes, poissons

benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques ont été calculés pour chaque classe centimétrique de merlu.

La composition de l'alimentation des groupes de merlu ainsi identifiés par leur taille (i.e., 5-9, 10-14, 15-19 et 20-24 cm) a ensuite été présentée de façon détaillée, en terme d'occurrence (F), de nombre (Cn) et de masse (Cp) des proies identifiées jusqu'à l'espèce.

Relation taille proie-taille prédateur et réplétion des estomacs

La connaissance de la composition du bol alimentaire constitue l'information essentielle à la compréhension des interactions trophiques, car elle permet de savoir quelles espèces mangent quelles autres. Mais la relation entre la taille de la proie et celle du prédateur est également d'une importance majeure sur la détermination des interactions trophiques entre espèces (Scharf *et al.* 2000).

Afin de tester l'existence d'une relation entre la taille des proies et des juvéniles de merlu, des analyses par régression linéaire ont été réalisées toutes proies confondues, mais aussi pour chacun des groupes de proies. Par ailleurs, des box-plot ont été effectués pour caractériser la gamme de taille des principaux groupes de proies consommées par les jeunes merlus.

La caractérisation du bol alimentaire a également porté sur l'étude de la réplétion des estomacs pour les quatre groupes de taille de merlu. Les pourcentages des différents niveaux de réplétion (tab. III.2.1) ont été calculés par groupe de taille, ainsi que la masse moyenne du bol alimentaire et le nombre moyen de proies dans le bol alimentaire.

Variations spatio-temporelles de l'alimentation

Afin de mettre en évidence les tendances générales de la variabilité spatiale de l'alimentation des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, une première analyse a été réalisée pour chaque groupe de taille de merlu en calculant le pourcentage en masse des principaux groupes de proies dans les quatre secteurs, en regroupant les données de toutes les campagnes (Medit-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004).

Les changements annuels de la composition de l'alimentation des juvéniles de merlu ont été étudiés en comparant le pourcentage en masse des différents types de proies des printemps 2002, 2003 et 2004. Pour les quatre classes de taille, la comparaison a été effectuée tous secteurs confondus, mais aussi de façon sectorisée dans le cas des individus de 10-14 cm. En effet, seul ce groupe de taille présentait des effectifs suffisants dans l'ensemble des secteurs et des campagnes étudiés.

L'analyse des variations saisonnières a porté sur l'alimentation des merlus du printemps 2004 et de l'automne 2004. La démarche adoptée a été similaire à celle utilisée pour l'étude de la variabilité annuelle, c'est-à-dire une comparaison globale (tous secteurs confondus) pour chaque classe de taille et une analyse sectorisée pour les merlus de 10-14 cm.

Enfin, une synthèse des principales variations spatio-temporelles de l'alimentation des merlus < 15 cm a été réalisée avec une analyse par classification hiérarchique, suivant la même méthode que celle employée précédemment pour étudier les changements ontogéniques (variance minimum de Ward). Les variables utilisées sont les pourcentages en masse des amphipodes, euphausiacés, mysidacés, crevettes, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques dans les estomacs des merlus < 15 cm (campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004). L'analyse a été effectuée sur des « individus statistiques » qui correspondent au regroupement des merlus d'une même classe de taille (i.e., 5-9 et 10-14 cm) au sein d'un même trait de chalut. Préalablement à la classification, une analyse en composantes principales (Hotelling 1933) a été effectuée sur les données centrées et réduites. La classification a alors été mise en œuvre sur les coordonnées prédites de l'analyse en composantes principales. Pour cela, les n premières composantes ont été sélectionnées selon deux critères (McGarigal *et al.* 2000) : (1) elles expliquent plus de 75% de la variance du nuage de points étudié, et (2) l'ajout d'une composante supplémentaire contribue très peu à la variance expliquée. En sélectionnant les n premières composantes, l'analyse en composantes principales joue ainsi le rôle d'un filtre en éliminant les dimensions de très faible inertie assimilables à du « bruit » (Lebart *et al.* 1995).

3. RÉSULTATS

L'étude de la composition du bol alimentaire des juvéniles de merlu a porté sur l'analyse de 2441 estomacs au total dont 1475 contenaient des proies, soit 60% d'entre eux.

3.1. Changements ontogéniques de la composition du bol alimentaire

L'analyse de la composition en masse du bol alimentaire par classification hiérarchique (fig. III.3.1) montre une répartition des merlus dans deux principaux groupes de taille : les individus dont la longueur totale est comprise entre 5 et 14 cm et ceux dont la taille varie de

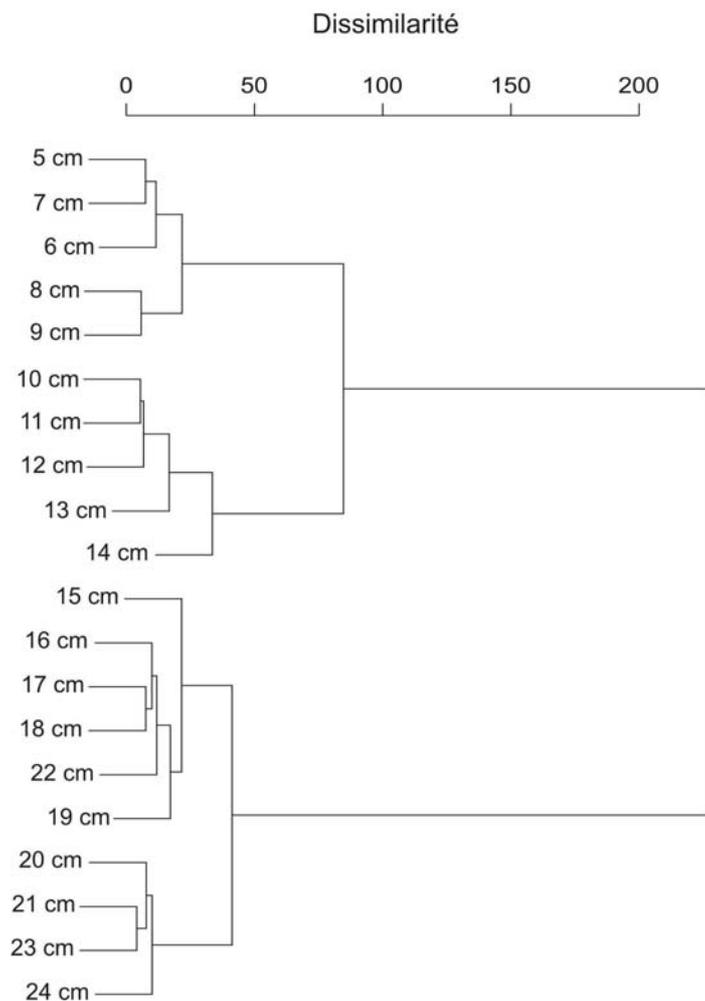


Figure III.3.1. Classification hiérarchique (méthode de Ward) réalisée sur le pourcentage en masse des cinq grands groupes de proies (crustacés suprabenthiques, crevettes, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques) présents dans les contenus stomacaux des merlus identifiés par leur classe centimétrique (données des contenus stomacaux des juvéniles de merlu des campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004).

15 à 24 cm. Au sein de chacun de ces groupes, deux sous-groupes sont mis en évidence. Au final, quatre groupes de taille des juvéniles de merlu homogènes dans la composition en masse de leur bol alimentaire sont identifiés : 5-9 cm, 10-14 cm, 15-19 cm et 20-24 cm.

L'alimentation des merlus est présentée par classe centimétrique sur la figure III.3.2. On observe ainsi les principaux changements de l'alimentation (par grande catégorie de proie) liés à la taille des merlus qui expliquent les regroupements obtenus par classification. Les individus de 5-9 cm ont une alimentation essentiellement basée sur les crustacés suprabenthiques en terme de masse (Cp de 55 à 72%), ils consomment secondairement des crevettes (Cp de 14 à 23%). Les crustacés suprabenthiques sont également des proies importantes pour les merlus de 10 - 14 cm, mais dans une moindre mesure (Cp de 20 à 30%).

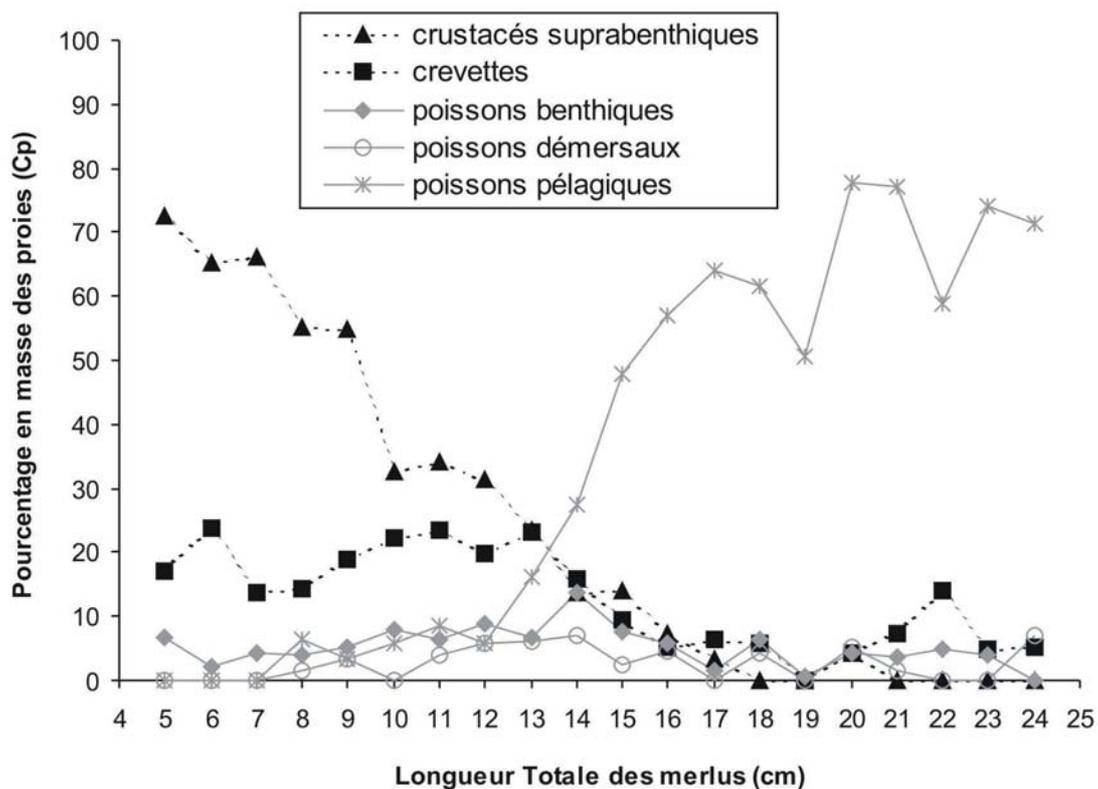


Figure III.3.2. Evolution de la composition par grand groupe de proie du bol alimentaire des juvéniles de merlu avec leur taille (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; les merlus ont été regroupés par classe centimétrique ; les proies ont été regroupées en cinq catégories : crustacés suprabenthiques, crevettes, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques ; données des contenus stomacaux des juvéniles de merlu des campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004).

Leur alimentation est également constituée de crevettes (Cp de 16 à 23%), et de poissons (benthiques 6 à 13%, démersaux 4 à 7% et pélagiques 6 à 26%) dont la proportion augmente au sein de cette classe de taille. A partir de 15 cm, les juvéniles de merlu consomment majoritairement des poissons pélagiques avec des proportions de 48 à 63% chez les individus de 15-19 cm. Cette valeur fluctue autour de 75% pour les individus de 20-24 cm, à l'exception de la classe centimétrique 22 cm dont la proportion de poissons pélagiques est de 60%. Les merlus de 22 cm se nourrissent d'une plus grande quantité de crevettes (Cp = 14%).

L'étude détaillée de la composition du bol alimentaire de chacun des quatre groupes de taille identifiés précédemment est présentée dans le tableau III.3.1.

L'alimentation des **merlus de 5-9 cm** est constituée majoritairement de crustacés. Ces proies sont rencontrées dans 95% des estomacs contenant de la nourriture (Fréquence d'occurrence, F) et représentent 98% des proies en nombre (Pourcentage en nombre, Cn) et 90% en masse (Pourcentage en masse, Cp). Les crustacés consommés par les merlus de 5-9 cm sont principalement des crustacés suprabenthiques (F = 92%, Cn = 89% et Cp = 65%) et secondairement des crevettes (*Natantia*). Les amphipodes (*Westwoodilla* spp), les euphausiacés (*Meganictiphanes norvegica*, *Nyctiphanes couchi*) et les mysidacés (*Leptomysis* spp, *Syriella* spp) sont importants dans les estomacs à la fois en fréquence (F = 38%, 21% et 28% respectivement), en nombre (Cn = 21%, 42% et 24%) et en masse (Cp = 22%, 20% et 21%). Les crevettes sont fréquemment rencontrées dans les estomacs (F = 28%), mais ne correspondent qu'à 15% de la masse totale des proies et 5% en nombre. Il s'agit essentiellement du genre *Philocheras* (F = 17% et Cp = 7%). L'alimentation des merlus de 5-9 cm est constituée très secondairement de poissons (F = 11%, Cn = 1% et Cp = 9%), ceux-ci sont principalement des poissons benthiques (Gobiidés, Cp = 3%) et pélagiques (sardine, Cp = 2%).

Les **merlus de 10-14 cm** ont une alimentation basée essentiellement sur les crustacés, mais seul le pourcentage en nombre des crustacés présente une très forte valeur (Cn > 90%) comme celle observée pour les individus de 5-9 cm (tab. III.3.1). La fréquence d'occurrence (F = 75%) et le pourcentage en masse (Cp = 61%) des crustacés sont importants, mais plus faibles que pour les plus petits individus. Par contre la fréquence de consommation des poissons augmente nettement (F = 38%), ce qui représente une proportion en masse relativement élevée (Cp = 37%). Les principaux types de crustacés consommés par ces merlus sont les mêmes que ceux rencontrés dans les estomacs des plus petits : amphipodes, euphausiacés, mysidacés et crevettes. L'importance des mysidacés et des crevettes (F, Cn et

Tableau III.3.1. Composition détaillée du bol alimentaire des quatre groupes de taille des juvéniles de merlu (F : fréquence d'occurrence des proies ; Cn : pourcentage en nombre des proies ; Cp : pourcentage en masse des proies ; - : proies absentes ; * : indice < 0,1% ; données regroupant les contenus stomacaux des juvéniles de merlu des campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004).

PROIES	Classe de taille des jeunes merlus (cm)											
	5-9			10-14			15-19			20-24		
	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp
CRUSTACES	95,6	98,4	90,1	75,4	91,1	61,6	25,8	34,6	15,8	13,7	12,3	7,5
Suprabenthos	92,4	89,7	65,2	58,2	75,1	33,9	13,7	20,1	7,2	1,8	1,2	0,9
Amphipodes	38,2	21,1	22,7	20,2	9,7	7,7	7,3	7,7	3,5	0,9	0,6	0,8
Cumacés	3,0	1,4	0,7	0,3	0,4	*	-	-	-	-	-	-
Euphausiacés	21,7	42,8	20,2	10,3	37,0	7,4	0,8	3,4	0,9	-	-	-
Isopodes	0,3	*	0,1	0,1	0,1	*	0,6	0,4	0,3	0,9	0,6	*
Mysidacés	28,7	24,3	21,0	26,9	27,8	18,5	5,0	8,6	2,5	-	-	-
Suprabenthos indét.	0,5	0,1	0,6	0,4	0,1	0,2	-	-	-	-	-	-
Natantia	28,7	5,1	15,6	30,4	9,2	21,1	12,3	11,2	6,7	11,1	10,4	6,7
<i>Alpheus</i> sp	0,5	0,1	*	2,8	0,6	1,2	1,7	1,1	0,3	1,7	1,3	*
<i>Philocheras</i> sp	17,6	3,3	7,2	12,3	3,8	5,0	2,5	2,3	0,4	-	-	-
<i>Pontocaris</i> sp	-	-	-	0,1	*	*	0,3	0,2	0,1	-	-	-
<i>Processa</i> sp	3,3	0,5	2,2	2,4	0,7	1,2	1,4	1,8	1,0	1,7	1,3	1,7
Natantia indét.	8,7	1,2	6,2	16,9	4,1	13,7	7,6	5,8	5,0	7,7	7,8	3,5
Reptentia	-	-	-	0,3	0,1	0,2	-	-	-	-	-	-
Crustacés indét.	13,6	3,4	9,3	12,6	7,0	6,3	4,8	3,4	1,9	0,9	0,6	*
POISSONS	11,4	1,5	9,7	38,6	8,6	37,3	82,4	63,3	82,1	92,3	84,4	90,5
p. benthiques	4,1	0,5	3,6	9,9	2,1	9,4	6,7	5,3	6,0	4,3	4,5	4,2
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,4	0,6	-	-	-
<i>Lesueurigobius friesii</i>	1,9	0,2	1,8	3,0	0,7	2,7	1,4	2,0	0,9	0,9	0,6	0,8
<i>Mullus barbatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,4	0,3	1,7	1,3	1,7
<i>Callionymus</i> sp	*	*	*	0,1	*	*	*	*	0,3	-	-	-
Gobiidés indét.	1,9	0,2	1,5	6,5	1,4	6,3	4,2	2,7	4,0	1,7	1,9	1,3
divers	0,3	*	0,3	0,4	0,1	0,4	-	-	-	0,9	0,6	0,4

Tableau III.3.1 (suite). Composition détaillée du bol alimentaire des quatre groupes de taille des juvéniles de merlu (F : fréquence d'occurrence des proies ; Cn : pourcentage en nombre des proies ; Cp : pourcentage en masse des proies ; - : proies absentes ; * : indice < 0,1% ; données regroupant les contenus stomacaux des juvéniles de merlu des campagnes Medits-2002, Medits-2003, Mermed1-2004 et Mermed2-2004).

PROIES	Classe de taille des jeunes merlus (cm)											
	5-9			10-14			15-19			20-24		
	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp	F	Cn	Cp
p. démersaux	1,7	0,2	1,4	3,6	0,7	4,9	1,7	1,1	2,7	6,9	5,1	4,1
<i>Cepola macrophthalma</i>	0,3	*	0,3	-	-	-	0,3	0,2	0,3	2,6	1,9	1,9
<i>Merluccius merluccius</i>	0,5	0,1	0,6	0,9	0,2	0,6	0,6	0,4	0,9	-	-	-
<i>Trisopterus minutus</i>	0,8	0,1	0,6	2,7	0,5	4,3	0,8	0,5	1,5	4,3	3,2	2,2
p. pélagiques	1,9	0,3	1,8	8,5	2,5	10,8	37,0	31,0	57,4	64,1	55,2	72,5
<i>Engraulis encrasicolus</i>	-	-	-	2,0	0,4	1,9	12,3	8,0	13,4	31,6	26,0	29,6
<i>Micromesistius poutassou</i>	-	-	-	0,1	*	0,5	-	-	-	0,9	0,6	0,8
<i>Sardina pilchardus</i>	1,9	0,3	1,8	3,5	1,4	4,4	15,1	15,3	18,8	20,5	18,2	19,6
<i>Trachurus trachurus</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,4	0,6	-	-	-
p. pélagiques indét.	*	*	*	2,9	0,7	3,9	9,2	7,3	24,6	12,8	10,4	22,4
poissons indét.	4,4	0,5	2,9	17,5	3,3	12,2	38,7	25,8	16,0	25,7	20,1	9,7
CEPHALOPODES	0,5	0,1	0,3	1,9	0,4	1,1	2,8	2,0	2,2	3,4	3,2	2,0
POLYCHETES	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2	*	-	-	-
Estomacs analysés		529			1463			645			206	
Estomacs avec proies		369			862			357			117	

Cp) est équivalente dans ces deux premières classes de taille. Par contre, celles des amphipodes et des euphausiacés sont plus faibles pour les trois indices alimentaires dans le cas des merlus de 10-14 cm. Enfin, les poissons consommés sont benthiques (F = 9% et Cp = 9%) et pélagiques (F = 8% et Cp = 10%). Il s'agit surtout de gobiidés et de sardine, *Sardina pilchardus*, respectivement pour ces deux catégories de poissons, comme dans le cas des tous petits merlus.

L'alimentation des **merlus de 15-19 cm** est constituée majoritairement de poissons (F = 82%, Cn = 63% et Cp = 82%), en particulier d'espèces pélagiques (F = 37%, Cn = 31% et Cp = 57%). Deux espèces dominent, *S. pilchardus* (F = 15%, Cn = 15% et Cp = 18%) et l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, (F = 12%, Cn = 8% et Cp = 13%). Les crustacés sont des proies secondaires pour ce groupe de taille, leur importance relative étant surtout numérique (F = 25% et Cn = 34%). La proportion en masse des crustacés est plus faible (Cp = 15%). Les crustacés consommés sont en proportion équivalente du suprabenthos (amphipodes et mysidacés essentiellement) et des crevettes.

Les **merlus de 20-24 cm** ont une alimentation très largement dominée par les poissons, avec de très fortes valeurs de fréquence d'occurrence (F = 92%), de pourcentage en nombre (Cn = 84%) et de pourcentage en masse (Cp = 90%). L'importance des poissons dans le régime alimentaire de ce groupe de taille est plus prononcée que chez les individus de 15-19 cm. Il s'agit principalement de poissons pélagiques (F = 64%, Cn = 55% et Cp = 72%). La première espèce consommée est *E. encrasicolus* (F = 31%, Cn = 26% et Cp = 29%), puis *S. pilchardus* (F = 20%, Cn = 18% et Cp = 19%). La faible proportion de crustacés dont se nourrissent les merlus de 20-24 cm (F = 13%, Cn = 12% et Cp = 7%) est essentiellement constituée de crevettes (F = 11%, Cn = 10% et Cp = 6%). Cette proportion représente la moitié de celle consommée par les individus de 15-19 cm. A noter cependant que les individus de 22 cm se nourrissent d'une plus forte proportion en masse de crevettes par rapport aux autres classes centimétriques comprises entre 15 et 24 cm (fig. III.3.2).

3.2. Taille des proies

En prenant en compte l'ensemble des proies mesurées, la taille de celles-ci augmente significativement (N = 684 ; $R^2 = 0,57$; $p < 0,001$) avec la taille des merlus (fig. III.3.3a). Cette relation s'accompagne d'une augmentation de la gamme de taille des proies qui résulte d'une augmentation de leur taille maximale. Par contre l'analyse séparée de chaque type de

proies (fig. III.3.3b et tab. III.3.2) ne montre pas de relation linéaire significative entre la taille des proies et celle des merlus, à l'exception des mysidacés ($R^2 = 0,472$; $p < 0,001$). Chaque type de proies correspond à une gamme de taille de proies (fig. III.3.4a). Les organismes suprabenthiques (amphipodes, euphausiacés et mysidacés) ont une taille inférieure à 1 cm, les crevettes les plus fréquemment rencontrées dans les estomacs des juvéniles de merlu mesurent entre 1 et 2 cm. Les poissons benthiques (gobiidés) et démersaux (*Trisopterus minutus*) consommés ont une taille comprise entre 3,5 et 5,5 cm pour les premiers, et entre 5,5 et 7,5 cm pour les seconds. Les plus grandes proies des juvéniles de merlu sont des poissons pélagiques (*S. pilchardus* et *E. encrasicolus*) qui présentent le plus souvent une taille de 5 à 10 cm chez les merlus de 10-14 cm et 15-19 cm, mais aussi des tailles plus grandes, 10 à 14 cm chez les merlus de 20-24 cm (fig. III.3.4b et 4c).

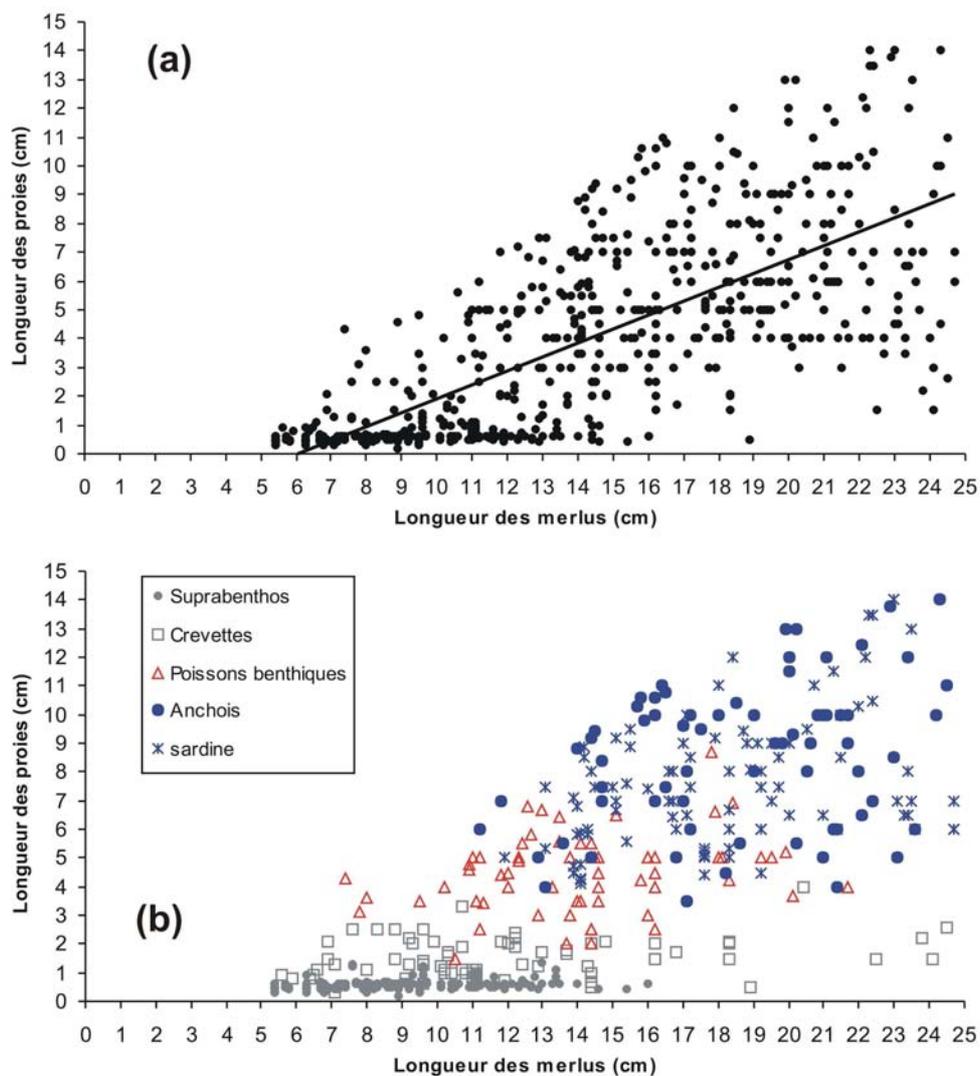


Figure III.3.3. Relation entre la taille des juvéniles de merlu et la taille de leurs proies, (a) tous types de proies confondus ($n = 684$; $R^2 = 0,57$; $p < 0,001$), et (b) par grande catégorie de proies ($n = 553$).

Tableau III.3.2. Paramètres des régressions linéaires testées entre la longueur des proies regroupées par catégorie et la longueur totale des juvéniles de merlu.

Catégories de proies	R ²	p	effectifs
Amphipodes	0,006	0,290	194
Cumacés	-	-	15
Euphausiacés	-	-	13
Mysidacés	0,472	< 0,001	30
Crevettes	0,090	0,120	70
Poissons benthiques	0,040	0,127	59
Poissons démersaux	-	-	16
Poissons pélagiques	0,069	0,062	183

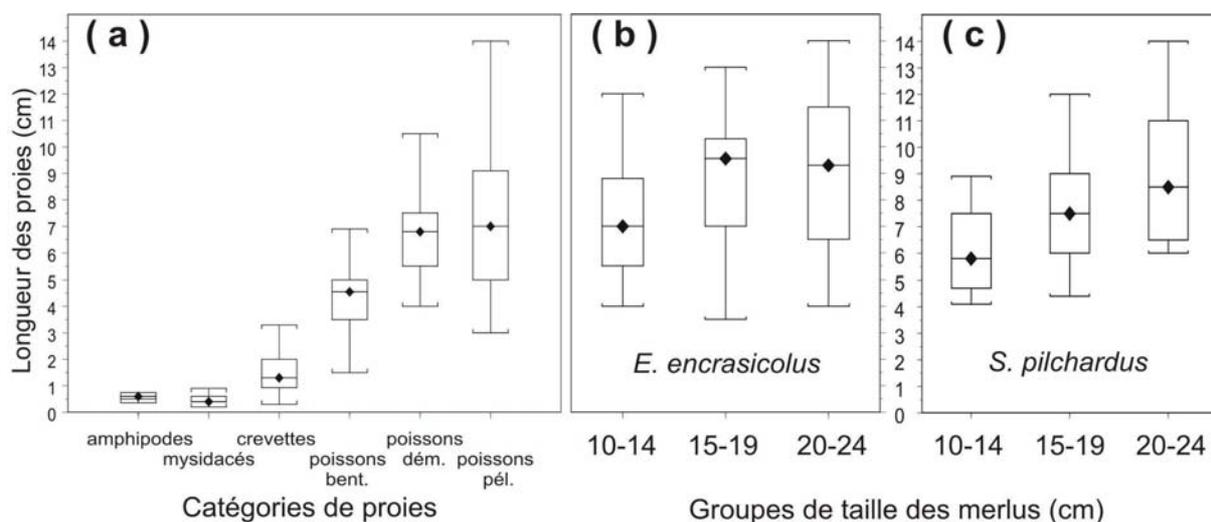


Figure III.3.4. Box-plot de la longueur (cm) des différentes catégories de proies des merlus de 5 à 24 cm (a). La distribution de la longueur des proies est exprimée pour chaque groupe de taille de merlu dans le cas d'*E. encrasicolus* (b) et de *S. pilchardus* (c) (poissons bent. : poissons benthiques ; poissons dém. : poissons démersaux ; poissons pél. : poissons pélagiques ; les losanges représentent la médiane et les boîtes les deux premiers quartiles des différentes distributions).

3.3. Réplétion des estomacs

Les proportions des cinq niveaux de réplétion des estomacs (vide : 0 à plein : 4) des merlus de 5-9 cm sont équivalentes, avec 16 à 23% des individus pour chaque niveau de réplétion (fig. III.3.5). Dans le cas des individus de 10-14 cm, les niveaux de réplétion 1 à 4 sont rencontrés en proportion équivalente ($\approx 15\%$), et une plus forte proportion d'estomacs vides est observée (33%). Les merlus de 15-19 cm et 20-24 cm sont caractérisés par de fortes proportions soit d'estomacs vides (42 et 38% des individus analysés respectivement), soit d'estomacs pleins (28 et 32% respectivement). Les niveaux de réplétion intermédiaires (1, 2 et 3) sont moins fréquents et ne concernent que 6 à 11% des individus. La proportion d'estomacs dont le bol alimentaire a été régurgité est relativement faible (3 à 9%) quel que soit le groupe de taille considéré (fig. III.3.5).

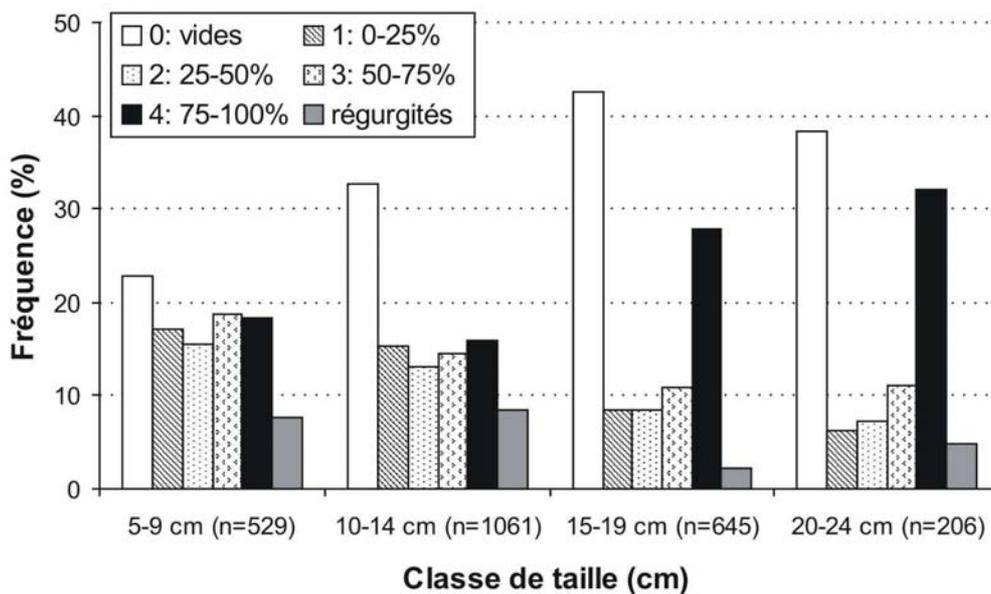


Figure III.3.5. Fréquence des différents niveaux de réplétion des estomacs des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille pour l'ensemble des campagnes.

Pour chaque classe de taille, l'analyse du nombre de proies par estomac et de la masse du bol alimentaire complète l'information apportée par l'indice de réplétion (fig. III.3.6). Les petits merlus ont un bol alimentaire de faible masse (< 1 g pour les merlus de 5-9 cm et 10-14 cm) et constitué de plusieurs proies (8 et 5 en moyenne pour ces deux mêmes groupes de taille) alors que les juvéniles de merlu de plus grande taille consomment une à deux proies au maximum qui représente(nt) un contenu stomacal de masse relativement élevée (2,4 g et 5,1 g en moyenne chez les individus de 15-19 cm et 20-24 cm respectivement).

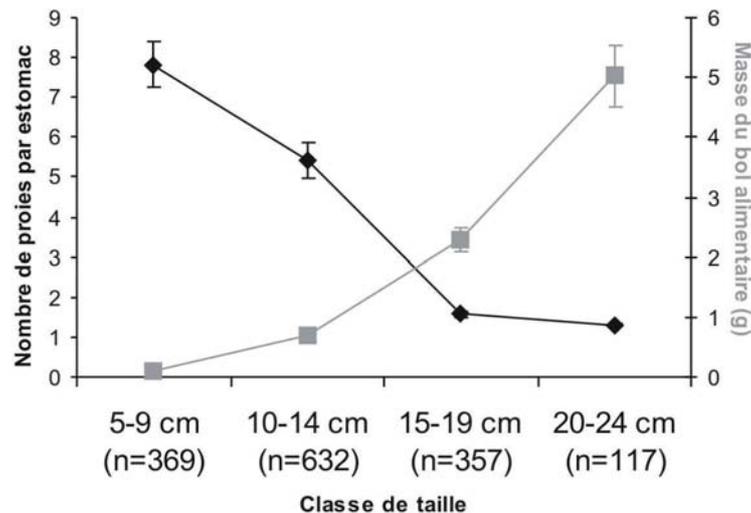


Figure III.3.6. Variation du nombre moyen de proies (\pm erreur standard) dans le bol alimentaire et de la masse totale moyenne (masse fraîche, en g \pm erreur standard) du bol alimentaire des juvéniles de merlu avec leur taille.

3.4. Variations spatiales de l'alimentation

Les changements de l'alimentation dans l'espace ont été analysés pour chaque groupe de taille précédemment identifié, en regroupant les données de l'ensemble des campagnes de cette étude (printemps 2002 à 2004 et automne 2004).

La composition du bol alimentaire des **merlus de 5-9 cm** montre un fort changement avec la profondeur (fig. III.3.7). Dans les secteurs côtiers et en particulier dans le secteur II, les proies principales sont les amphipodes ($C_p = 72\%$ et $C_p = 53\%$ dans les secteurs II et IV respectivement). Au large, l'alimentation des merlus de 5-9 cm est constituée majoritairement de mysidacés ($C_p = 45\%$) dans le secteur I, et d'euphausiacés dans le secteur III ($C_p = 44\%$). Les crevettes (essentiellement *Philocheras* sp) sont consommées secondairement dans les quatre secteurs. Dans le secteur I, leur proportion est plus importante ($C_p = 23\%$). Les individus du secteur IV ont un pourcentage de poissons plus élevé que ceux des trois autres secteurs ($C_p = 21\%$). Ces poissons sont benthiques ($C_p = 8\%$) et pélagiques ($C_p = 7\%$).

L'alimentation des **merlus de 10-14 cm** est basée essentiellement sur les crustacés en terme de masse dans les secteurs du large (I : $C_p = 67\%$ et III : $C_p = 66\%$), viennent ensuite les poissons (fig. III.3.7). Dans les secteurs côtiers, l'importance des poissons est plus élevée dans le secteur II ($C_p = 64\%$), et équivalente à celle des crustacés dans le secteur IV ($C_p = 49\%$).

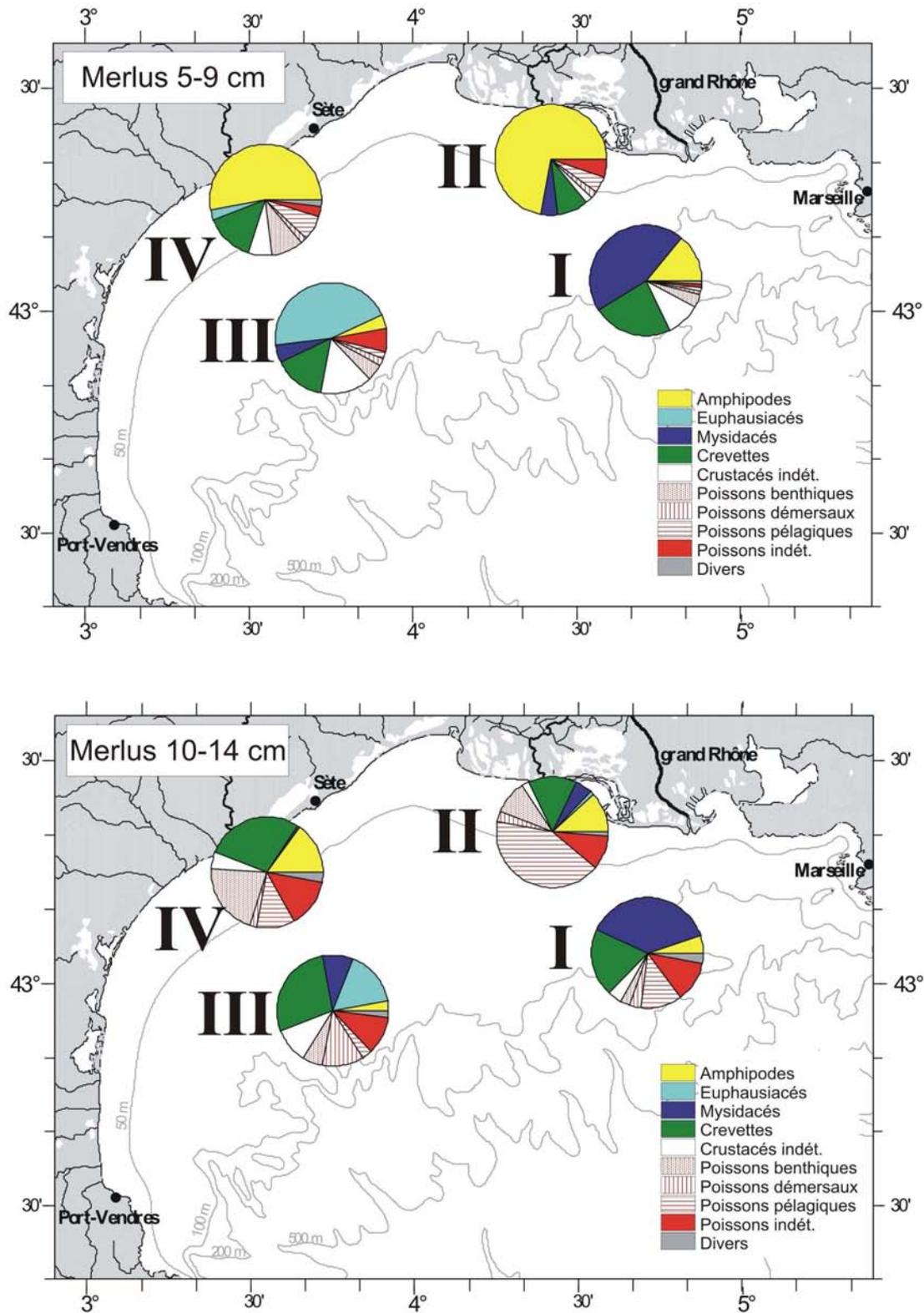


Figure III.3.7. Variations spatiales de la composition du bol alimentaire de chaque groupe de taille des juvéniles de merlu (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 369 et 632 pour les individus de 5-9 cm et 10-14 cm respectivement ; données des printemps 2002 à 2004 et de l'automne 2004).

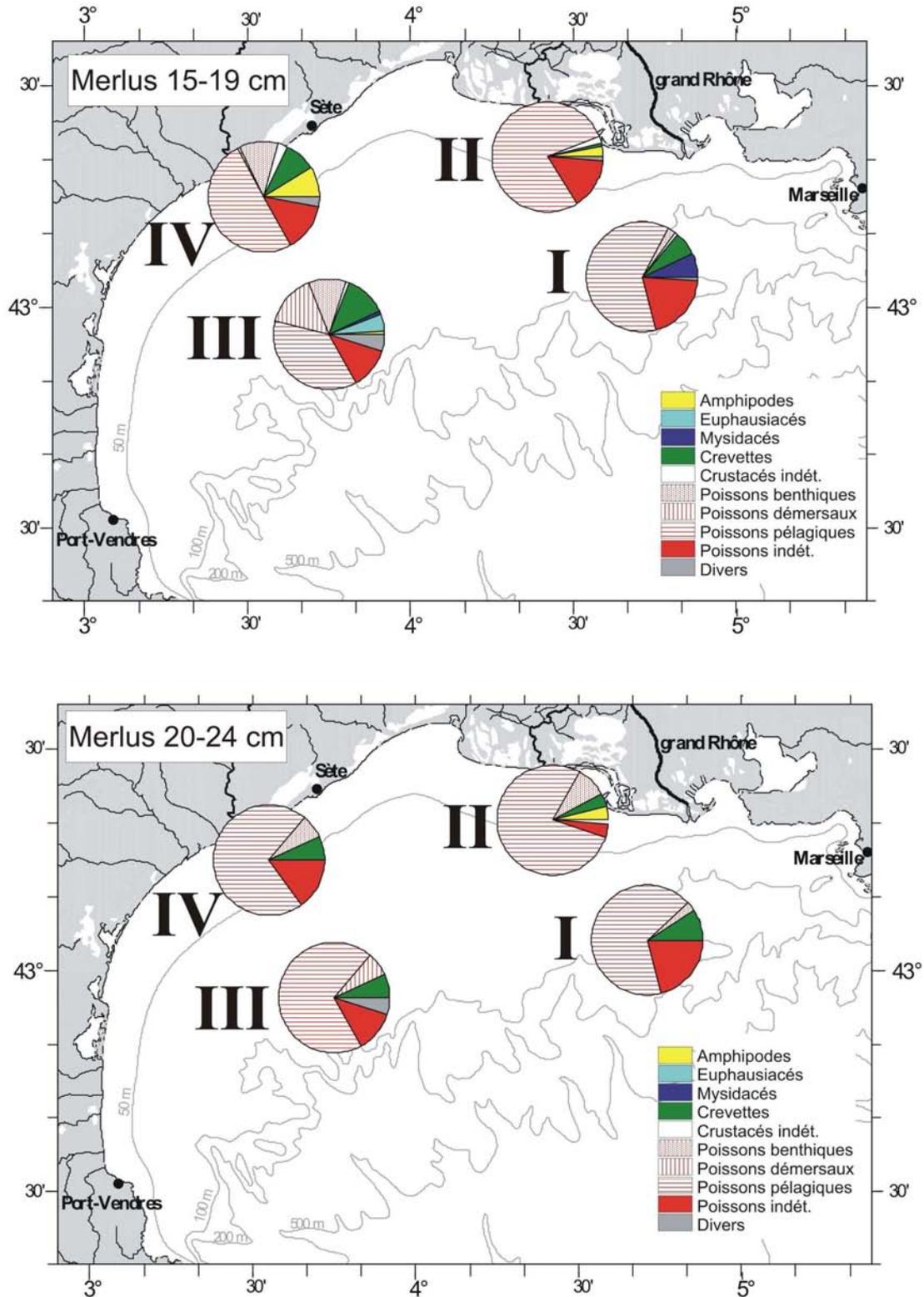


Figure III.3.7 (suite). Variations spatiales de la composition du bol alimentaire de chaque groupe de taille des juvéniles de merlu (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 357 et 117 pour les individus de 15-19 cm et 20-24 cm respectivement ; données des printemps 2002 à 2004 et de l'automne 2004).

Les crustacés consommés au large, dans le secteur I sont principalement des mysidacés (Cp = 38%) et des crevettes (Cp = 19%), et dans le secteur III, il s'agit de crevettes et d'euphausiacés (Cp = 28% et 16% respectivement). Dans les deux secteurs côtiers, les proies crustacées sont des crevettes (II : Cp = 13% et IV : Cp = 28%) et des amphipodes (II : Cp = 11% et IV : Cp = 15%). La forte proportion de poissons observée dans le bol alimentaire des merlus des secteurs côtiers est dominée par les poissons pélagiques dans le secteur II (Cp = 41%), représentés essentiellement par *S. pilchardus* ($\frac{2}{3}$) et *E. encrasicolus* ($\frac{1}{3}$). Dans le secteur IV, les merlus de 10-14 cm se nourrissent plutôt de poissons benthiques de type gobiidés (Cp = 21%), *Lesueurigobius friesii* en particulier. Dans les secteurs du large le faible pourcentage de poissons est constitué d'espèces pélagiques (Cp = 12%), *S. pilchardus* surtout, dans le secteur I, et d'espèces démersales (Cp = 12%), *T. minutus* principalement, dans le secteur III.

Les **merlus de 15-19 cm** ont une alimentation composée majoritairement de poissons dans l'ensemble des secteurs étudiés, avec des proportions plus élevées dans les deux secteurs proches du Rhône (I : Cp = 82%, II : Cp = 92%, III : Cp = 74% et IV : Cp = 75%). Les poissons consommés dans les quatre secteurs sont principalement des poissons pélagiques (Cp moyen de 56%). Le secteur II est caractérisé par une très forte proportion (78%) de ce type de proie. A l'inverse la plus faible valeur est observée dans le secteur III, où le pourcentage de poissons pélagiques (Cp = 36%) représente environ la moitié des poissons consommés (Cp = 74%). Dans les secteurs côtiers, *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* constituent $\frac{2}{3}$ et $\frac{1}{3}$ respectivement de la proportion de poissons pélagiques du bol alimentaire. Dans le secteur I, les deux espèces sont présentes en proportions équivalentes, et dans le secteur III seul *E. encrasicolus* est observé dans les estomacs des individus de 15-19 cm. Dans ce dernier secteur, les merlus consomment secondairement des poissons démersaux (Cp = 15%, dont 10% de *T. minutus*) et benthiques (Cp = 11%). Les poissons benthiques sont également des proies secondaires des merlus de 15-19 cm dans le secteur IV (Cp = 10%). Les proies crustacées, en faible proportion dans le bol alimentaire, sont des mysidacés et des crevettes dans le secteur I, des amphipodes dans le secteur II, des crevettes et des euphausiacés dans le secteur III, et des crevettes et des amphipodes dans le secteur IV.

La composition du bol alimentaire des **merlus de 20-24 cm** est proche dans les quatre secteurs étudiés (fig. III.3.7). Les poissons constituent de 87% à 92% de la masse des proies dans l'ensemble des secteurs, ceux-ci sont essentiellement des poissons pélagiques (Cp de 67% à 78%). Les proportions de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* sont respectivement de $\frac{2}{3}$ et $\frac{1}{3}$ des poissons pélagiques dans les secteurs proches du Rhône. Ces deux espèces sont en

proportions équivalentes dans le secteur IV. Et dans le secteur III, *E. encrasicolus* constitue la totalité de la masse de poissons pélagiques consommés par les merlus de 20-24 cm. Les crustacés dont ce groupe de taille de merlu se nourrit en très faible proportion sont les crevettes dans les quatre secteurs.

3.5. Variations temporelles de l'alimentation

3.5.1. Variations inter-annuelles

L'étude des changements annuels de la composition du bol alimentaire porte sur la comparaison des printemps 2002 à 2004 chez les merlus de 5-9 cm, 10-14 cm et 15-19 cm. Les individus de 20-24 cm ont seulement été échantillonnés en 2004, c'est pourquoi ils ne sont pas inclus dans ce paragraphe. L'analyse de la variabilité inter-annuelle est réalisée (1) tous secteurs confondus pour chacune des trois classes de taille (tab. III.3.3), et (2) par secteur pour les merlus de 10-14 cm (fig. III.3.8).

Les juvéniles de **merlu de 5-9 cm** se nourrissent majoritairement de crustacés lors des trois printemps étudiés. Les proportions de crustacés sont plus élevées en 2002 (Cp = 95%) et 2003 (Cp = 94%) qu'en 2004 (Cp = 83%) (tab. III.3.3). Les types de crustacés consommés montrent des différences avec l'année. En 2002, les euphausiacés (Cp = 42%) et les mysidacés (Cp = 30%) dominent très largement l'alimentation. En 2003, le bol alimentaire des merlus de 5-9 cm est constitué essentiellement de crevettes (Cp = 36%), de mysidacés (Cp = 23%) et d'amphipodes (Cp = 15%). Aucun euphausiacé n'est présent dans le bol alimentaire alors qu'ils étaient dominants en 2002. Les individus de 2004 se nourrissent principalement d'amphipodes (Cp = 48%), et secondairement de crevettes (Cp = 17%) et de mysidacés (Cp = 11%). Les euphausiacés restent très peu présents. Les très faibles proportions de poissons consommées aux printemps 2002 (Cp = 4%) et 2003 (Cp = 5%) sont des espèces benthiques. En 2004, l'importance des poissons dans l'alimentation des merlus de 5-9 cm est plus élevée (Cp = 16%), avec des poissons benthiques (Cp = 5%) et pélagiques (Cp = 4%).

L'alimentation des **merlus de 10-14 cm** présente des changements des proportions crustacés-poissons entre les années étudiées (tab. III.3.3). Les crustacés sont largement dominants dans le bol alimentaire au printemps 2002 (Cp = 73%). Pour les deux autres années, les pourcentages sont plus faibles, avec tout de même une valeur légèrement plus élevée pour les

poissons en 2004 (Cp = 52%) par rapport à 2003 (Cp = 43%). Les crustacés consommés en 2002 sont principalement les mysidacés (Cp = 33%), et secondairement les crevettes (Cp = 17%) et les euphausiacés (Cp = 8%). En 2003, la proportion de crustacés est constituée essentiellement de crevettes (Cp = 29%) et d'un faible pourcentage de mysidacés (Cp = 8%) et d'amphipodes (Cp = 7%). Les crustacés dont se nourrissent les individus de 2004 sont les amphipodes (Cp = 19%) et les crevettes (Cp = 17%). Au printemps 2002, la faible masse des proies poissons (Cp = 25%) est composée d'espèces pélagiques (Cp = 13%) et benthiques (Cp = 4%). L'alimentation des merlus de 10-14 cm au printemps 2003 est caractérisée par un pourcentage plus élevé de poissons (Cp = 45%) notamment benthiques (Cp = 22%), qui correspondent au deuxième type de proies principales après les crevettes. Cette même année, les merlus se nourrissent également de poissons pélagiques (Cp = 14%). En 2004, la classe de taille 10-14 cm consomment majoritairement des poissons pélagiques (Cp = 24%) et en moindre proportion des poissons démersaux (Cp = 10%) et benthiques (Cp = 5%). Les juvéniles de **merlu de 15-19 cm** se nourrissent majoritairement de poissons (Cp = 77 à 86%) essentiellement pélagiques au cours des trois printemps étudiés (tab. III.3.3). La plus forte proportion de ce type de proie est observée en 2004 (Cp = 75%). En 2002 et 2003, les

Tableau III.3.3. Variations annuelles de la composition du bol alimentaire des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; - : proies absente ; * : indice < 0,1% ; valeurs entre parenthèses : nombre d'estomacs avec de la nourriture ; données de juin 2002, juin 2003 et mai 2004).

PROIES	5 - 9 cm			10-14 cm			15-19 cm		
	2002 (169)	2003 (35)	2004 (147)	2002 (304)	2003 (100)	2004 (132)	2002 (122)	2003 (82)	2004 (53)
Crustacés	95,2	94,9	83,9	73,4	52,4	43,2	21,3	18,4	13,1
Amphipodes	3,1	15,0	48,6	3,0	7,8	19,8	3,0	3,3	11,3
Euphausiacés	42,0	-	1,2	8,7	-	0,8	2,5	-	-
Mysidacés	30,8	23,1	11,4	33,8	8,7	2,2	6,1	1,3	-
Crevettes	7,9	36,1	17,1	17,9	29,8	17,5	6,5	9,7	1,7
Crustacés indét.	11,5	20,7	5,6	10,1	6,1	2,8	3,1	4,2	-
Poissons	4,5	5,1	16,1	25,2	45,9	56,8	77,8	77,7	86,9
Poissons benthiques	1,5	2,6	5,4	4,3	22,3	5,8	4,8	9,5	2,1
Poissons démersaux	-	-	2,8	0,4	-	10,8	5,0	1,2	-
Poissons pélagiques	0,6	-	4,5	13,7	14,9	24,9	44,9	50,4	75,3
Poissons indét.	2,4	2,5	3,4	6,8	8,7	15,3	23,2	16,6	9,6
Divers	0,3	*	*	1,3	1,7	*	0,9	3,9	*

poissons pélagiques représentent 44% et 50% des proies en terme de masse respectivement. Les merlus consomment secondairement des poissons benthiques en 2002 ($C_p = 4\%$) et 2003 ($C_p = 9\%$), et des poissons démersaux en 2002 ($C_p = 5\%$). Mais pour 2002 et 2003, la proportion relativement élevée de poissons indéterminés ($C_p = 23$ et 16% respectivement) explique en partie les plus faibles valeurs de C_p des poissons pélagiques par rapport à 2004. Concernant les proies crustacés, les catégories consommées sont qualitativement les mêmes que celles observées pour la classe de taille 10-14 cm : mysidacés et crevettes en 2002, crevettes en 2003, mais en 2004 seuls les amphipodes sont représentés ($C_p = 11\%$).

Pour les **merlus de 10-14 cm**, les **changements annuels sectorisés** de leur alimentation ont également été analysés (fig. III.3.8).

Le bol alimentaire de ces merlus est constitué essentiellement de crustacés en terme de masse dans les secteurs du large (I : C_p crustacés = 77% et III : C_p crustacés = 84%) au printemps 2002 (fig. III.3.8). Dans les secteurs côtiers l'importance des poissons est plus élevée dans le secteur II (C_p poissons = 56% et C_p crustacés = 37%), et équivalente à celle des crustacés dans le secteur IV (C_p poissons = 51% et C_p crustacés = 48%). Cette structuration de l'alimentation avec la profondeur est également observée au printemps 2003, elle est plus marquée qu'en 2002. Les proportions en masse de proies poissons dans les secteurs côtiers sont de 66% (II) et 68% (IV) contre 15% (I) et 27% (III) dans les secteurs profonds en 2003. Au printemps 2004, la dominance des poissons dans l'alimentation des merlus des secteurs côtiers par rapport à ceux du large est observée uniquement dans la zone du Rhône (II : C_p poissons = 69% , I : C_p poissons = 33%). Dans la zone d'Agde, le pourcentage de poissons est élevé dans le secteur côtier et dans celui du large (IV : $C_p = 52\%$, III : $C_p = 60\%$). Sur l'ensemble des quatre secteurs en 2004, la proportion proies poissons - proies crustacés est plus homogène qu'en 2002 et 2003.

La forte proportion de **poissons** observée dans le bol alimentaire des merlus des **secteurs côtiers** est dominée par les poissons pélagiques en 2002 (II : $C_p = 42\%$, IV : $C_p = 31\%$) et 2004 (II : $C_p = 43\%$, IV : $C_p = 30\%$), il s'agit en particulier de *S. pilchardus*. En 2003, les poissons consommés dans le secteur II sont en partie pélagiques ($C_p = 25\%$, *E. encrasicolus* essentiellement) et benthiques ($C_p = 29\%$, majoritairement représentés par *L. friesii*). Le secteur IV est caractérisé par un pourcentage élevé de poissons benthiques ($C_p = 48\%$), avec une prépondérance du gobie *L. friesii* comme dans le secteur II.

Dans les **secteurs du large**, les faibles masses de **poissons** dans les estomacs des merlus 10-14 cm en 2002 et 2003 correspondent à des poissons pélagiques et benthiques (fig. III.3.8). Au printemps 2004, les proportions élevées de poissons dans le bol alimentaire des merlus du

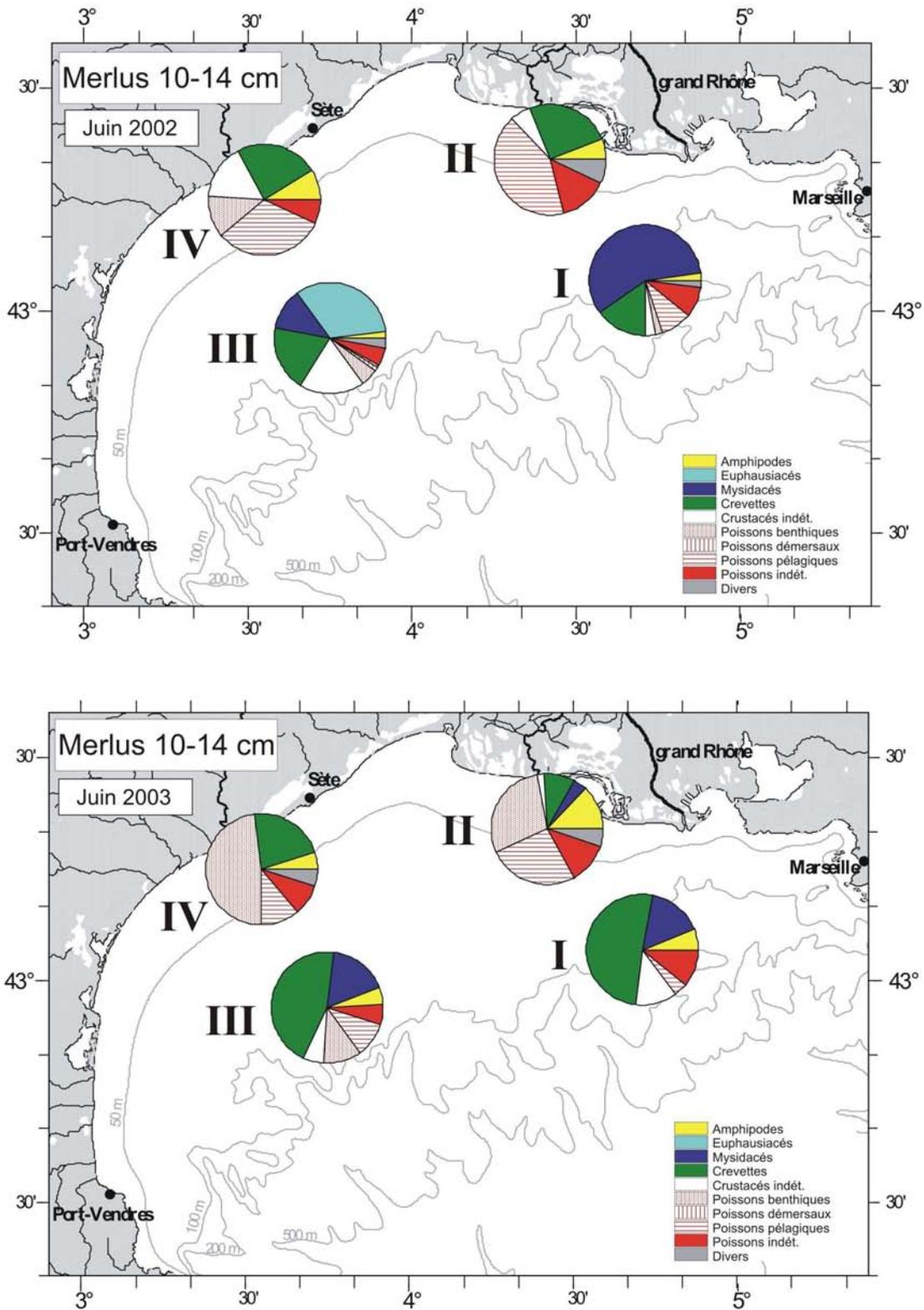


Figure III.3.8. Variations annuelles et spatiales de la composition du bol alimentaire des merlus de 10-14 cm (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 304 en 2002 et 100 en 2003).

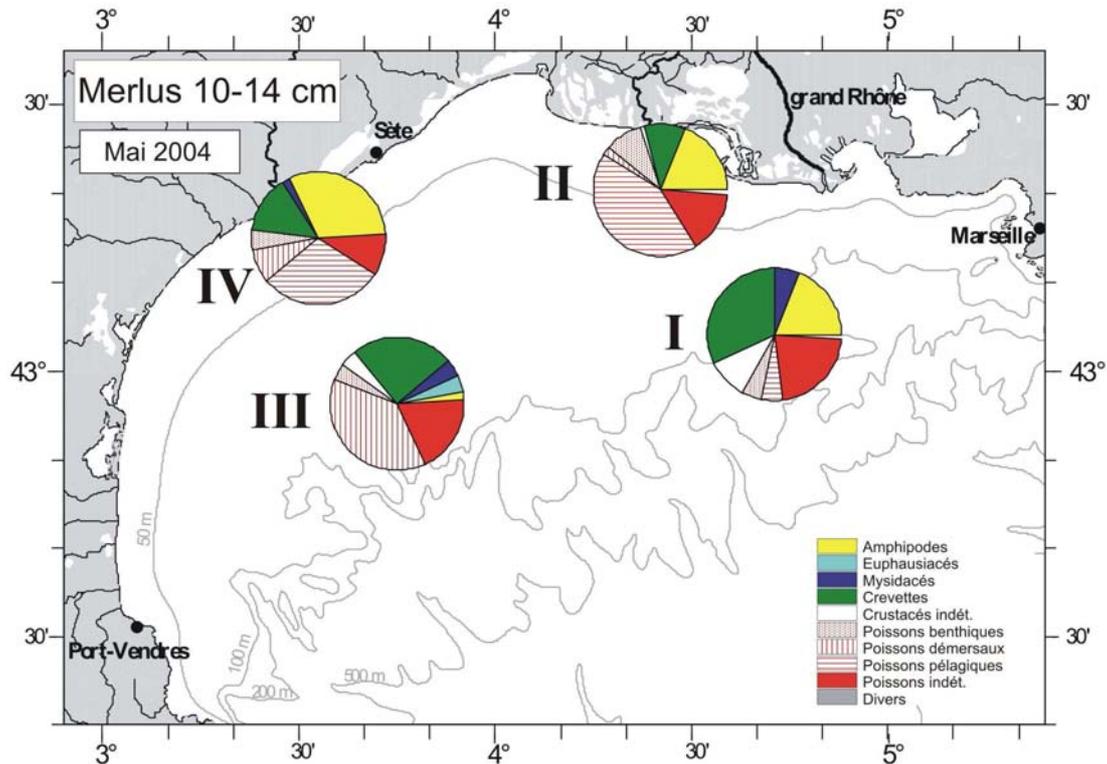


Figure III.3.8 (suite). Variations annuelles et spatiales de la composition du bol alimentaire des merlus de 10-14 cm (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 132 en 2004).

large sont constituées majoritairement de poissons démersaux (*T. minutus* principalement) dans le secteur III (Cp = 37%).

L'alimentation des merlus de 10-14 cm dans les **secteurs du large** est composée essentiellement de **crustacés** en 2002 et 2003. Ce sont principalement des crustacés suprabenthiques en 2002, avec des mysidacés dans le secteur I (Cp = 57%) et des euphausiacés dans le secteur III (Cp = 37%). Dans ces mêmes secteurs, les merlus se nourrissent secondairement de crevettes (I : Cp = 14% et III : Cp = 19%). En 2003, le bol alimentaire est très largement dominé par les crevettes dans les deux secteurs du large (I : Cp = 51% et III : Cp = 44%), en particulier des genres *Philocheras*, *Alpheus* et *Processa*. Les crustacés consommés au large par les merlus en 2004 sont essentiellement des crevettes (Cp = 15%). Les merlus se nourrissent également d'amphipodes en 2004 (Cp = 19%) dans le secteur I.

Dans les **secteurs côtiers**, les crevettes sont les principaux **crustacés** consommés au printemps 2002 (II : Cp = 25% et IV : Cp = 23%). Il en est de même dans le secteur IV en 2003 (Cp = 22%). En 2004, les amphipodes constituent l'essentiel des proies crustacées à la côte (II : Cp = 19% et IV : Cp = 31%).

3.5.2. Variations saisonnières

L'étude des changements saisonniers de la composition du bol alimentaire porte sur la comparaison (1) tous secteurs confondus du printemps 2004 et de l'automne 2004 pour les merlus de 5-9 cm, 15-19 cm, 10-14 cm et 20-24 cm (tab. III.3.4), et (2) du printemps 2004 et de l'automne 2004 dans chacun des secteurs pour les individus de 10-14 cm (fig. III.3.9).

Les **merlus de 5-9 cm** consomment des proportions élevées et équivalentes de crustacés au printemps (Cp = 83%) et à l'automne (Cp = 83%) (tab. III.3.4). Au printemps, il s'agit majoritairement de crustacés suprabenthiques (Cp = 62%), notamment d'amphipodes, et secondairement de crevettes (Cp = 17%). A l'automne, la proportion de crevettes augmente et représente 37% du bol alimentaire tandis que la proportion de suprabenthos diminue de moitié avec 31%. Les faibles proportions de poissons consommées par cette classe de taille sont constituées d'espèces benthiques (Cp = 5%) et pélagiques (Cp = 4%) au printemps, et uniquement d'espèces benthiques à l'automne (Cp = 9%). Dans le cas des poissons benthiques, l'espèce principale est *L. friesii* pour les deux saisons. Les poissons pélagiques du printemps appartiennent à la même espèce : *S. pilchardus*.

L'alimentation des **merlus de 10-14 cm** montre un pourcentage plus important de crustacés au printemps (Cp = 43%) qu'à l'automne (Cp = 28%). Cette différence est liée à la proportion élevée de crustacés suprabenthiques (amphipodes essentiellement) consommée au printemps (Cp = 23%). Les merlus se nourrissent de quantités équivalentes de crevettes aux deux saisons (printemps : Cp = 17%, automne : Cp = 23%). Le pourcentage en masse des proies poissons est sensiblement plus élevé à l'automne (Cp = 68%) qu'au printemps (Cp = 56%). Ces poissons sont principalement pélagiques (printemps : Cp = 24%, automne : Cp = 31%), mais *S. pilchardus* est l'espèce dominante au printemps alors qu'à l'automne *E. encrasicolus* et *S. pilchardus* sont les deux espèces importantes. Les merlus de 10-14 cm consomment également une proportion relativement élevée de poissons démersaux au printemps (Cp = 10%) et de poissons benthiques à l'automne (Cp = 18%), il s'agit respectivement de *T. minutus* et de *L. friesii*.

La composition du bol alimentaire des **merlus de 15-19 cm** est assez proche entre le printemps et l'automne 2004. Il est dominé par les poissons pélagiques (printemps : Cp = 65%, automne : Cp = 63%), et plus précisément par *S. pilchardus* (Cp = 36% et Cp = 24% respectivement) puis *E. encrasicolus* (Cp = 12% et Cp = 12% respectivement). Les proies secondaires sont les amphipodes au printemps (Cp = 11%), et les poissons benthiques (Cp = 6%) et les crevettes (Cp = 6%) à l'automne.

Tableau III.3.4. Variations saisonnières de la composition du bol alimentaire des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; Année de prélèvement : 2004 ; - : proies absente ; * : indice < 0,1% ; valeurs entre parenthèses : nombre d'estomacs avec de la nourriture).

PROIES	— 5-9 cm —		— 10-14 cm —		— 15-19 cm —		— 20-24 cm —	
	Mai (147)	Octobre (18)	Mai (132)	Octobre (96)	Mai (53)	Octobre (100)	Mai (19)	Octobre (83)
CRUSTACES	83,9	83,2	43,2	28,6	13,1	7,2	14,2	5,0
Suprabenthos	62,7	31,1	23,0	4,8	11,3	0,1	-	-
Amphipodes	48,6	-	19,8	1,9	11,3	-	-	-
Cumacés	1,5	-	-	-	-	-	-	-
Euphausiacés	1,2	14,3	0,8	1,1	-	-	-	-
Isopodes	-	-	0,1	-	-	-	-	-
Mysidacés	11,4	2,6	2,2	1,8	-	0,1	-	-
Suprabenthos indé.	-	14,3	-	-	-	-	-	-
Crevettes	17,1	37,7	17,5	23,8	1,7	6,7	14,2	5,0
<i>Alpheus</i> sp	-	-	0,7	2,2	-	-	8,9	-
<i>Philocheiras</i> sp	6,8	6,7	6,4	2,4	0,1	0,1	-	-
<i>Processa</i> sp	4,2	-	3,0	1,0	1,6	1,2	-	1,2
Natantia indé.	6,1	31,1	7,4	18,1	-	5,4	5,3	3,8
Crustacés indé.	4,1	14,3	2,7	-	*	0,4	-	-
POISSONS	16,1	13,5	56,8	68,6	86,9	89,2	84,2	92,7
Poissons benthiques	5,4	9,9	5,8	18,8	2,1	6,6	-	3,6
<i>D. quadrimaculatus</i>	-	-	-	-	-	2,3	-	-
<i>L. friesii</i>	3,7	7,1	4,4	10,0	2,1	2,1	-	1,2
<i>M. barbatus</i>	-	-	-	-	-	1,1	-	2,4
Gobiidés indé.	1,8	2,8	1,5	8,8	-	1,1	-	-
Poissons démersaux	2,8	-	10,8	5,2	-	1,1	1,3	5,4
<i>C. macrophthalmia</i>	-	-	-	-	-	-	-	2,6
<i>M. merluccius</i>	1,4	-	1,4	0,9	-	-	-	-
<i>T. minutus</i>	1,4	-	9,5	4,3	-	1,1	1,3	2,8
Poissons pélagiques	4,5	-	24,9	31,4	65,7	63,4	67,1	67,2
<i>E. encrasicolus</i>	-	-	2,4	10,1	12,8	12,7	38,4	24,6
<i>M. poutassou</i>	-	-	-	-	-	-	5,3	-
<i>S. pilchardus</i>	4,5	-	15,1	6,7	36,2	24,6	7,6	24,7
<i>T. trachurus</i>	-	-	-	-	4,3	-	-	-
p. pélagiques indé.	-	-	7,3	14,6	12,5	26,1	15,8	17,9
Poissons indé.	3,4	3,5	15,3	13,1	19,1	18,0	15,8	16,5
CEPHALOPODES	-	3,4	-	2,9	-	3,6	1,6	2,4

Les **merlus de 20-24 cm** ont également une alimentation fortement basée sur les poissons pélagiques au printemps (Cp = 67%) et à l'automne (Cp = 67%). *E. encrasicolus* domine au printemps (Cp = 38%), et *E. encrasicolus* et *S. pilchardus* sont consommés en proportions équivalentes (Cp = 24%) à l'automne. Les merlus de ce groupe de taille se nourrissent secondairement de crevettes au printemps (Cp = 14%), du genre *Alpheus* notamment.

Les résultats de la comparaison saisonnière de l'alimentation présentent certaines limites dans le cas des merlus de 5-9 cm et des individus de 20-24 cm, étant donné les effectifs réduits de deux échantillons (5-9 cm à l'automne : $n = 18$, et 20-24 cm au printemps : $n = 19$) par rapport à l'ensemble des autres résultats présentés dans le tableau III.3.4.

Pour les **merlus de 10-14 cm**, les **changements saisonniers sectorisés** de leur alimentation ont également été étudiés (fig. III.3.9).

Dans le **secteur I**, les changements saisonniers de l'alimentation des merlus de 10-14 cm concernent principalement la proportion proies poissons / proies crustacés. Au printemps, 66% du bol alimentaire est constitué de crustacés alors qu'à l'automne, il est composé de 73% de poissons. Pour les deux saisons, les crustacés consommés sont essentiellement des crevettes et des amphipodes, et les poissons sont majoritairement pélagiques.

Les poissons sont largement dominants dans l'alimentation des merlus du **secteur II** quelle que soit la saison, mais le pourcentage de poissons est plus élevé à l'automne ($C_p = 94\%$) qu'au printemps ($C_p = 69\%$). Ce sont des espèces pélagiques, en particulier *S. pilchardus* au printemps ($C_p = 23\%$) et *E. encrasicolus* ($C_p = 27\%$) et *S. pilchardus* ($C_p = 27\%$) à l'automne. Les merlus consomment également une proportion importante d'amphipodes au printemps ($C_p = 19\%$).

Le **secteur III** est caractérisé par une alimentation des merlus assez proche au printemps et à l'automne. Les proies principales sont *T. minutus* (printemps : $C_p = 34\%$, automne : $C_p = 19\%$) et les crevettes (printemps : $C_p = 24\%$, automne : $C_p = 46\%$). A l'automne, les poissons benthiques (*L. friesii* notamment) représentent également une masse importante du bol alimentaire ($C_p = 15\%$). Même si les proportions sont très faibles, il faut noter qu'il s'agit du seul secteur dans lequel du cannibalisme a été observé (printemps : $C_p = 3\%$, automne : $C_p = 4\%$).

Dans le **secteur IV**, la composition du bol alimentaire diffère fortement entre les deux saisons (fig. III.3.9). Au printemps, les merlus consomment majoritairement des amphipodes ($C_p = 31\%$) et des poissons pélagiques ($C_p = 30\%$), en particulier *S. pilchardus* ($C_p = 22\%$). A l'automne, le bol alimentaire est constitué principalement de poissons benthiques ($C_p = 42\%$) et de crevettes ($C_p = 33\%$).

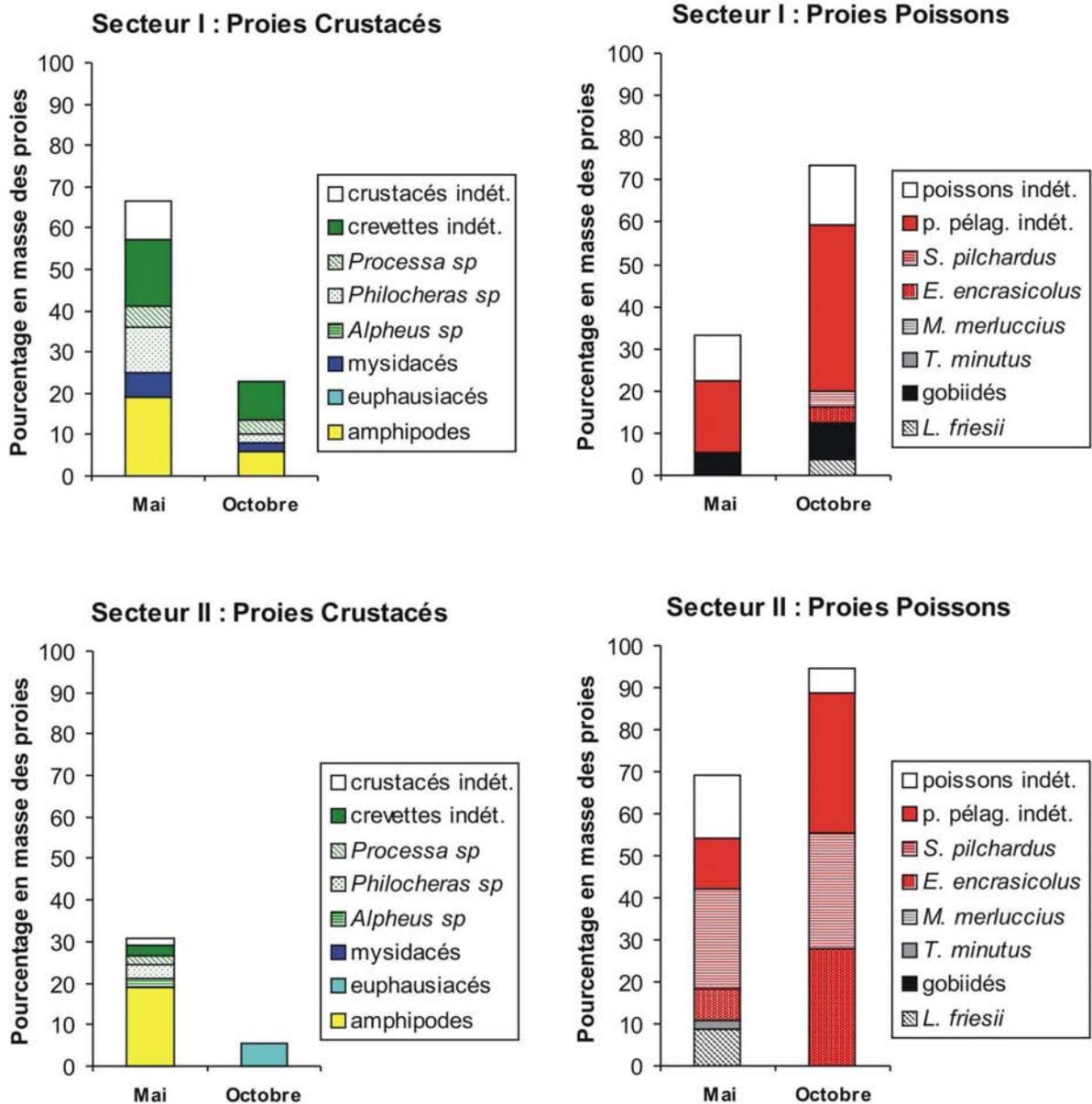


Figure III.3.9. Changements saisonniers de la composition du bol alimentaire des juvéniles de merlu de 10-14 cm dans les secteurs I et II en 2004 (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 23 et 41 dans les secteurs I et II respectivement au mois de mai, 27 et 21 dans les secteurs I et II respectivement au mois d'octobre).

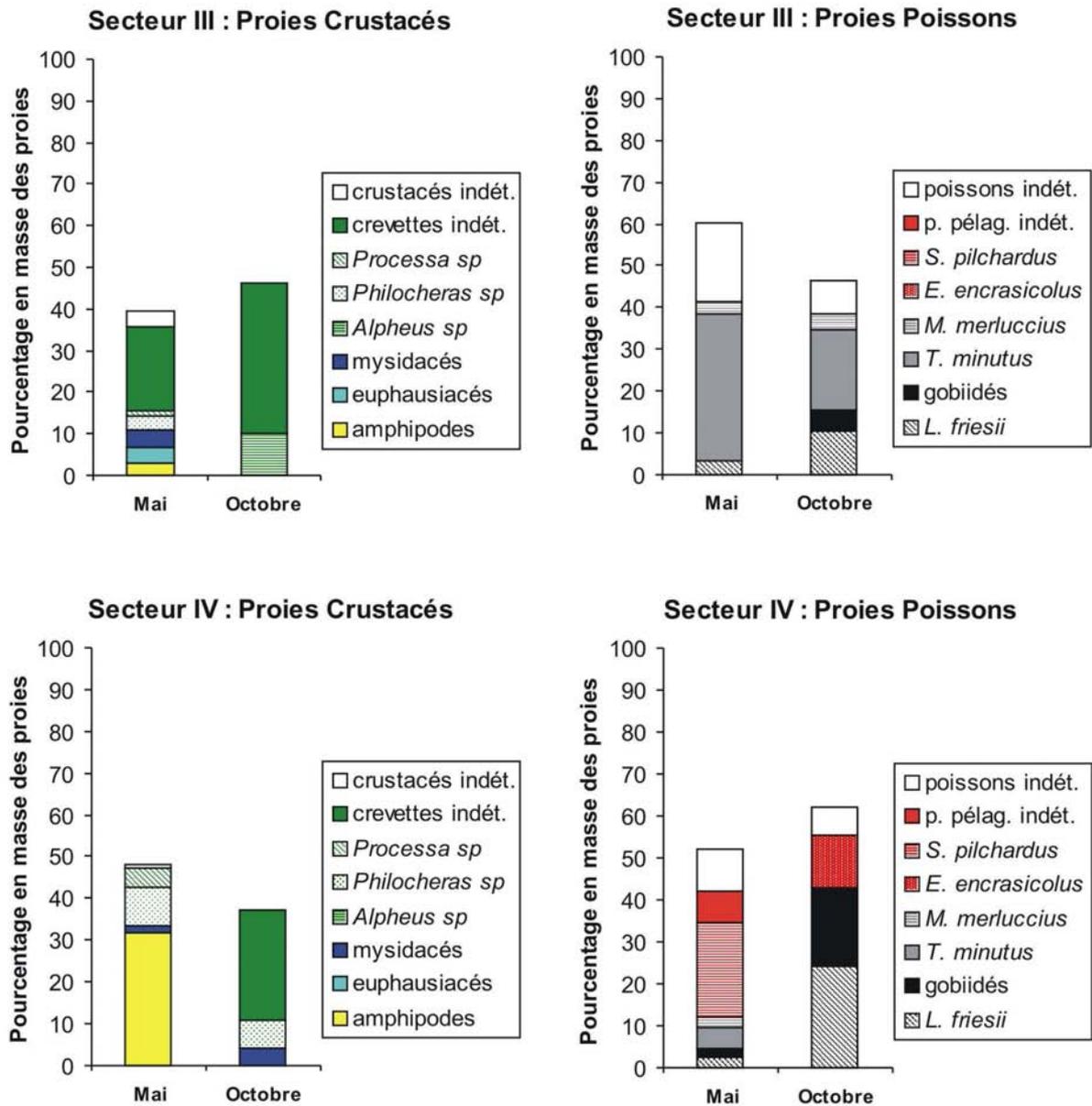


Figure III.3.9 (suite). Changements saisonniers de la composition du bol alimentaire des juvéniles de merlu de 10-14 cm dans les secteurs III et IV en 2004 (indice alimentaire : pourcentage en masse des proies, Cp ; nombre d'estomacs avec de la nourriture : 26 et 42 dans les secteurs III et IV respectivement au mois de mai, 22 et 26 dans les secteurs III et IV respectivement au mois d'octobre).

3.6. Résumé des principales variations spatio-temporelles de l'alimentation

L'étude de la composition du bol alimentaire des merlus a montré des changements spatio-temporels importants, particulièrement chez les individus < 15 cm. L'analyse de leur alimentation par classification hiérarchique permet d'identifier de façon synthétique les principales tendances mises en évidence dans la présente étude (fig. III.3.10).

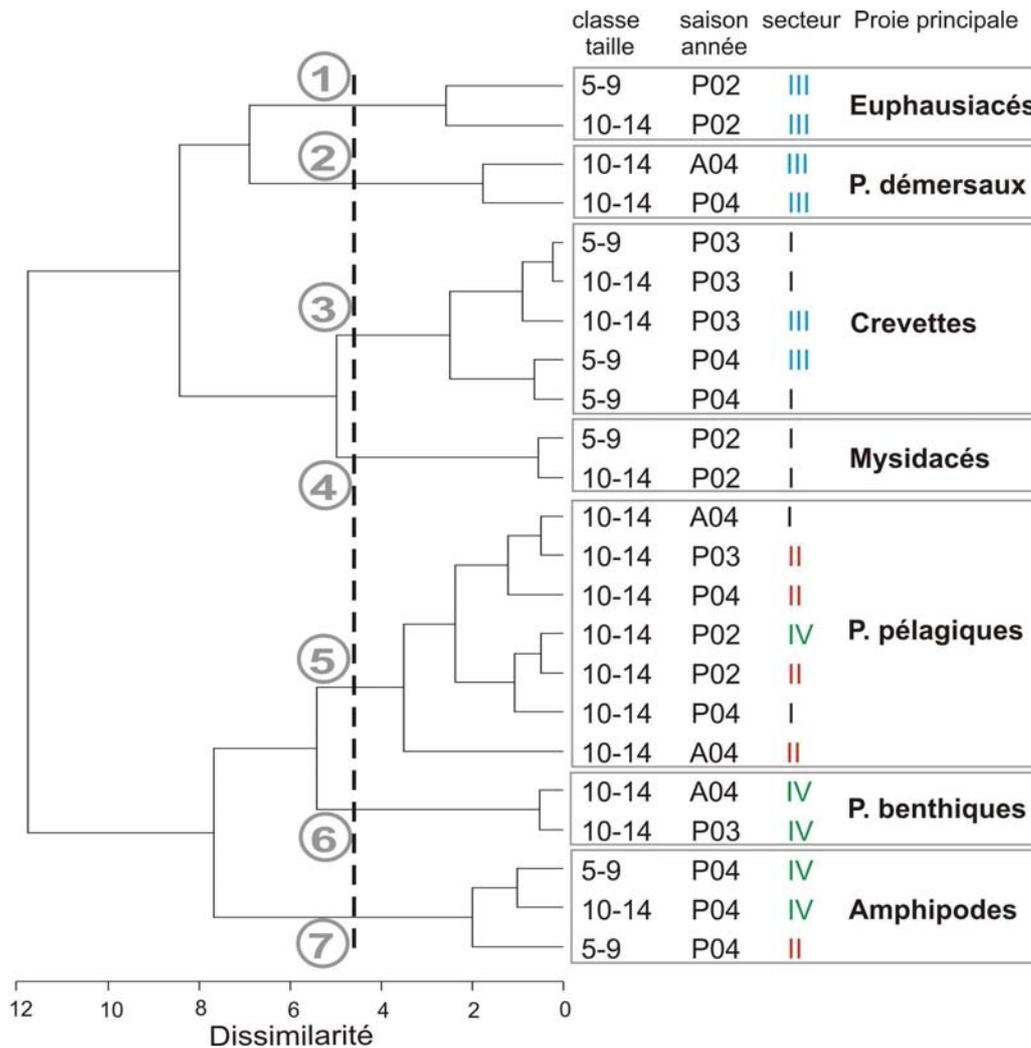


Figure III.3.10. Classification hiérarchique (méthode de Ward, coefficient d'agglomération = 0,86) des coordonnées prédites, par analyse en composantes principales, pour les quatre premières composantes (77% de la variance) (variables : pourcentage en masse des amphipodes, euphausiacés, mysidacés, crevettes, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques ; secteurs : I = large Rhône, II = côte Rhône, III = large Agde et IV = côte Agde ; données : merlus < 15 cm des printemps 2002 (P02), 2003 (P03) et 2004 (P04), et de l'automne 2004 (A04)).

Deux groupes apparaissent clairement (groupes 1 à 4 vs 5 à 7), ils correspondent respectivement aux individus du large (secteurs I et III) et à ceux localisés à la côte (secteurs II et IV). La **profondeur** est donc le premier facteur qui structure la composition du bol alimentaire des merlus < 15 cm. Pour les individus de 5-9 cm, l'alimentation est constituée majoritairement d'amphipodes à la côte (groupe 7), et d'euphausiacés, de crevettes et de mysidacés (groupes 1, 3 et 4 respectivement) au large. Concernant les merlus de 10-14 cm, l'effet de la profondeur se traduit par une consommation de poissons (pélagiques et benthiques) à la côte et de crustacés au large (les mêmes types que ceux consommés par les individus de 5-9 cm).

Au sein de ces deux principaux groupes, des variations liées à la **zone** sont observées. Dans la zone du large, les euphausiacés (groupe 1) et les poissons démersaux (groupe 2) sont caractéristiques du secteur III, les mysidacés du secteur I (groupe 4), alors que les crevettes sont consommées dans les deux secteurs (groupe 3). Dans la zone côtière, les poissons benthiques sont principalement rencontrés dans les estomacs des individus de 10-14 cm du secteur IV (groupe 6). Enfin, dans le secteur II l'alimentation des merlus de 10-14 cm est caractérisée par l'importance récurrente des poissons pélagiques au cours des quatre campagnes étudiées (groupe 5).

Les variations **annuelles** de l'alimentation des merlus < 15 cm concernent essentiellement les secteurs situés au large. Ainsi, les merlus se nourrissent, au printemps, de crustacés suprabenthiques (euphausiacés et mysidacés) en 2002 (groupes 1 et 4), de crevettes en 2003 (groupe 3) et de poissons démersaux et de crevettes en 2004 (groupes 2 et 3).

4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION

L'étude de l'écologie trophique des poissons marins a pour principal objectif d'identifier les relations entre organismes dans les écosystèmes. Ces interactions prédateur-proies sont généralement analysées en fonction de la taille du prédateur et de la dynamique temporelle (i.e., changements saisonniers et annuels) et, dans de nombreux cas, sans prendre en compte la dynamique spatiale. En effet, l'alimentation d'une espèce de poisson prédateur est généralement décrite (1) localement dans une zone d'intérêt particulier (nourricerie, estuaire, réserve marine,...) (e.g. Acuña Plavan *et al.* 2007), ou (2) localement puis extrapolée à l'ensemble de la région considérée (e.g. Bozzano *et al.* 1997), ou (3) à grande échelle géographique (i.e., une mer) suggérant un fonctionnement homogène dans l'ensemble de la zone (e.g. Pinnegar *et al.* 2003). Ce type d'approche est utilisé quand les déplacements et la migration des organismes ne sont pas suffisamment connus, et il s'agit généralement de poissons adultes qui réalisent probablement des déplacements importants.

Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés aux juvéniles d'une espèce démersale, qui sont supposés présenter une mobilité géographique réduite (Wootton 1990). Dans le golfe du Lion, les juvéniles de merlu sont localisés principalement sur le plateau continental (Abella *et al.* 1997, Orsi-Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003), où ils sont répartis dans différents habitats en relation avec la profondeur et leur taille (cf Chapitre II). Le présent chapitre porte sur l'identification des ressources alimentaires utilisées par les juvéniles de merlu dans ces habitats. Les fluctuations de l'alimentation ont donc été analysées en fonction de la taille des individus, de l'année, de la saison, mais aussi de la localisation des poissons dans le golfe du Lion.

4.1. Changements ontogéniques de l'alimentation

La présente étude menée sur les juvéniles de merlu a permis d'analyser très précisément les changements d'alimentation qui s'opèrent avec l'augmentation de la taille des individus (par classe centimétrique), depuis les premiers stades de vie qui suivent leur installation sur le fond (5 cm) jusqu'au stade pré-adulte (24 cm). Ce travail détaillé sur la transition alimentaire des crustacés vers les poissons a ainsi abouti à l'identification et à la caractérisation des différents stades juvénile et sub-adulte chez le merlu, en terme de stratégie d'acquisition des ressources alimentaires.

Au début de leur cycle de vie benthique, les merlus (inférieurs à 10 cm) consomment principalement des crustacés de petite taille. Il s'agit majoritairement d'espèces suprabenthiques (mysidacés, euphausiacés et amphipodes) dont la taille est inférieure à 1 cm et secondairement de crevettes (< 3 cm). Lorsqu'ils grandissent (10-14 cm), les merlus ont une alimentation plus diversifiée constituée à la fois de crustacés et de poissons. Les crustacés sont les mêmes que ceux dont se nourrissent les plus petits merlus (i.e., espèces suprabenthiques et crevettes). Les poissons consommés sont de petite taille (\approx 4 à 8 cm), et principalement de type benthique (gobiidés) et pélagiques (sardine). A partir d'une taille de 15 cm, l'ichtyophagie est très nettement dominante chez le merlu. Deux espèces pélagiques dominant très largement le régime alimentaire des merlus de 15 à 24 cm : la sardine et l'anchois. L'importance de ces deux espèces est équivalente chez les individus de 15-19 cm, alors que les merlus de 20-24 cm se nourrissent d'une plus forte proportion d'anchois. Très peu de cannibalisme a été observé dans la présente étude. Par ailleurs, des changements ontogéniques liés à la taille des proies se produisent entre 15 et 24 cm. La gamme de taille des poissons consommés est sensiblement plus large chez les merlus de 20-24 cm, du fait d'une augmentation de la taille maximale des proies (\approx 14 cm vs \approx 11 cm pour le groupe 15-19 cm). Les changements ontogéniques de l'alimentation du merlu ont été décrits par plusieurs auteurs en Méditerranée (Papaconstantinou et Caragitsou 1987, Bozzano *et al.* 1997, 2005, Cartes *et al.* 2004) et en Atlantique (Guichet 1995, Du Buit 1996, Velasco et Olaso 1998, Pinnegar *et al.* 2003, Mahe *et al.* 2007), ils indiquent tous que les juvéniles se nourrissent majoritairement de petits crustacés et les adultes de poissons. Des changements similaires ont également été montré pour d'autres espèces de merlu dans le nord ouest de l'Atlantique (Garrisson et Link 2000). Bozzano *et al.* (1997) ont mis en évidence, dans le golfe du Lion, une alimentation plus diversifiée chez les merlus inférieurs à 25 cm que chez les adultes. En analysant l'alimentation par classe centimétrique (à la différence des groupes de 10 cm généralement utilisés dans les autres études), nous avons montré que la transition crustacés-poissons s'effectue principalement dans la gamme de taille 10-14 cm. Il se produit donc un changement de catégories de proies consommées, des crustacés vers les poissons, et un remplacement progressif des proies de petite taille et à déplacement peu rapide comme les mysidacés et les euphausiacés qui ont de faibles capacités natatoires (Mauchline 1980), par des proies de plus en plus grandes et très mobiles comme les poissons pélagiques. Ces changements ontogéniques de l'alimentation s'observent chez la plupart des poissons piscivores (Gerking 1994) et reposent sur des modifications de leur morphologie (capacités natatoires et taille de la bouche) et de leurs organes sensoriels permettant une meilleure détection et localisation des

proies. Ainsi chez le merlu, des modifications de la perception des sons (Lombarte et Popper 1994) ou l'acuité visuelle (Mas-Riera 1991, Bozzano et Catalán 2002) ont été observées avec la taille des individus. Ces changements modifient directement l'efficacité du prédateur et sa stratégie de capture des proies (Scharf *et al.* 2000), mais aussi le type d'habitat dans lequel il est capable d'évoluer. Les proies des merlus inférieurs à 10 cm sont benthiques et suprabenthiques suggérant un mode de vie fortement lié au fond pour ce groupe de taille, du fait probablement de faibles capacités natatoires. Au-delà de 10 cm, les merlus peuvent se nourrir de poissons pélagiques, ils sont donc capables de se déplacer dans la colonne d'eau. Bozzano *et al.* (2005) ont démontré que les merlus, et notamment les juvéniles (à partir de 9 cm), peuvent réaliser des migrations verticales journalières dans la colonne d'eau. D'après ces auteurs, les merlus effectuent ces mouvements au cours de la nuit où ils se nourrissent de poissons et de crustacés en proportion équivalente, alors qu'ils restent près du fond le jour avec une alimentation constituée de crustacés.

4.2. Variations spatio-temporelles des ressources alimentaires

L'étude des contenus stomacaux a montré qu'un même groupe de taille de juvéniles de merlu pouvait utiliser des ressources alimentaires différentes en fonction de facteurs tels que la profondeur, la zone, l'année et la saison. Ces variations concernent en particulier les plus petits merlus, i.e. < 15 cm. Au delà de cette taille, la composition de l'alimentation des merlus est plus homogène dans l'espace et dans le temps. Malgré la variabilité observée sur les différentes périodes étudiées (3 printemps, 1 automne) chez les individus < 15 cm, des tendances générales ont pu être mises en évidence en fonction des facteurs analysés (i.e., profondeur, zone, année et saison).

Structuration spatiale

Sur le plateau continental du golfe du Lion, la **profondeur** est apparue comme le facteur spatial qui structure le plus les ressources alimentaires des juvéniles de merlu. Ainsi, l'alimentation des individus < 10 cm est très largement constituée d'amphipodes dans les secteurs côtiers (fonds de 30-50 m), alors qu'au large (fonds de 80-100 m) les crustacés consommés sont majoritairement des mysidacés et des euphausiacés. Mais l'influence de la profondeur la plus remarquable sur le type de ressource alimentaire utilisé par les juvéniles de merlu concerne les individus de 10-14 cm. En effet, ils présentent au printemps un régime

alimentaire basé essentiellement sur les poissons (notamment les espèces pélagiques) à la côte, et sur les crustacés au large. Cette opposition du type de ressource avec la profondeur sur le plateau continental est mise en évidence pour la première fois en Méditerranée (Ferraton *et al.* 2007). En effet, les études précédentes consistaient à comparer l'alimentation des merlus provenant globalement du plateau continental (Bozzano *et al.* 1997) à celle des individus localisés sur la pente continentale (Cartes *et al.* 2004). Cette tendance est en accord avec les travaux de Velasco et Olaso (1998), qui ont démontré une consommation plus forte de poissons à des profondeurs < 100 m qu'à 100-200 m (94 vs 60% en volume respectivement) chez les merlus juvéniles (17 cm) en Atlantique (mer Cantabrique).

Par ailleurs, deux principales tendances liées à la **zone** ont été identifiées. Au large, la zone du Rhône est, au printemps, caractérisée par une forte consommation de mysidacés chez les merlus < 15 cm, alors que les euphausiacés sont associés à la zone d'Agde. L'importance des euphausiacés dans ce secteur du golfe du Lion est cohérente avec l'étude de l'alimentation des merlus menée par Bozzano *et al.* (1997). Elle a porté sur la partie ouest du golfe du Lion et correspond au secteur du large de la zone d'Agde de notre étude. Ces auteurs ont montré la dominance des euphausiacés dans l'alimentation des merlus < 15 cm au printemps. L'importance des poissons pélagiques dans le régime alimentaire des merlus > 15 cm est sensiblement plus forte dans la zone du Rhône, et notamment dans le secteur côtier.

Variabilité temporelle

Les crustacés sont les principales ressources alimentaires des **merlus < 10 cm** quelle que soit la période de notre étude. Cependant, de forts changements du type de crustacés consommés ont été observés avec l'**année** dans les secteurs du large (fonds de 80-100 m). Au printemps 2002, les espèces suprabenthiques, euphausiacés et mysidacés en particulier, représentent la principale source de nourriture des merlus < 10 cm (75%). En revanche, l'importance des organismes suprabenthiques diminue fortement au printemps 2003 où ils ne représentent plus que 38% de la masse du bol alimentaire. Il s'agit de mysidacés et d'amphipodes, les euphausiacés étant totalement absents alors qu'ils constituaient 42% de la biomasse consommée en 2002. Les crevettes jouent un rôle de premier ordre au printemps 2003 (36%). Au printemps 2004, le régime alimentaire des merlus < 10 cm repose à la fois sur les crevettes mais dans une moindre mesure par rapport à 2003, et les amphipodes (48%). Les mysidacés sont moins importants dans l'alimentation qu'en 2002 et 2003, et les euphausiacés quasiment absents.

La variabilité inter-annuelle des ressources alimentaires des **merlus de 10-14 cm** est prononcée dans les secteurs du large, avec les mêmes tendances que celles observées chez les individus < 10 cm en 2002 et 2003 (i.e., euphausiacés et mysidacés en 2002 ; crevettes en 2003). Au printemps 2004, les proies consommées au large sont non seulement des crustacés (essentiellement des crevettes et des amphipodes) mais aussi des poissons (tacaud principalement). Le type de ressource alimentaire utilisé par les merlus de 10-14 cm dans les secteurs côtiers (fonds de 30-50 m) est plus constant d'une année à l'autre. En effet, le régime alimentaire est largement dominé par les poissons pélagiques (sardine et anchois) dans les secteurs II et IV au cours des printemps 2002 et 2004, et le secteur II en 2003. Au printemps 2002, l'alimentation des merlus de 10-14 cm en zone côtière est constituée secondairement de crevettes. En 2003, les poissons benthiques (gobies) jouent également un rôle prépondérant, notamment dans la zone d'Agde. Au printemps 2004, les amphipodes sont des proies importantes.

A la différence des petits merlus, les **merlus > 15 cm** présentent une très faible variabilité inter-annuelle du type de ressource alimentaire exploité, leur acquisition d'énergie reposant essentiellement sur les poissons pélagiques.

La composition de l'alimentation des juvéniles de merlu est également influencée par la **saison**. Ainsi les **merlus < 10 cm** ont, au printemps, une alimentation largement dominée par les crustacés suprabenthiques, alors que les crevettes sont une ressource très secondaire. A l'automne, il se produit un changement de l'importance respective de ces deux types de proies. Elles jouent toutes deux un rôle équivalent et prépondérant dans le régime alimentaire des merlus < 10 cm à cette saison.

L'alimentation des **merlus de 10-14 cm** est constituée d'une proportion plus élevée de crustacés au printemps qu'à l'automne, et inversement pour les proies poissons. Les crustacés suprabenthiques sont une ressource essentielle au printemps alors qu'à l'automne leur importance dans l'alimentation est très réduite. Les crevettes ont le même rôle aux deux saisons. Par ailleurs, le régime alimentaire de ce groupe de taille est caractérisé par une plus forte proportion de poissons à l'automne qu'au printemps, et les espèces consommées diffèrent entre les deux saisons. Au printemps, deux espèces sont consommées, l'une est prédominante : la sardine, et l'autre est secondaire : le tacaud. Les merlus de 10-14 cm se nourrissent de trois espèces à l'automne, il s'agit en premier de l'anchois, du gobie *L. friesii* dans les mêmes proportions, et de la sardine. La proportion importante de gobies (notamment

L. friesii) dans l'alimentation des merlus à l'automne a également été reportée dans le golfe du Lion par Bozzano *et al.* (1997).

Les deux ressources alimentaires majeures des merlus de > 15 cm sont la sardine et l'anchois aussi bien au printemps qu'à l'automne. Chez les **merlus de 15-19 cm**, il n'y a pas de changements saisonniers de l'alimentation : la sardine est l'espèce dominante suivie de l'anchois. Par contre les individus de **20-24 cm** se nourrissent principalement d'anchois au printemps, et aussi bien de sardine que d'anchois à l'automne.

Variations de l'alimentation : sélection et / ou disponibilité des proies ?

L'analyse de la variabilité spatio-temporelle de l'alimentation des juvéniles de merlu, réalisée au cours de la présente étude, montre la capacité de cette espèce à exploiter différents types de ressources, ce qui explique probablement sa très large répartition dans le golfe du Lion (Abella *et al.* 1997, Orsi-Relini *et al.* 2002, Maynou *et al.* 2003). Une classe de taille semble particulièrement déterminante dans le cycle de vie du merlu : les individus de 10-14 cm. En effet, ils présentent la plus grande diversité de types de proies consommées (crustacés suprabenthiques ; crevettes ; poissons benthiques, démersaux et pélagiques) qui traduit une flexibilité alimentaire importante et donc une capacité d'adaptation aux fluctuations de la disponibilité des proies. Ceci suggère un comportement opportuniste, comme l'a indiqué Bozzano *et al.* (1997) pour cette espèce dans le golfe du Lion. Le merlu européen a également été décrit comme un prédateur opportuniste en Atlantique (Velasco et Olaso 1998). Il en est de même pour d'autres espèces de merlu en Atlantique nord-ouest (Garrison et Link 2000) et en Atlantique sud (Pillar et Wilkinson 1995). Du fait de l'opportunisme alimentaire des différentes espèces de merlu, Garrison et Link (2000) précisent que les variations spatiales et temporelles de l'alimentation de ces espèces reflètent la disponibilité des ressources alimentaires dans leur environnement. Dans le golfe du Lion, les travaux de Bozzano *et al.* (2005) ont démontré que les changements temporels (cycle journalier) des proies consommées par les merlus de 9-15 cm résultent de la disponibilité de ces proies dans l'environnement.

Les divers engins d'échantillonnage déployés dans le cadre de notre étude (chalut de fond, traîneau suprabenthique) ne permettent pas de réaliser des estimations d'abondance des principales espèces consommées par les juvéniles de merlu. En effet, l'effort d'échantillonnage mis en œuvre pour récolter les crustacés avec le traîneau suprabenthique (crevettes et suprabenthos) est trop faible (deux traits dans chacun des secteurs) pour avoir une bonne représentation de l'abondance de ces organismes dans la zone d'étude. Par ailleurs,

la sardine et l'anchois qui sont des espèces pélagiques ont été prélevés avec un chalut de fond utilisé pour capturer des merlus, engin non adapté pour réaliser un échantillonnage quantitatif des espèces pélagiques. Pour les crustacés, aucune série de données d'abondance n'est disponible, à notre connaissance, sur le plateau continental du golfe du Lion. Cependant, l'évaluation des stocks d'anchois et de sardine est effectuée chaque année au mois de juillet dans le golfe du Lion lors des campagnes PELMED (PELagiques MEDiterranée) (Liorzou *et al.* 2004). Ces travaux conduisent à l'estimation des biomasses de ces deux espèces, notamment en fonction de la profondeur (côte vs large). Malgré le décalage temporel entre les deux séries de données (i.e., contenus stomacaux et biomasses dans l'environnement), les variations spatio-temporelles de l'importance en masse de l'anchois et de la sardine observées dans le régime alimentaire des juvéniles de merlu (mai-juin) sont cohérentes avec les données acquises dans le cadre des estimations d'abondance des petits pélagiques (juillet), permettant ainsi d'apporter des éléments d'explications sur les changements spatio-temporels de ces deux principales proies des juvéniles de merlu.

Les interactions trophiques entre les populations de juvéniles de merlu, de sardine et d'anchois ainsi que les estimations des biomasses de l'anchois et de la sardine dans le golfe du Lion sont présentées sur les figures III.4.1 et III.4.2.

Les merlus de 10-14 cm et de 15-19 cm se nourrissent de quantités importantes de sardine dans la zone côtière aux printemps 2002 et 2004 (fig. III.4.1), il s'agit de petites sardines à cette saison et à cette profondeur (fig. III.4.2). A la fin du printemps et pendant l'été, de fortes biomasses de petites sardines sont généralement observées dans la zone côtière du golfe du Lion, du fait de la reproduction de l'espèce au mois de janvier (Liorzou *et al.* 2004). L'estimation de leur biomasse dans l'environnement montre des valeurs élevées à la côte pour ces deux années (fig. III.4.1). Alors qu'au printemps 2003, la biomasse des petites sardines côtières est particulièrement faible et elles sont peu consommées par les merlus de 10-14 cm et de 15-19 cm (fig. III.4.1).

Au printemps, les merlus de 10-14 cm localisés au large se nourrissent très peu de sardines, les biomasses estimées de cette espèce à cette profondeur sont pourtant élevées (fig. III.4.1). Ce sont en fait des sardines de grande taille qui ne rentrent pas dans la gamme de taille des proies des merlus de 10-14 cm. En revanche, les merlus de 15-19 cm consomment ces sardines, au printemps 2002 (fig. III.4.1), du fait de leur capacité à exploiter des proies de plus

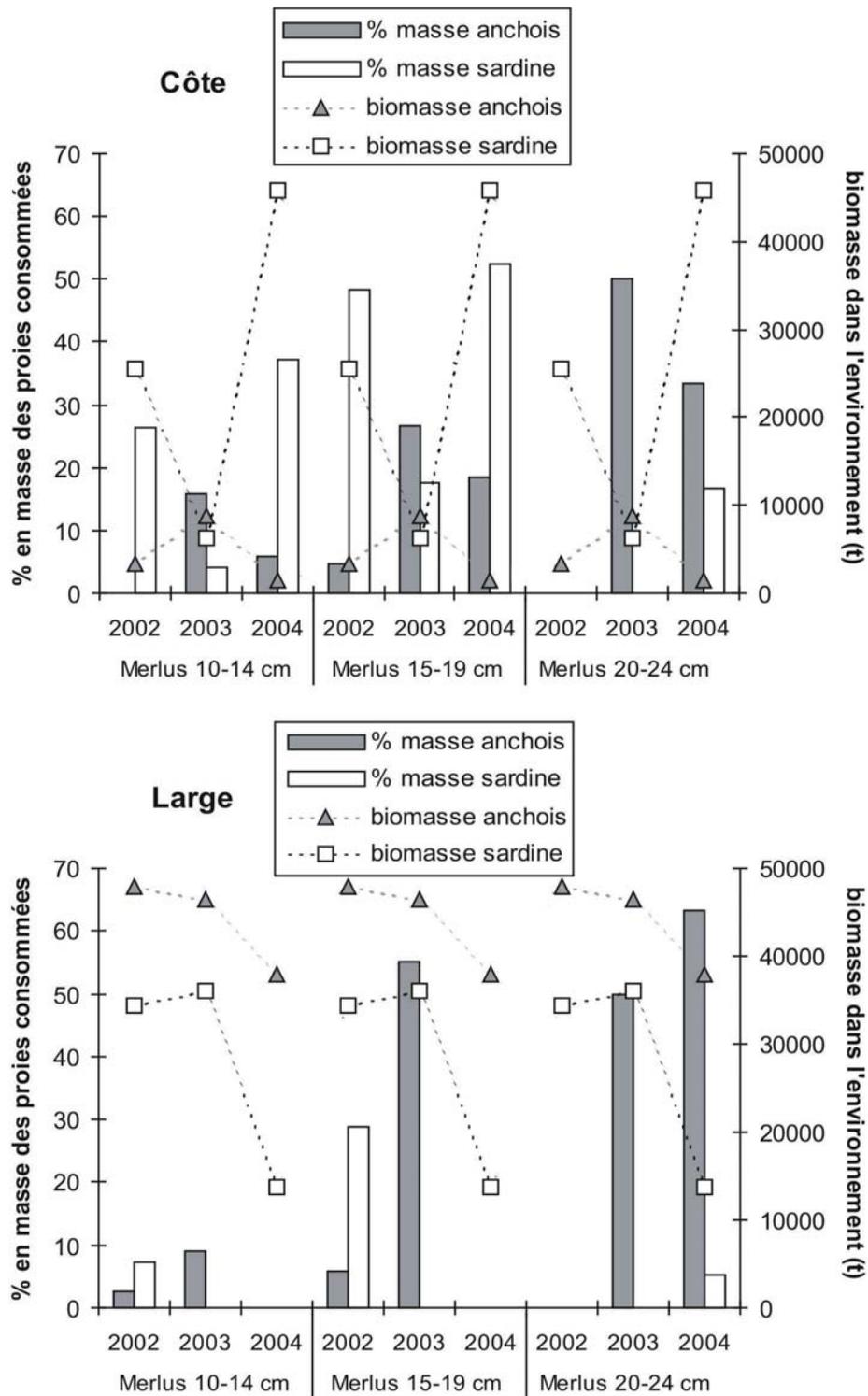


Figure III.4.1. Comparaison pour les printemps 2002 à 2004 des pourcentages en masse de sardine et d'anchois dans les contenus stomacaux des juvéniles de merlu de la présente étude (barres) et des biomasses moyennes estimées (t) de l'anchois et de la sardine (courbes) dans la zone côtière (haut) et la zone du large (bas) du golfe du Lion (données des biomasses de sardine et d'anchois modifiées d'après Liorzou *et al.* 2004 ; les résultats des individus de 15-19 cm du large au printemps 2004 et de 20-24 cm au printemps 2002 ne sont pas présentés du fait d'effectifs insuffisants).

grande taille. Au printemps 2003, ce même groupe de taille de merlu présente une alimentation composée majoritairement d'anchois au large (fig. III.4.1). A cette saison, la biomasse d'anchois du golfe du Lion est constituée principalement d'individus de grande taille quelle que soit la profondeur (Liorzou *et al.* 2004), avec des concentrations particulièrement marquée au large (fig. III.4.1). En effet, la période de reproduction de l'anchois, bien qu'étalée de mars à octobre, atteint habituellement son maximum en juillet, il n'y a donc pas de petits anchois à cette époque dans le golfe du Lion (Liorzou *et al.* 2004). Les merlus de 20-24 cm se nourrissent majoritairement de ces anchois de grande taille au printemps (2003 et 2004) aussi bien dans la zone côtière que dans celle du large (fig. III.4.1), alors que dans certains cas la biomasse d'anchois est équivalente (côte et large au printemps 2003) ou inférieure (côte au printemps 2004) à celle de la sardine. Du fait de sa taille, l'anchois est probablement, à cette saison, une proie plus adaptée que la sardine pour les merlus de 20-24 cm. En effet, il a été démontré dans plusieurs études que les poissons tendent à consommer une taille optimale de proie qu'ils sélectionnent lorsqu'ils en ont la possibilité (Hart et Connellan 1984). Il s'agit généralement de proies de grande taille permettant au prédateur de maximiser ses apports énergétiques (Ivlev 1961, Werner et Hall 1974, Gillen *et al.* 1981, Harper et Blake 1988). Les résultats observés dans la zone côtière au printemps 2004

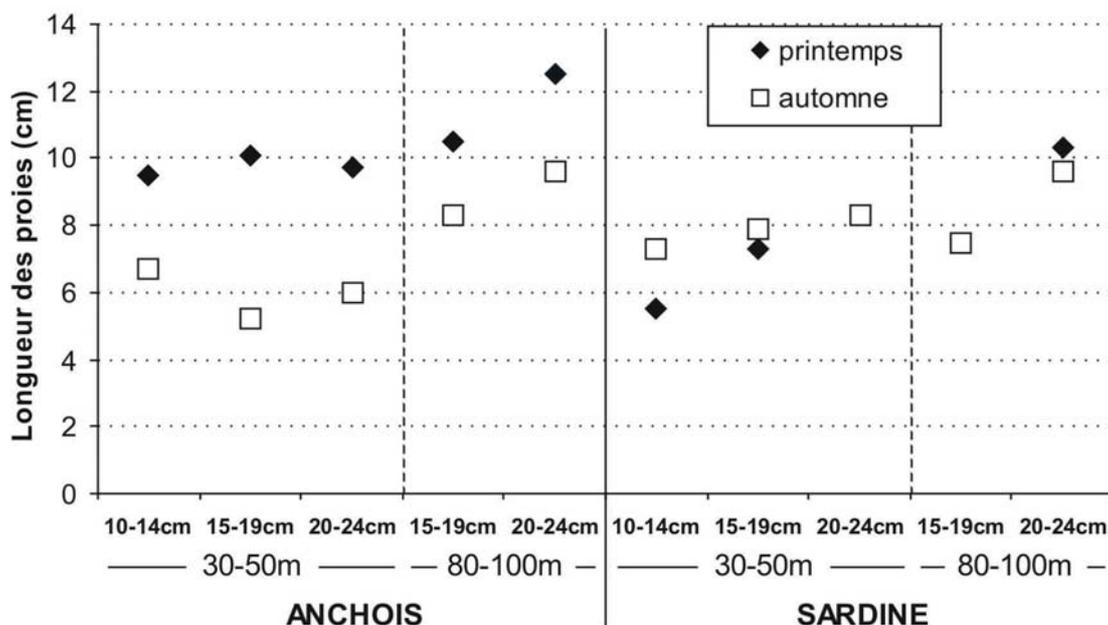


Figure III.4.2. Différences saisonnières de la longueur moyenne (cm) des anchois et des sardines consommées par les différents groupes de taille de merlu à la côte (30-50 m) et au large (80-100 m) dans la présente étude (printemps : données de 2002 à 2004, automne : données de 2004).

illustrent clairement ce phénomène de sélection des proies favorables chez les merlus de 20-24 cm. Leur alimentation est constituée principalement d'anchois de grande taille dont la disponibilité est particulièrement faible, alors que les sardines de petite taille présentent une biomasse élevée mais sont peu consommées (fig. III.4.1). La même tendance est observée lorsque les biomasses d'anchois et de sardine sont équivalentes. C'est le cas par exemple au printemps 2003 à la côte (grands anchois vs petites sardines), mais aussi au large où les sardines sont de plus grande taille que celles localisées à la côte. Nous ne disposons pas de la distribution en taille des deux espèces dans le milieu pour savoir si l'anchois présente une taille modale supérieure à celle de la sardine selon la saison, mais la mesure des proies dans les contenus stomacaux indique que les anchois ingérés ont une taille moyenne plus élevée que celle des sardines au printemps (fig. III.4.2).

A l'automne, il se produit une inversion de l'exploitation de l'anchois et de la sardine entre les merlus de 10-14 cm et ceux de taille supérieure dans la zone côtière (fig. III.4.3). Les individus de 10-14 cm, qui se nourrissaient majoritairement de petites sardines au printemps, consomment à l'automne des proportions importantes d'anchois de petite taille issus du pic de reproduction de juillet (Liorzou *et al.* 2004). A l'automne, la biomasse de sardine dans la zone côtière est probablement constituée d'individus de taille supérieure à celle des anchois. C'est pourquoi l'alimentation des merlus de 20-24 cm bascule de l'anchois au printemps vers la sardine en automne. La mesure de la longueur des proies consommées par ce groupe de taille indique, en effet, que la longueur moyenne des sardines est supérieure à celle des anchois à la côte en automne (fig. III.4.2).

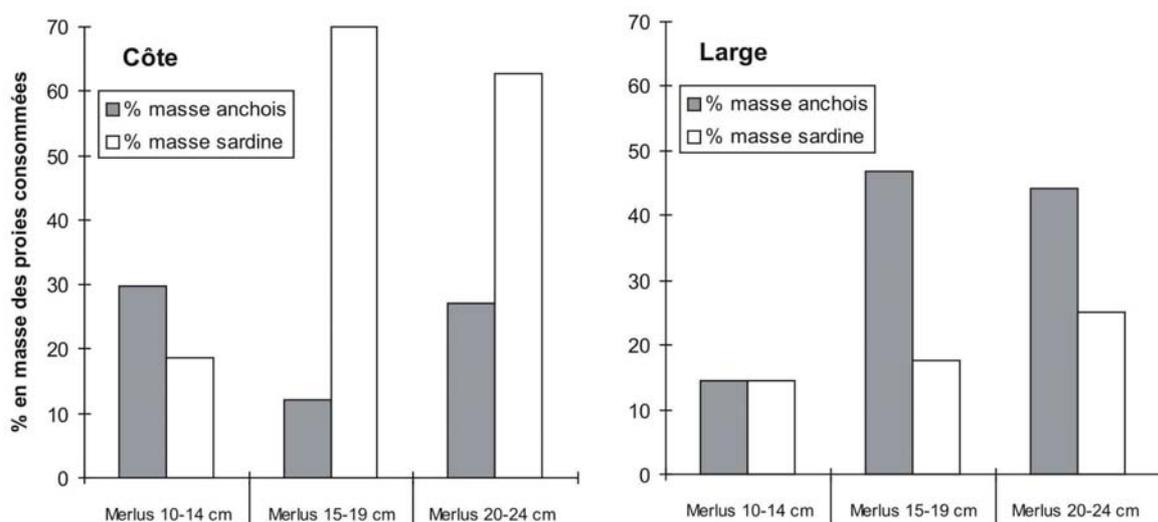


Figure III.4.3. Pourcentages en masse de sardine et d'anchois dans les contenus stomacaux des juvéniles de merlu dans la zone côtière (gauche) et la zone du large (droite) à l'automne 2004.

Finalement, les changements spatio-temporels de l'alimentation des juvéniles de merlu observés dans cette étude semblent étroitement liés à la disponibilité des proies adéquates (notamment en taille), particulièrement chez les individus < 20 cm. L'opposition, poissons à la côte-crustacés au large, mise en évidence dans l'alimentation des merlus de 10-14 cm au printemps résulte ainsi de biomasses élevées de sardines de petite taille dans les secteurs côtiers. Cependant, l'absence de données sur la disponibilité des crustacés dans les différents secteurs étudiés ne permet pas de déterminer si les merlus de 10-14 cm ont une « préférence » pour les proies poissons (vs proies crustacés). Plusieurs études ont montré dans différentes zones géographiques que la structure des communautés de crustacés sur les plateaux continentaux est fortement liée à la profondeur et au type de sédiment (Lagardère 1973, Abelló *et al.* 1988, Cartes *et al.* 1994, Fariña *et al.* 1997). Une augmentation de l'abondance et de la diversité des crustacés a été mise en évidence par Fariña *et al.* (1997) sur la marge continentale de la Galice. Au vu de cette tendance, il est probable que la forte consommation de crustacés au large est liée à leur disponibilité élevée à ces profondeurs, et que ces organismes présentent une disponibilité plus faible dans les secteurs côtiers où les merlus se nourrissent alors des poissons de petite taille qui y sont abondants. Ces résultats sont en accord avec la notion de *portfolio* ou spectre, décrite par Pinnegar *et al.* (2003), selon laquelle chaque espèce de prédateur a un spectre de types de proies adéquates (en terme de taille et de qualité notamment) au sein duquel il présente une certaine flexibilité qui lui permet de répondre aux fluctuations spatiales et temporelles de la disponibilité des différentes ressources.

A la différence des merlus < 20 cm, les individus de 20-24 cm montrent, dans certains cas (e.g. à la côte au printemps 2004), une alimentation qui ne semble pas dépendre de la disponibilité des proies dans leur environnement, suggérant un comportement de sélection des proies. Cette sélection des proies de grande taille résulte probablement d'un mécanisme indirect, c'est-à-dire d'un évitement des petites proies et non d'une sélection positive des proies de grande taille, comme Floeter et Temming (2003) l'ont proposé pour la morue en mer du Nord.

4.3. Conclusions

La présente étude a permis d'identifier les ressources alimentaires essentielles aux juvéniles de merlu notamment au printemps, c'est-à-dire lors de la période où l'abondance des juvéniles sur le plateau continental du golfe du Lion est maximale (Recasens *et al.* 1998). Or, la période d'installation des juvéniles sur le fond et les quelques mois qui suivent correspondent à une période critique dans le cycle de vie d'un poisson du fait de la disponibilité ou non d'un habitat approprié (Hüssy *et al.* 1997). La connaissance des ressources alimentaires utilisées à ce stade de vie est donc d'une importance majeure.

- Les **crustacés suprabenthiques** (euphausiacés, mysidacés et amphipodes) et les **crevettes** constituent la majorité des ressources des merlus < 15 cm au large (80-100 m).
- La **petite sardine** (< 8 cm) représente la principale proie des merlus de 10 à 19 cm dans la zone côtière (30-50 m).
- La **sardine** (8 à 12 cm) et l'**anchois** (8 à 14 cm) **de plus grande taille** sont fortement exploités par les individus de 15 à 24 cm au large.

L'analyse des facteurs de variations de l'alimentation révèle (1) des fluctuations annuelles marquées du type de crustacés consommés au large par les merlus < 15 cm, et (2) l'importance de la profondeur en terme de structuration du type de ressources exploitées par les différents stades juvéniles de la population de merlu. Ce travail montre qu'il y a différents habitats trophiques des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, et souligne l'intérêt de prendre en compte la dynamique spatiale pour une meilleure compréhension des interactions trophiques. Ainsi, les variations spatiales de l'importance de l'anchois et de la sardine dans l'alimentation des merlus de 10 à 14 cm sont fortement liées à la propre dynamique spatiale de ces deux espèces. La consommation élevée de petites sardines au printemps et de petits anchois à l'automne dans les zones côtières reflète la disponibilité de ces organismes à cette profondeur et aux saisons considérées. En effet, le recrutement des sardines a lieu principalement dans la zone côtière à la fin du printemps et durant l'été, et pour l'anchois dans la zone côtière durant l'automne. Les anchois et les sardines disponibles au large sont de plus grande taille et ne rentrent pas dans la gamme de taille des proies exploitables par les merlus de 10 à 14 cm situés en profondeur. Les crustacés constituent l'essentiel des ressources alimentaires de ce groupe de taille à ces profondeurs. En revanche, les merlus de 15 à 24 cm se nourrissent de ces anchois et sardines de grande taille.

La variabilité spatiale et temporelle du type de ressource alimentaire exploité par les merlus < 15 cm suggère une flexibilité alimentaire importante, donc une capacité d'adaptation aux fluctuations des ressources disponibles, en particulier chez les individus de 10 à 14 cm (tailles de la transition alimentaire crustacés-poissons). La grande répartition bathymétrique de ce groupe de taille de merlu sur le plateau continental résulte probablement de la large gamme de proies adéquates (crustacés suprabenthiques ; crevettes ; poissons benthiques, démersaux et pélagiques), en terme de taille et de mobilité.

Cette étude met donc en évidence l'existence, sur le plateau continental du golfe du Lion, d'habitats trophiques des juvéniles qui diffèrent selon leur stade de vie. Les merlus < 10 cm sont principalement localisés au large où ils se nourrissent de crustacés, tandis que les individus de 10 à 14 cm présentent deux habitats alimentaires : l'un situé au large basé sur les crustacés comme pour les plus petits juvéniles et l'autre localisé plus à la côte caractérisé par la consommation de proies-poissons.

CHAPITRE IV :
SIGNATURES ISOTOPIQUES ET RÉSEAU TROPHIQUE
DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION

1. INTRODUCTION

Dans les écosystèmes, la circulation de l'énergie et de la matière vivante s'effectuent essentiellement *via* les réseaux trophiques. L'identification des relations trophiques est donc un élément clé pour la compréhension des processus qui déterminent le fonctionnement des écosystèmes (Paine 1988), et les recherches centrées sur les réseaux trophiques ouvrent les voies à la compréhension de nombreux processus écologiques et biologiques d'importance cruciale.

L'étude de la structure des réseaux trophiques s'articule généralement autour de deux principaux axes : l'estimation du positionnement trophique des différentes espèces afin de préciser leur rôle au sein des communautés biologiques, et l'identification de la (des) source(s) de matière organique sur la(es)quelle(s) repose l'ensemble du réseau trophique. Mais dans les milieux aquatiques, l'analyse des relations trophiques entre organismes est difficile car les poissons sont en présence d'assemblages complexes de proies (Peterson et Ausubel 1984, Perry et Neilson 1988, McLaren et Avendano 1995) dont la composition présente des variations spatio-temporelles plus ou moins importantes. Dans le cas particulier des milieux marins côtiers, les sources potentielles de matière organique sont nombreuses (e.g. phytoplancton marin, macrophytes, phytoplancton d'eau douce, débris d'origine terrestre) (Mann 1982).

Dans le présent travail, les principales espèces de proies des juvéniles de merlu ont été déterminées par analyse des contenus stomacaux (cf Chapitre III). Cette méthode traditionnelle d'étude des relations trophiques fournit des informations indispensables telles que la taxonomie et la taille des proies consommées par un prédateur. Mais, l'analyse des contenus stomacaux est coûteuse en temps, et par conséquent difficile à mettre en oeuvre pour reconstituer l'intégralité de la structure d'un réseau trophique. De plus, elle présente certaines limites (Pinnegar et Polunin 2000) qui la rendent peu appropriée pour l'analyse de la structure des réseaux trophiques. Le contenu de l'estomac d'un consommateur représente un instantané de son alimentation, renseigne sur les proies ingérées (et non assimilées), et peut induire un

biais dans l'estimation de l'importance respective des diverses proies du fait d'une digestion différentielle (Stoner et Zimmerman 1988).

Les isotopes stables du carbone et de l'azote se sont révélés être un outil approprié pour l'identification des sources de matière organique des réseaux trophiques et des relations trophiques dans les écosystèmes (Fry et Sherr 1984, Owens 1987, Peterson et Fry 1987). Le principe de base est que la composition isotopique des tissus d'un consommateur reflète celle de sa nourriture de façon prédictible (DeNiro et Epstein 1978, 1981, Minagawa et Wada 1984). Contrairement à l'analyse des contenus stomacaux, la méthode isotopique fournit une mesure intégrée dans le temps de la nourriture exploitée par un organisme car la composition en isotopes stables de ses tissus résulte des processus d'assimilation et de métabolisation des nutriments issus de l'alimentation (Hesslein *et al.* 1993, MacAvoy *et al.* 2001).

Les objectifs de ce chapitre sont (1) de déterminer quelle(s) est (sont) la (les) source(s) de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion, (2) d'estimer le positionnement trophique des juvéniles de merlu et des principales espèces qui constituent ses réseaux trophiques, et (3) enfin d'analyser la dynamique spatio-temporelle de la structure de ces réseaux trophiques.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Définition

Un atome est défini par son numéro atomique Z qui correspond au nombre de protons, et son nombre de masse A qui est la somme du nombre de protons et de neutrons du noyau de l'atome. Les isotopes sont des atomes qui possèdent le même nombre de protons, mais un nombre différent de neutrons. Chaque isotope présente donc un nombre de masse particulier, on parle pour un même élément d'isotopes légers et lourds.

Il existe des isotopes dont la configuration énergétique est instable entraînant leur désintégration spontanée par émission de particules pour former un autre élément. Il s'agit des isotopes radioactifs ou instables. A l'inverse, d'autres isotopes ne se désintègrent pas au cours du temps, ils sont dits stables. Le carbone et l'azote ont deux isotopes stables chacun, respectivement ^{12}C et ^{13}C , ^{14}N et ^{15}N .

Les isotopes diffèrent également par leur abondance naturelle, généralement l'isotope léger (^{12}C dans le cas du carbone et ^{14}N pour l'azote) est majoritaire tandis que les isotopes lourds sont souvent présents sous forme de traces. Le ^{12}C représente 98,89% du carbone total, et le ^{13}C 1,11%. Dans le cas de l'azote, les pourcentages d'abondance naturelle sont respectivement de 99,63% et 0,37% pour le ^{14}N et le ^{15}N (Mariotti 1995, Riera 1995).

2.2. Mesure et notation de la composition isotopique

L'analyse de la composition en isotopes stables est réalisée par spectrométrie de masse de rapport isotopique en flux continu (CF-IRMS). Les échantillons solides sont tout d'abord transformés en gaz purs (CO_2 et N_2) par combustion dans un analyseur élémentaire en présence d'oxygène dans une atmosphère d'hélium (fig. IV.2.1). Les gaz issus de la combustion sont acheminés, par un flux continu d'hélium, au dessus d'une série de réactifs pour être purifiés (piégeage de l'eau, des chlorures et sulfures) et ensuite envoyés dans une colonne de chromatographie où il y a séparation du CO_2 et du N_2 . Les gaz résultants sont alors introduits successivement dans le spectromètre de masse isotopique où l'analyse se déroule en trois grandes étapes. Dans la source du spectromètre, une ionisation des gaz est effectuée par bombardement d'électrons. Les gaz ionisés et donc chargés positivement, sont ensuite accélérés et exposés à un champ magnétique dans lequel ils sont déviés en fonction de leur

rapport masse / charge. Chaque isotope emprunte donc une trajectoire propre et arrive dans un collecteur réglé pour détecter une masse particulière. Les différents isotopes sont ainsi séparés dans des collecteurs multiples 44, 45 et 46 pour le CO₂, et 28, 29 et 30 pour le N₂ (Ghashghaie *et al.* 2001). Un signal électrique, qui dépend de la quantité d'ions, est produit au niveau des collecteurs et transmis à un système informatique via un amplificateur. Ces données sont enfin traitées pour exprimer la composition isotopique des échantillons analysés.

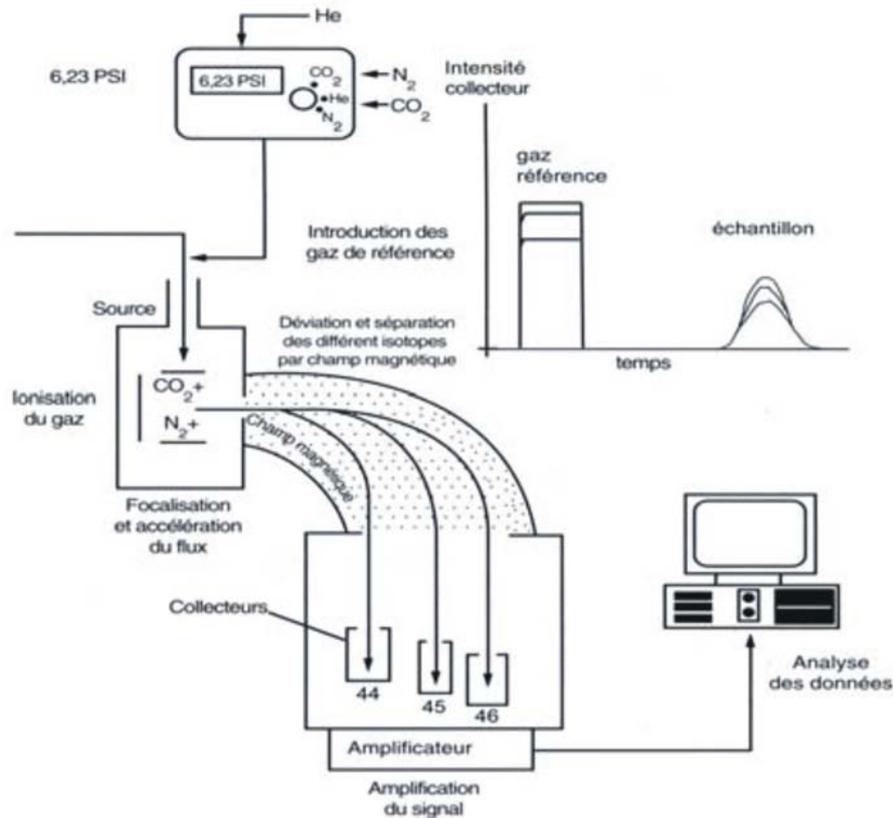


Figure IV.2.1. Schéma du principe de l'analyse par spectrométrie de masse de rapport isotopique en flux continu (d'après Deléens *et al.* 1997).

Les variations d'abondance isotopiques naturelles sont très faibles et dépassent rarement quelques millièmes. L'expression des compositions isotopiques repose sur un système de notation conventionnel, la notation Delta (δ). Elle exprime une mesure relative (et non absolue) de la composition isotopique d'un échantillon par rapport à une référence internationale selon la formule suivante (McKinney *et al.* 1950) :

$$\delta X (\text{‰}) = \left(\frac{R \text{ échantillon}}{R \text{ référence}} - 1 \right) \times 1000$$

- Où :
- X correspond à l'isotope lourd, c'est-à-dire ^{13}C ou ^{15}N pour le carbone et l'azote.
 - R représente le ratio isotope lourd / isotope léger, $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$, pour l'échantillon et la référence.

La référence internationale utilisée pour le carbone est un fossile calcaire (PDB), un rostre de Belemnite, provenant de la formation rocheuse Pee Dee aux Etats-Unis (Craig 1957). Pour l'azote, il s'agit du N_2 atmosphérique (Mariotti 1983). Ces références ont été retenues pour la stabilité de leur composition isotopique.

2.3. Propriétés des isotopes et principe du fractionnement isotopique

Les masses légèrement différentes des isotopes leur confèrent des propriétés physiques et chimiques différentes, et il en est de même pour les molécules qu'ils constituent. Ces différences de propriétés résultent principalement de la vitesse de diffusion et de l'énergie de dissociation des molécules. Les isotopes légers ont une vitesse de diffusion et de réactivité supérieure à celle des isotopes lourds, les molécules légères sont donc plus rapidement mobilisées (Owens 1987). De plus, l'énergie de dissociation est plus élevée dans les molécules lourdes, c'est-à-dire que l'énergie nécessaire pour casser les liaisons de cette molécule est plus importante. Les molécules contenant l'isotope léger sont donc moins stables et ont tendance à réagir plus vite que celles riches en isotopes lourds, alors que l'isotope lourd se concentre généralement dans la molécule la plus stable (la plus complexe) (Ghashghaie *et al.* 2001). Par conséquent, au cours de processus chimiques, physiques ou biochimiques, il se produit une répartition différentielle des isotopes entre composés. Autrement dit, il y a modification de la composition isotopique entre les produits et les réactifs (Peterson et Fry 1987), c'est le processus de fractionnement isotopique. Les variations des abondances naturelles des isotopes stables entre les différents compartiments de la biosphère, qu'ils soient organiques ou inorganiques, des niveaux trophiques dans des écosystèmes ou encore à plus petite échelle entre des individus, des organes et même des molécules, résultent du fractionnement isotopique (Ghashghaie *et al.* 2001). C'est ce processus qui sert de base à l'utilisation des isotopes stables comme traceur des flux de matière dans les écosystèmes (Owens 1987).

2.4. Les isotopes stables du carbone et de l'azote : outil d'étude des relations trophiques

La composition isotopique des organismes est directement liée à la composition de leur alimentation. Au cours des transferts trophiques, les processus de fractionnement isotopique engendrent des modifications plus ou moins importantes, selon l'élément considéré, de la composition en isotopes stables de la matière organique. C'est la connaissance de l'amplitude de ces variations qui est à la base de l'utilisation de l'outil isotopique pour appréhender les relations trophiques dans les écosystèmes. Il se produit généralement un enrichissement en isotope lourd entre un consommateur et sa nourriture.

Dans le cas du carbone, le fractionnement isotopique est très faible, il est de 1‰ en moyenne (De Niro et Epstein 1978, Peterson et Fry 1987, Pinnegar et Polunin 1999, Vander Zanden et Rasmussen 2001, Post 2002). La composition en isotopes du carbone de la matière organique est donc bien conservée dans les chaînes alimentaires. Le faible enrichissement en ^{13}C observé dans l'organisme du prédateur par rapport à sa proie résulte du fractionnement qui s'effectue au cours du métabolisme respiratoire. Le CO_2 rejeté est appauvri en ^{13}C (De Niro et Epstein 1978) du fait de la réactivité plus importante du ^{12}C . Par ailleurs, les principales sources de matière organique des réseaux trophiques dans les milieux côtiers marins (e.g. débris de végétaux terrestres, phytoplancton marin et phanérogames marines) ont des valeurs distinctes de $\delta^{13}\text{C}$, à l'exception du phytoplancton estuarien dont la gamme de valeur couvre celles des plantes en C_3 et du phytoplancton marin (fig. IV.2.2). Les variations observées entre producteurs primaires sont dues à l'utilisation, pour leur photosynthèse, de pools de carbone inorganique dont la composition isotopique est différente. Pour les végétaux terrestres, il s'agit du CO_2 atmosphérique ($\delta^{13}\text{C} = -7\text{‰}$) alors que les végétaux aquatiques utilisent le carbone inorganique dissous, pour lequel il s'est produit un fractionnement au

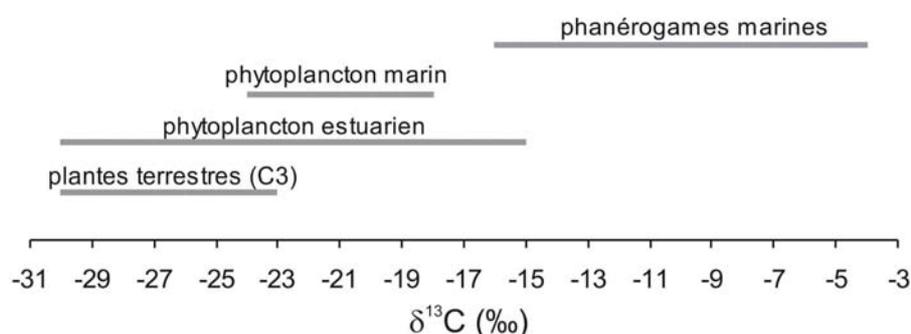


Figure IV.2.2. Signatures en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des sources de matière organique potentielles dans les écosystèmes marins côtiers (valeurs d'après Ostrom et Fry (1993)).

cours de la dissolution ($\delta^{13}\text{C} = -15\text{‰}$ en eaux douces, $\delta^{13}\text{C} = 0\text{‰}$ en mer) (Peterson et Fry 1987). Les différences de $\delta^{13}\text{C}$ entre producteurs primaires résultent également du fractionnement isotopique associé au type de cycle biochimique mis en œuvre pour la synthèse de matière organique, et plus particulièrement les systèmes enzymatiques qui réalisent la fixation du carbone inorganique. Ce mécanisme est illustré, notamment, en milieu terrestre par les plantes en C_3 et C_4 qui à partir de la même source de carbone inorganique (CO_2 atmosphérique) synthétisent de la matière organique de composition isotopique différente du fait de voies anaboliques distinctes (Smith et Epstein 1971, Vogel 1980, O'Leary 1981, Peterson et Fry 1987). Ainsi, les plantes en C_3 dont la photosynthèse est basée sur le cycle de Calvin, ont un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de -28‰ . Dans le cas des plantes en C_4 , la synthèse de la matière organique est réalisée au cours du cycle de Hatch-Slack, le $\delta^{13}\text{C}$ observé est de -12‰ . Finalement, la signature en isotopes stables du carbone est un bon traceur de l'origine de la matière ingérée par les organismes (marins) puisque chaque source de matière organique a une gamme propre de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et que la composition isotopique est fortement conservée le long des chaînes trophiques. Il est ainsi possible d'identifier les contributions relatives des différentes sources de matière organique d'un réseau trophique en étudiant la composition en isotopes stables du carbone chez les invertébrés (Riera et Richard 1996) et les poissons (Jennings *et al.* 1997, Pinnegar et Polunin 1999, 2000). Dans les milieux estuariens et marins côtiers, plusieurs études ont porté sur l'analyse de la contribution relative des sources de nourriture d'origine terrestre et marine des réseaux trophiques (Chisolm *et al.* 1983, Gearing 1984, Hobson 1987, Fichez *et al.* 1993, Riera et Richard 1996, Kerhervé *et al.* 2001, Darnaude *et al.* 2004).

A la différence du carbone, la composition en isotopes stables de l'azote subit de plus larges variations dans les chaînes alimentaires. Le $\delta^{15}\text{N}$ d'un animal montre en moyenne un enrichissement de $3,4\text{‰}$ par rapport à sa nourriture (De Niro et Epstein 1981, Minagawa et Wada 1984, Vander Zanden et Rasmussen 2001, Post 2002), qui résulte du fractionnement isotopique associé au métabolisme d'excrétion de l'azote. Les produits azotés excrétés (urée, ammonium, acide urique) sont constitués préférentiellement de ^{14}N et donc appauvris en ^{15}N (Macko *et al.* 1982, Minagawa et Wada 1984, Owens 1987). La signature en azote d'un organisme est donc d'autant plus élevée qu'il a un niveau trophique élevé. Le $\delta^{15}\text{N}$ permet d'estimer le niveau trophique des organismes et de déterminer ainsi la structure des réseaux trophiques.

L'utilisation conjointe des signatures en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) permet donc de mieux positionner les individus au sein des réseaux trophiques (Polunin *et al.* 2001, Takai *et al.* 2002), et d'étudier les interactions trophiques et les flux de matière, particulièrement dans les écosystèmes aquatiques (Pinnegar et Polunin 2000, Darnaude *et al.* 2004).

2.5. Analyses réalisées

2.5.1. Prélèvements et préparation des échantillons

Les signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$ des multiples compartiments du réseau trophique du merlu ont été analysées suivant différents protocoles du fait de la taille des individus. La composition isotopique des différentes espèces de poissons a été mesurée individuellement sur le muscle blanc natatoire dorsal (cf Chapitre II § 2.2.1 pour le détail de la dissection). D'après Pinnegar et Polunin (1999), le muscle blanc est, chez les poissons, le tissu qui fournit les résultats les plus fiables avec la plus faible variabilité inter-individuelle. Par conséquent, les variations inter-individuelles des signatures isotopiques quantifiées au cours d'une analyse sont essentiellement liées à des différences d'alimentation. De plus, le muscle est le tissu pour lequel le temps d'intégration est pertinent dans notre étude, car sa composition reflète l'alimentation récente de l'individu (Hesslein *et al.* 1993, Mac Avoy *et al.* 2001, Maruyama *et al.* 2001) et indique les changements majeurs de son alimentation dans un passé récent (Tieszen *et al.* 1983). Pour les crevettes, l'analyse de leur composition isotopique a également été réalisée sur le muscle, mais des individus groupés, afin d'obtenir la quantité de matière nécessaire à l'analyse. Les mesures sur le phytoplancton et les espèces suprabenthiques ont été effectuées sur des regroupements d'organismes entiers.

Après prélèvement, les échantillons sont congelés (-18°C), lyophilisés (lyophilisateur ALPHA 1-4, CHRIST) et réduits en poudre fine et homogène dans un mortier en agate avec un tamis en acier. Pour chaque échantillon, 1 mg de poudre a ensuite été pesé, placé dans une capsule en étain et conditionné dans des microplaques. La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ est effectuée sur ce même échantillon pour les muscles de poissons et de crevettes. Dans le cas du phytoplancton, du suprabenthos et du sédiment, cet échantillon brut sert uniquement à déterminer le $\delta^{15}\text{N}$ alors que l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ est réalisée sur un sous-échantillon

décarbonaté. Les carbonates sont éliminés avec de l'acide chlorhydrique 10%, et au cours de rinçages successifs à l'eau distillée. L'échantillon est séché à l'étuve à 60°C, pesé et conditionné comme les échantillons non traités. Les carbonates (CaCO_3) présents dans les échantillons de phytoplancton et de suprabenthos ont une signature en $\delta^{13}\text{C}$ plus élevée que le carbone constitutif de la matière organique (De Niro et Epstein 1978). Il est donc nécessaire d'éliminer les carbonates afin d'obtenir une signature en carbone qui reflète celle de la matière organique seule, et qui est comparable à celle des espèces pour lesquelles la mesure est réalisée directement sur le muscle.

Afin d'éviter toute contamination entre échantillons, l'ensemble du matériel nécessaire à leur préparation (pinces, ciseaux, mortier, spatules, tamis) a été lavé à l'acide chlorhydrique 10%, puis rincé à l'eau distillée et enfin séché à l'étuve entre chaque individu.

Des travaux récents ont souligné l'importance de prendre en compte la teneur en lipide des échantillons lors de l'analyse de leur composition en isotopes stables du carbone (Murry *et al.* 2006, Kiljunen *et al.* 2006, Sweeting *et al.* 2006, Bodin *et al.* 2007, Post *et al.* 2007). Les lipides ont, en effet, un $\delta^{13}\text{C}$ plus faible (6-8‰) que les protéines et les glucides (De Niro et Epstein 1977, Mc Connaughey et McRoy 1979). Des biais dans les analyses du $\delta^{13}\text{C}$ peuvent résulter de l'hétérogénéité (intra et/ou inter-spécifique) de la teneur en lipides des échantillons étudiés. Pour pallier cette influence potentielle des lipides sur la signature isotopique en carbone, une extraction chimique des lipides peut être réalisée afin de réduire leur concentration à des niveaux très faibles et uniformes entre les différents échantillons (Pinnegar et Polunin 1999). Mais il s'agit d'une étape supplémentaire coûteuse et qui rallonge considérablement le temps d'analyse. Une deuxième solution consiste en une normalisation mathématique de la teneur lipidique à partir des valeurs du rapport C/N de l'échantillon (Mc Connaughey et McRoy 1979). Cette méthode repose sur la relation linéaire entre le pourcentage en lipides et le C/N qui existe chez les organismes (Mc Connaughey et McRoy 1979).

Dans la présente étude, les valeurs de C/N varient significativement (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 543,91$, $df = 11$, $p < 0,001$) entre les différents compartiments du réseau trophique considéré (tab. IV.2.1). Trois groupes sont identifiables : les poissons ont les plus faibles C/N (moyennes de 3,45 pour les merlus, à 3,58 pour les poissons pélagiques). Des valeurs plus élevées sont observées pour la matière organique particulaire de l'eau surface, le phytoplancton (matière organique particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle), les

espèces suprabenthiques et les crevettes (valeurs comprises entre 4,53 et 9,21). La matière organique particulaire du sédiment de surface présente le C/N moyen le plus élevé (15,03). La variabilité du C/N est très faible pour les différents groupes de poissons (écart-types de 0,03 à 0,16) alors qu'elle est plus élevée pour les autres compartiments (écart-types de 0,91 à 2,31).

Par ailleurs, au sein de chacun des compartiments considérés, il n'y a pas de relations significatives entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le C/N ($r^2 < 0,40$ et $p > 0,05$ pour chacune des onze relations testées). Autrement dit, pour chaque compartiment la variabilité observée du C/N n'a pas d'effet sur les signatures isotopiques. Par contre, il existe une relation négative significative ($R^2 = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 11$) entre les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et de C/N lorsque les onze compartiments du réseau trophiques sont pris en compte ensemble (fig. IV.2.3).

Post *et al.* (2007) ont montré que pour des teneurs lipidiques faibles (i.e. inférieures à 5% en masse sèche, correspondant à des valeurs de C/N inférieures ou proches de 3,5), il n'est pas nécessaire de procéder à une correction des lipides (extraction ou normalisation) du fait d'une influence très faible ou inexistante sur le $\delta^{13}\text{C}$ de l'échantillon. C'est la cas pour toutes les espèces de poissons analysées dans la présente étude qui ont de faibles valeurs de C/N dans le muscle indiquant que ce tissu présente des teneurs faibles en lipides. Dans le cas des juvéniles de merlu (< 20 cm), le pourcentage lipidique du muscle varie en effet de 3 à 4% (en masse sèche) (Bodiguel *et al.* soumis). Par contre, les valeurs de C/N sont plus élevées chez les crustacés (4,5 à 6,3) et les sources potentielles de matière organique du réseau trophique (7,8 à 15,0) (tab. IV.2.1).

Pour vérifier que les différences de C/N entre les divers groupes d'organismes n'induisaient pas de mauvaise interprétation de la structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ normalisée aux lipides ont été calculées selon la méthode proposée par Mc Connaughey et McRoy (1979) et celle de Post *et al.* (2007). La méthode Mc Connaughey et McRoy (1979) n'induit aucun changement significatif de la signature en carbone. Ce résultat est en accord avec la sous-estimation de la correction apportée par cette équation, signalée par Sweeting *et al.* (2006) et Post *et al.* (2007). L'utilisation de la normalisation de Post *et al.* (2007) conduit à des résultats très peu cohérents (i.e. structure des réseaux trophiques difficilement interprétable notamment dans les niveaux trophiques les plus bas, c'est-à-dire pour les organismes dont le facteur de correction par la normalisation est le plus important) contrairement à l'exploitation des résultats bruts non normalisés. Ces auteurs ont montré qu'il existait une relation significative entre le C/N et le $\delta^{13}\text{C}$ chez les animaux aquatiques, mais pas chez les végétaux. La normalisation des lipides à partir du C/N est donc inappropriée pour

les sources de matière organique en milieu marin (e.g. phytoplancton). Pour cette raison, les signatures isotopiques en carbone utilisées n'ont pas été corrigées par les lipides.

Tableau IV.2.1. Valeurs moyennes du rapport entre les pourcentages en carbone et en azote (C/N) des principaux compartiments et des sources potentielles du réseau trophique des merlus en 2004 (MOP eau surface : matière organique particulaire de l'eau surface ; Phytoplancton : matière organique particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle ; MOP sédiment : matière organique particulaire du sédiment de surface ; KW : résultats du test post hoc réalisé avec un test de Kruskal-Wallis modifié ; les lettres a, b et c indiquent une différence significative au seuil maximal de $\alpha = 0,05$).

Compartiments	C/N			KW
	effectifs	moyenne	écart-type	
MOP sédiment	21	15,03	2,23	c
MOP eau surface	26	9,21	2,31	b
Phytoplancton	24	7,83	1,34	b
Amphipodes	15	6,36	1,61	b
Euphausiacés	9	5,67	0,91	b
Mysidacés	21	5,28	1,01	b
Crevettes	51	4,53	1,21	b
Poissons benthiques	105	3,53	0,07	a
Poissons démersaux	84	3,48	0,03	a
Poissons pélagiques	250	3,58	0,16	a
Juvéniles de merlu	193	3,45	0,03	a

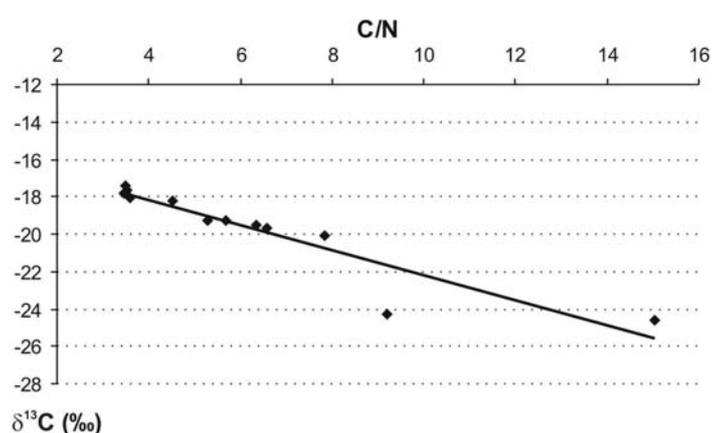


Figure IV.2.3. Régression linéaire entre les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et de C/N des différents compartiments biologiques échantillonnés ($R^2 = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 11$).

2.5.2. Analyses des échantillons

La mesure des compositions en isotopes stables a été déterminée par spectrométrie de masse de rapports isotopiques en flux continu (cf § 2.2 Mesure et notation de la composition isotopique). Les échantillons ont été analysés dans un laboratoire écossais, le Scottish Crop Research Institute. Le spectromètre utilisé (Europa Scientific ANCA-NT 20-20 Stable Isotope Analyser with ANCA-NT Solid/Liquid Preparation Module) fonctionne en mode dual, permettant la mesure simultanée des rapports $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ et $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ à partir du même échantillon. La précision analytique (SD, n = 5) est de 0,2‰ pour le carbone et l'azote. Elle est estimée avec des standards internes analysés avec les échantillons, il s'agit de 1 mg de leucine préparée à partir de 50 µl de solution stock à 20 mg ml⁻¹ lyophilisée et calibrée avec des échantillons de farine de blé de signatures homogènes connues. L'analyse et le calibrage des standards internes sont réalisés tous les 10 échantillons.

2.6. Effectifs des échantillons analysés

La composition en isotopes stables de l'azote et du carbone a été étudiée sur un total de 749 échantillons portant sur les sources de matière organique, les merlus et les proies. Les effectifs des différents types d'échantillons analysés sont répertoriés dans le tableau IV.2.2.

Tableau IV.2.2. Nombre d'échantillons dans les différents compartiments des réseaux trophiques des juvéniles de merlu dont la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote a été mesurée (sources de MO : sources potentielles de matière organique des réseaux trophiques ; × : pas d'échantillonnage réalisé).

Compartiments	saison/année				Somme
	Printemps 2002	Printemps 2003	Printemps 2004	Automne 2004	
Merlus juvéniles	112	53	94	79	338
Sources de MO	×	×	39	38	77
Proies poissons	×	×	124	114	238
Proies crustacés	×	×	50	46	96

2.7. Traitements des données

2.7.1. Signatures isotopiques en azote et carbone des juvéniles de merlu

L'influence de la taille des juvéniles de merlu, du secteur, de l'année et de la saison d'échantillonnage sur le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ des juvéniles de merlu a été analysée avec un Modèle Additif Généralisé (GAM). Les GAM sont des généralisations non-paramétriques des techniques de régression linéaire multiple (Hastie et Tibshirani 1990). Les estimations réalisées avec ce type de méthode sont basées sur les techniques de lissage local. L'avantage des GAM est qu'ils permettent des analyses multivariées sans *a priori* sur les hypothèses de linéarité. Par ailleurs, avec ce type de méthode statistique des variables explicatives quantitatives (e.g. la taille des merlus) et qualitatives (e.g. secteur, année et saison) peuvent être incluses dans la même analyse. Les modèles testés (distribution normale de l'erreur, et fonction de lien de type identité) étaient de la forme :

$$\delta_{\text{merlu}} = s(\text{taille merlu}) + \text{secteur} + \text{année} + \text{saison}$$

- Où :
- δ_{merlu} est la signature en isotope stable de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) ou la signature en isotope stable du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) des juvéniles de merlu
 - $s(\)$ indique la fonction de lissage spline cubique

La sélection du meilleur modèle a été réalisée avec la Méthode de Validation Croisée Généralisée (procédure MGCV dans R, décrite par Wood et Augustin (2002)) qui est une procédure de sélection automatique du nombre de degrés de liberté. Le modèle finalement retenu est celui dont le score GCV est le plus faible indiquant une déviance résiduelle minimale.

Les GAM ont été utilisés afin (1) d'identifier, parmi les variables explicatives testées, celles qui ont un effet significatif sur le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu, et (2) pour modéliser la relation entre les signatures isotopiques et la taille des juvéniles de merlu sans *a priori* sur la nature de cette relation, et en prenant en compte l'effet des autres co-variables (analyse de co-variance).

Pour chacun des groupes de taille de juvéniles de merlu, l'effet de chaque variable explicative a ensuite été analysé séparément avec des graphiques $\delta^{15}\text{N}$ versus $\delta^{13}\text{C}$. Les facteurs étudiés

sont le secteur (I, II, III et IV), l'année (2002, 2003 et 2004) et la saison (printemps et automne). La significativité des différences observées a été testée par analyse de variance (ANOVA) après avoir vérifié la normalité des données (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homogénéité des variances (test de Bartlett). Des tests de Tukey ont également été effectués pour les comparaisons *post hoc* des moyennes des différentes modalités d'un facteur qui montrait un effet significatif avec l'ANOVA.

2.7.2. Signatures isotopiques en azote et carbone des sources de matière organique

La distinction des différentes sources, et l'étude des variations spatiales et saisonnières de leurs signatures isotopiques ont été analysées avec des graphiques $\delta^{15}\text{N}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ et des ANOVA. La normalité des données et l'homogénéité des variances ont été vérifiées avec un test de Kolmogorov-Smirnov et un test de Bartlett respectivement. Des tests de Tukey ont également été effectués pour les comparaisons *post hoc* des moyennes des différentes modalités d'un facteur qui montrait un effet significatif avec l'ANOVA.

2.7.3. Signatures isotopiques en azote et carbone des proies des juvéniles de merlu

Dans un premier temps, les éventuelles variations de signatures isotopiques en azote et carbone des proies avec leur taille ont été explorées par différentes analyses de régression (linéaire, logarithmique). Dans un second temps, les variabilités spatiale et saisonnière ont été étudiées par ANOVA après avoir vérifié la normalité des données (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homogénéité des variances (test de Bartlett). Des tests de Tukey ont également été effectués pour les comparaisons *post hoc* des moyennes des différentes modalités d'un facteur qui montrait un effet significatif avec l'ANOVA.

2.7.4. Relation entre la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et leurs proies

Des analyses de co-variance (ANCOVA) ont été effectuées sur le $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu, avec comme variables explicatives les pourcentages en masse des principales proies dans les contenus stomacaux des merlus (suprabenthos, crevettes, poissons benthiques, poissons

démersaux, poissons pélagiques) et la campagne d'échantillonnage. La campagne d'échantillonnage est utilisée comme co-variable afin de s'affranchir de la variabilité du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus liée à l'année et à la saison, et de prendre en compte les seules variations résultant de l'importance des proies dans l'alimentation. Les analyses ont été réalisées sur des « individus statistiques » qui correspondent au regroupement des merlus d'une même classe de taille et d'un même secteur. Les ANCOVA ont été mises en œuvre avec des Modèles Linéaires Mélangés (LME) (Laird et Ware 1982, Pinheiro et Bates 2000). Le modèle finalement sélectionné était celui présentant la plus faible valeur du critère d'information d'Akaike (AIC), c'est-à-dire celui dont la déviance résiduelle était minimisée.

Un deuxième traitement des données a consisté à calculer individuellement la signature isotopique en azote du bol alimentaire des juvéniles de merlu récoltés au printemps 2004 et à l'automne 2004. Cette estimation a été réalisée en appliquant le $\delta^{15}\text{N}$ des différents types de proies à leur proportion en masse dans les estomacs des merlus (calculée dans le Chapitre III), comme suit :

$$\delta^{15}\text{N}_{ba} = \sum_{i=1}^{nj} \left[\frac{C_{pi} \times \delta^{15}\text{N}_i}{100} \right]$$

- Où :
- $\delta^{15}\text{N}_{ba}$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) du bol alimentaire de chaque juvénile de merlu
 - C_{pi} est la proportion en masse du type de proie i dans le contenu stomacal du juvénile considéré
 - $\delta^{15}\text{N}_i$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) du type de proie i (valeur prenant en compte la taille des proies et la saison)

La moyenne du $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire a ensuite été calculée pour chaque groupe de taille de juvéniles de merlu et chaque saison (i.e. printemps 2004 et automne 2004). Tout en prenant en compte la diversité de l'alimentation des juvéniles de merlu, cette variable apporte une information synthétique sur le positionnement trophique de leur nourriture. Par ailleurs, la connaissance du $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire a permis d'estimer le fractionnement isotopique qui s'opère lors du transfert trophique chez les juvéniles de merlu. Il a été calculé, pour chaque groupe de taille et chaque saison, en soustrayant la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire à celle des juvéniles de merlu.

2.7.5. Structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu

Des graphiques $\delta^{15}\text{N}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ de l'ensemble des compartiments étudiés (sources, proies et juvéniles de merlu) ont été réalisés pour le printemps 2004 et l'automne 2004 afin d'analyser la structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu. Cette représentation permet en effet d'identifier la (les) source(s) de matière organique du réseau trophique, et de déterminer le positionnement trophique des diverses espèces qui constituent ce réseau trophique. Pour faciliter l'interprétation des deux réseaux trophiques, un intervalle de confiance du fractionnement trophique en carbone et en azote a été calculé pour les principales sources de matière organique. Pour cela, le fractionnement isotopique du carbone considéré entre chaque niveau trophique était de 1‰ pour la valeur minimale et de 2‰ pour la valeur maximale, et de 2,5 et 4,5‰ respectivement dans le cas de l'azote (Darnaude *et al.* 2004).

Le niveau trophique des différents types de proies, de chaque groupe de taille de juvéniles de merlu et de leur bol alimentaire a ensuite été estimé individuellement à chaque saison (printemps 2004 et automne 2004) à partir de leur signature isotopique en azote. La méthode de calcul est décrite ci-dessous (Cabana et Rasmussen 1996, Vander Zanden *et al.* 1997, Post 2002) :

$$NT_i = \left[\frac{\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_{lb}}{3,4} \right] + 2$$

- Où :
- NT_i est le niveau trophique estimé de l'organisme i
 - $\delta^{15}N_i$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) de l'organisme i
 - $\delta^{15}N_{lb}$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) de la ligne de base considérée (ici, un consommateur primaire)
 - 3,4‰ correspond au fractionnement moyen entre deux niveaux trophiques (De Niro et Epstein 1981, Minagawa et Wada 1984)

Une deuxième méthode de calcul du niveau trophique des juvéniles de merlu a été proposée dans la présente étude, avec le fractionnement isotopique déterminé pour cette espèce (qui diffère des 3,4‰ généralement admis). Elle consiste à appliquer un fractionnement trophique

de 3,4‰ de la ligne de base jusqu'aux proies des juvéniles de merlu (i.e. leur bol alimentaire) et le fractionnement propre au merlu par rapport à leur nourriture. Le calcul employé est le suivant :

$$NT_{merlu} = \left[\frac{\delta^{15}N_{merlu} - (\delta^{15}N_{lb} + F_{merlu})}{3,4} \right] + 3$$

- Où :
- NT_{merlu} est le niveau trophique individuel des juvéniles de merlu
 - $\delta^{15}N_{merlu}$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) des juvéniles de merlu
 - $\delta^{15}N_{lb}$ est la signature en isotope stable de l'azote (en ‰) de la ligne de base considérée (ici, un consommateur primaire)
 - F_{merlu} est le fractionnement estimé pour les juvéniles de merlu (détail méthodologique et résultats § 3.2.3.2 pages 144 à 146)
 - 3,4‰ correspond au fractionnement trophique utilisé entre la ligne de base et la nourriture des juvéniles de merlu

La variabilité saisonnière du niveau trophique des différents types de proies, de chaque groupe de taille de juvéniles de merlu et de leur bol alimentaire a été étudiée avec des tests de Student après avoir vérifié la normalité des données (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homogénéité des variances (test de Bartlett). L'effet de la taille sur le niveau trophique des juvéniles de merlu a été analysé par ANOVA. Des tests *post hoc* de Tukey ont été effectués pour déterminer les groupes de taille qui montraient des niveaux trophiques significativement différents.

3. RÉSULTATS

3.1. Signatures isotopiques des juvéniles de merlus

Les analyses réalisées avec un Modèle Additif Généralisé (GAM) permettent dans un premier temps d'identifier, parmi les co-variables testées, celles qui ont un effet significatif sur les signatures en isotopes stables des juvéniles de merlu. Il apparaît un effet hautement significatif de la taille des individus, du secteur, de l'année et de la saison sur le $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 2.10^{-16}$, tab. IV.3.1). Le meilleur modèle sélectionné par la procédure GCV explique 69% de la variabilité du $\delta^{15}\text{N}$.

Dans le cas du $\delta^{13}\text{C}$, il y a également un effet très significatif du secteur ($p = 3,10^{-14}$), de l'année et de la saison ($p < 2.10^{-16}$, tab. IV.3.1). Par contre, la taille n'influence pas le $\delta^{13}\text{C}$ des individus ($p = 0,318$). Le modèle sélectionné explique 53% de la variabilité du $\delta^{13}\text{C}$.

Tableau IV.3.1: Caractéristiques statistiques des Modèles Additifs Généralisés (GAM) réalisés sur les signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$) et en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm (ddl : nombre de degrés de liberté ; p : probabilité associée à chacune des co-variables ; R^2 : coefficient de détermination attribué au modèle ; score GCV : score de validation croisé généralisé attribué à chacun des modèles détail cf § 2.7.1 ; N = 470 merlus).

Formulation des modèles	Variables explicatives	ddl	p	R^2	score GCV
$\delta^{15}\text{N} = s(\text{taille merlu})$ + secteur + année + saison	s(taille merlu)	4,6	$<2.10^{-16}$	0,69	0,372
	secteur	7	$<2.10^{-16}$		
	année	2	$<2.10^{-16}$		
	saison	1	$<2.10^{-16}$		
$\delta^{13}\text{C} = s(\text{taille merlu})$ + secteur + année + saison	s(taille merlu)	3,1	0,318	0,53	0,141
	secteur	7	3.10^{-14}		
	année	2	$<2.10^{-16}$		
	saison	1	$<2.10^{-16}$		

Les effets, sur les signatures isotopiques des merlus, des co-variables du GAM sont étudiés séparément, avec tout d'abord les changements liés à la taille des individus, ensuite ceux liés au secteur, et enfin ceux liés à l'année et à la saison.

3.1.1. Variations de la signature en isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) avec la taille des individus

A partir du GAM, l'édition des valeurs estimées de $\delta^{15}\text{N}$ permet de visualiser les variations du $\delta^{15}\text{N}$ qui résultent uniquement de la taille des juvéniles de merlu (fig. IV.3.1). La régression du $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la taille présentée sur la figure IV.3.1 intègre et corrige l'effet des 3 autres co-variables du modèle (secteur, année et saison) pour mettre en évidence la seule variabilité liée à la taille des individus. Les individus de 5 à 15 cm ont un $\delta^{15}\text{N}$ constant. Une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ est observée au-delà de 15 cm et semble s'infléchir autour de 20 cm, tout en continuant à augmenter après cette taille. La tendance observée pour les merlus de 20 à 24 cm est à interpréter avec précaution étant donné le nombre d'individus plus faible (39 sur un total de 470, tab. IV.3.2) analysés par rapport aux tailles inférieures.

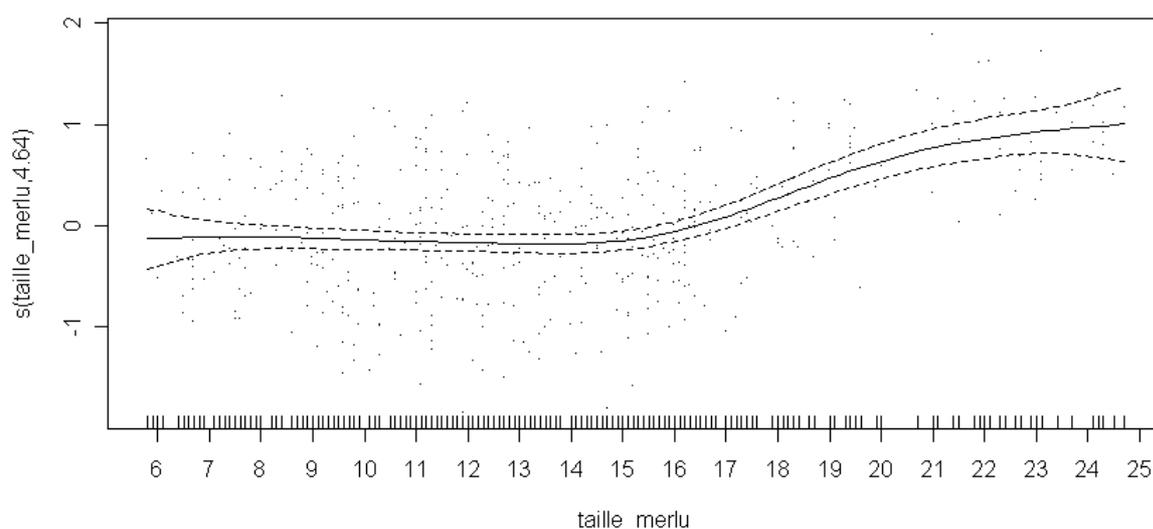


Figure IV.3.1. Valeurs estimées (à partir du Modèle Additif Généralisé décrit dans le tableau IV.3.1) du $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu (courbe continue) en fonction de la taille des individus (les points sur le graphique correspondent aux résidus ; les barres sur l'axe des abscisses représentent la densité de l'échantillon ; les courbes en pointillés délimitent l'intervalle de confiance, à 95%, autour de la moyenne).

Afin de faciliter l'étude des variations spatiales et temporelles des signatures en isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), il est nécessaire de choisir des classes de taille homogènes en $\delta^{15}\text{N}$. L'estimation de la régression du $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la taille des individus (fig. IV.3.1) fait apparaître trois groupes 5-14, 15-19 et 20-24 cm. Par ailleurs ces trois groupes de taille sont

cohérents avec les résultats de la composition du bol alimentaire analysé précédemment à partir des contenus stomacaux (cf chapitre III § 3.1). Dans l'optique d'une comparaison ultérieure des deux méthodes (isotopes stables et contenus stomacaux), la classe de taille 5-14 cm est scindée en deux groupes 5-9 et 10-14 cm pour aboutir aux quatre mêmes classes de taille mises en évidence dans l'étude de la composition du bol alimentaire, et utilisées pour l'analyse de l'abondance et de la condition.

Les signatures moyennes en isotopes stables de l'azote ainsi que leur distribution pour chacun des groupes de taille sont présentés dans le tableau IV.3.2 et la figure IV.3.2 respectivement. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de 8,72‰ ($\pm 0,08$) en moyenne pour les merlus de 10-14 cm à 9,59‰ ($\pm 0,18$) pour les individus de 20-24 cm (tab. IV.3.2). Les deux premiers groupes de taille ont une signature moyenne en azote qui ne diffère pas significativement ($p = 0,364$) (fig. IV.3.2). Il en est de même pour les deux plus grandes classes de taille étudiées ($p = 0,082$). Par contre, les merlus de 5 à 14 cm montrent un $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus faible ($p < 0,01$) que celui des individus de 15 à 24 cm (fig. IV.3.2). Il faut également noter que la classe de taille 10-14 cm présente la plus forte étendue des valeurs observées (de 6,22 à 11,20‰), couvrant quasiment l'ensemble des valeurs obtenues dans les trois autres groupes de taille.

Tableau IV.3.2. Valeurs moyennes (en ‰) des signatures en isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de chaque classe de taille des juvéniles de merlu (données comprenant l'ensemble des secteurs, des années et des saisons ; e.s. : erreur standard ; N : nombre d'individus ; les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont données à titre informatif).

Classe de taille (cm)	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$		N
	moyenne	e.s.	moyenne	e.s.	
5-9	8,84	0,10	-17,80	0,06	112
10-14	8,72	0,08	-17,84	0,03	188
15-19	9,28	0,08	-17,80	0,05	131
20-24	9,59	0,18	-17,62	0,09	39

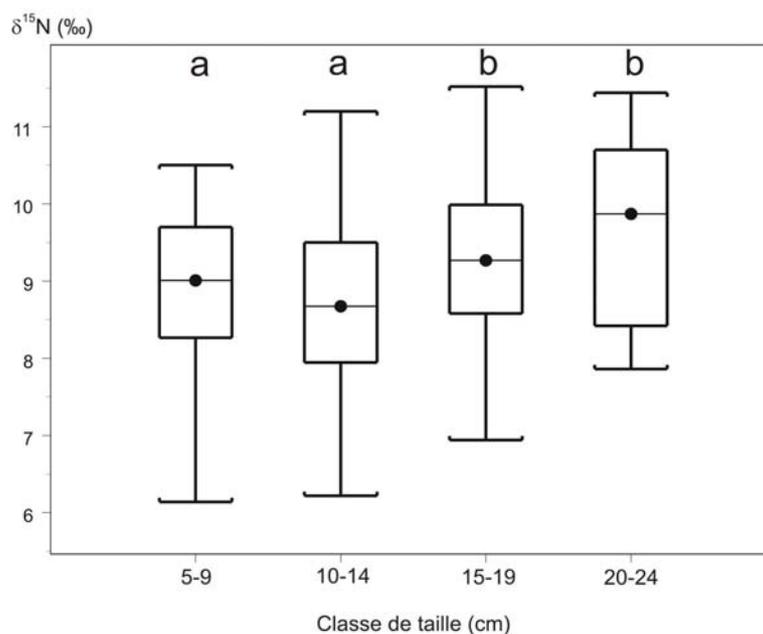


Figure IV.3.2. Boxplot du $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille (les lettres a et b indiquent les moyennes significativement différentes, test réalisé par ANOVA et test *post hoc* de Tukey au seuil $\alpha = 0,01$).

3.1.2. Variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$

La variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone et azote a été analysée par classe de taille et pour chacune des périodes étudiées dans le présent travail. Elle est présentée sur la figure IV.3.3 pour les printemps 2002 à 2004 et sur la figure IV.3.4 pour l'automne 2004.

Chez les **merlus de 5-9 cm**, il n'y a pas de variations significatives du $\delta^{13}\text{C}$ ($p = 0,116$) et du $\delta^{15}\text{N}$ ($p = 0,070$) avec le secteur au printemps 2002 (fig. IV.3.3). Les individus du secteur I ont un $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus élevé que ceux du secteur III ($p < 0,01$) au printemps 2003. Au printemps 2004, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ sont plus élevés dans les secteurs I, II et IV que dans le secteur III ($p < 0,001$ pour les deux éléments). A l'automne 2004, les merlus de 5-9 cm ne montrent aucune variation spatiale significative de leurs signatures isotopiques ($p = 0,257$ et $p = 0,066$ pour l'azote et le carbone respectivement) (fig. IV.3.4).

Le $\delta^{15}\text{N}$ des **merlus de 10-14 cm** varie significativement ($p < 0,001$) avec le secteur au printemps 2002 (fig. IV.3.3). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées sont observées dans le secteur IV et les plus faibles dans le secteur I. Les merlus des secteurs II et III ont une signature en azote équivalente, avec des valeurs intermédiaires à celle des secteurs IV et I. Par

contre, la signature en carbone de ces mêmes individus ne présente aucune différence significative quel que soit le secteur ($p = 0,096$). Au printemps 2003, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ sont significativement plus élevés dans le secteur IV que dans les trois autres secteurs ($p < 0,05$ pour l'azote et $p < 0,01$ pour le carbone). Les individus du printemps 2004 montrent un $\delta^{13}\text{C}$ et un $\delta^{15}\text{N}$ plus élevés dans les secteurs I, II et IV que dans le secteur III ($p < 0,001$ pour les deux éléments). De plus, dans le cas de l'azote les signatures des merlus du secteur IV sont supérieures à celles observées dans le secteur II ($p < 0,01$). Le $\delta^{15}\text{N}$ des individus de l'automne 2004 ne varie pas de façon significative avec le secteur ($p = 0,603$) (fig. IV.3.4). En revanche, le $\delta^{13}\text{C}$ montre des variations avec la localisation des individus. Dans le secteur II, les merlus ont une signature en carbone significativement plus élevée ($p < 0,001$) que dans les trois autres secteurs.

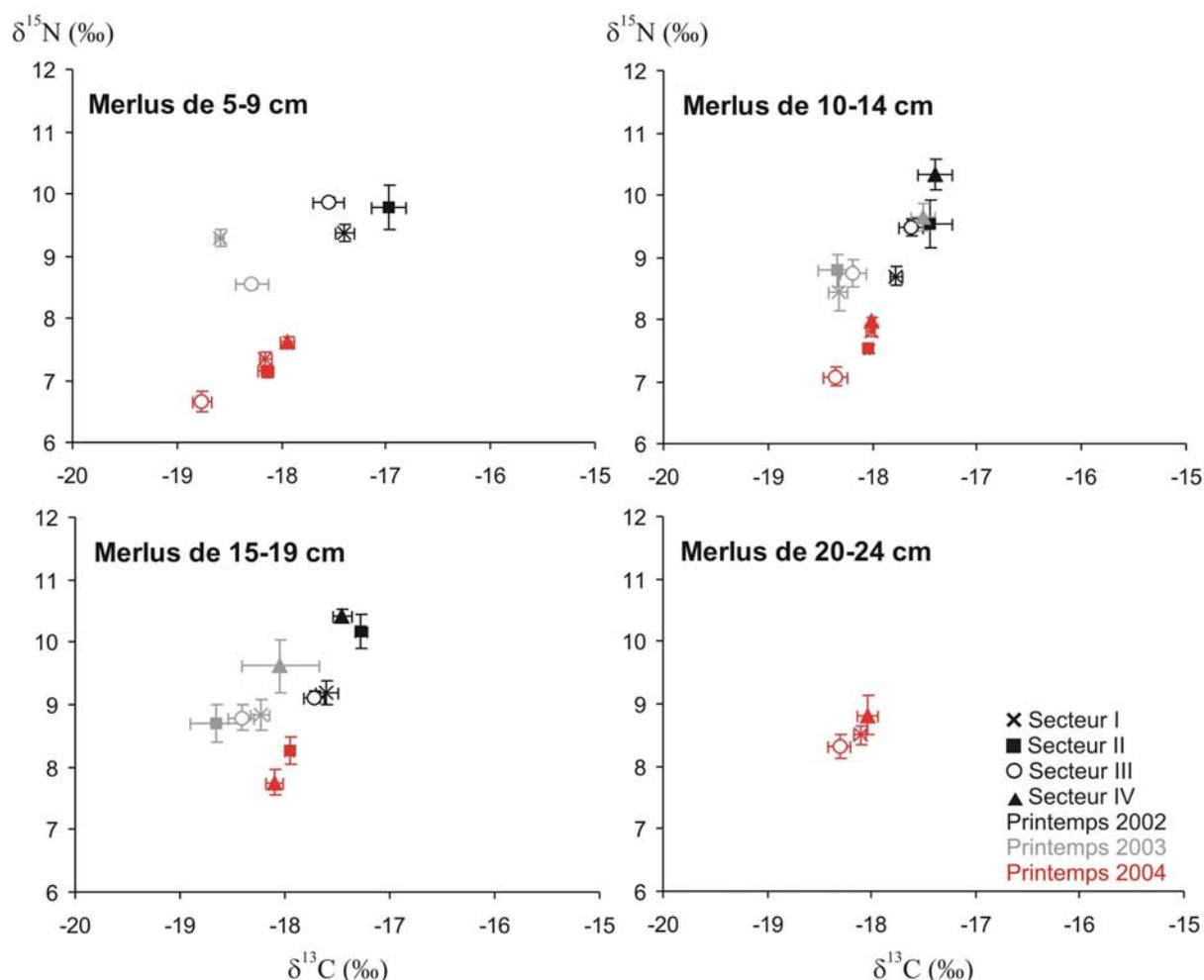


Figure IV.3.3. Signatures isotopiques moyennes (en ‰ \pm erreur standard) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) de chaque classe de taille de juvéniles de merlu dans les secteurs I à IV aux printemps 2002 à 2004 (l'effectif de chacune des moyennes est compris entre 4 et 23 individus).

Les signatures isotopiques des juvéniles de **merlu de 15-19 cm** varient significativement avec le secteur au printemps 2002 et à l'automne 2004 (fig. IV.3.3 et IV.3.4 respectivement). Le $\delta^{15}\text{N}$ des individus des secteurs II et IV est plus élevé que celui des individus des secteurs I et III ($p < 0,01$ pour le printemps et $p < 0,05$ pour l'automne). Au printemps 2002, la signature en carbone des merlus est équivalente dans les quatre secteurs ($p = 0,063$), alors qu'à l'automne 2004 le $\delta^{13}\text{C}$ mesuré dans le secteur II est significativement supérieur à celui des secteurs I et III ($p < 0,01$). Pour les printemps 2003 et 2004, il n'y a pas de différence significative des signatures isotopiques entre secteurs (fig. IV.3.3). Mais au printemps 2004, étant donné que seuls les secteurs II et IV sont représentés, l'absence de variations spatiales n'a pas le même poids que celle observée en 2003.

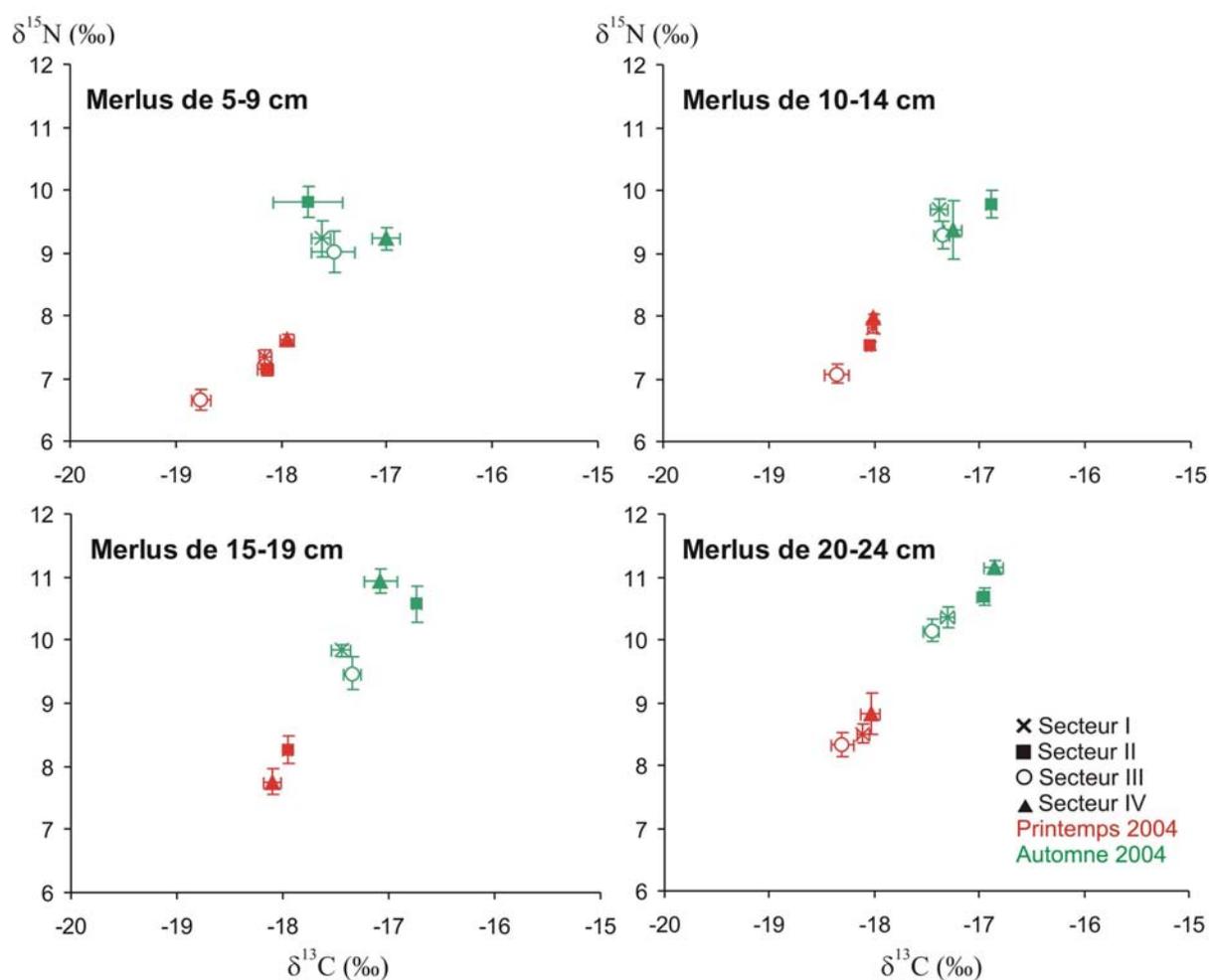


Figure IV.3.4. Signatures isotopiques moyennes (en ‰ \pm erreur standard) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) de chaque classe de taille des juvéniles de merlu dans les secteurs I à IV au printemps et à l'automne 2004 (l'effectif de chacune des moyennes est compris entre 4 et 10 individus).

Enfin, chez les **merlus de 20-24 cm** les variations des signatures isotopiques en carbone et en azote observées entre les secteurs I, III et IV au printemps 2004 ne sont pas significatives (fig. IV.3.3). Par contre, les signatures isotopiques en carbone et en azote des merlus diffèrent avec le secteur à l'automne 2004 (fig. IV.3.4). Le $\delta^{15}\text{N}$ est plus élevé dans le secteur IV que dans les secteurs I et III ($p < 0,01$), et le $\delta^{13}\text{C}$ est plus élevé dans les secteurs II et IV que dans les secteurs I et III ($p < 0,01$).

Une **synthèse des principales variations** spatiales des signatures isotopiques des juvéniles de merlu est présentée dans le tableau IV.3.3. Pour les merlus de 5-9 cm les valeurs les plus faibles de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ sont trouvées dans le secteur III. Pour les individus de 10-14 cm, les valeurs les plus élevées sont observées dans les secteurs côtiers, en particulier dans le secteur IV au printemps et le secteur II à l'automne. Pour les juvéniles de 15 à 24 cm, quand il y a des différences de signatures isotopiques en carbone et en azote, les valeurs les plus faibles sont mises en évidence dans les secteurs du large et les plus élevées dans les secteurs côtiers. D'une façon générale, quelles que soient la taille et la saison, les valeurs les plus faibles des signatures isotopiques des juvéniles de merlu sont donc observées dans les secteurs du large.

Tableau IV.3.3. Résumé des variations spatiales des signatures en isotopes stables (en ‰) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille et campagne (n.s. : les moyennes ne diffèrent pas significativement ; les différences significatives indiquées le sont au seuil maximal $\alpha = 0,05$; secteurs : I = large Rhône, II = côte Rhône, III = large Agde et IV = côte Agde).

Saison / année	5-9 cm		10-14 cm		15-19 cm		20-24 cm	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Printemps 2002	n.s.	n.s.	n.s.	IV> II=III>I	n.s.	II=IV> I=III	-	-
Printemps 2003	n.s.	I>III	IV> I=II=III	IV> I=II=III	n.s.	n.s.	-	-
Printemps 2004	I=II=IV >III	I=II=IV >III	I=II=IV >III	I=II=IV >III	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Automne 2004	n.s.	n.s.	II> I=III=IV	n.s.	II=IV> I=III	II=IV> I=III	II=IV> I=III	II=IV> I=III

3.1.3. Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$

Variations inter-annuelles

Les changements annuels de la composition isotopique des juvéniles de merlu sont décrits sur la figure IV.3.3 pour chaque secteur et globalement (tous secteurs confondus) dans le tableau IV.3.4. Le $\delta^{15}\text{N}$ moyen (tous secteurs confondus) des merlus du printemps 2004 est significativement plus faible que celui des individus des printemps 2002 et 2003 pour les classes de taille 5-9, 10-14 et 15-19 cm (tab. IV.3.4). La signature en azote mesurée pour les merlus de 5-9 cm et 15-19 cm au printemps 2002 (9,54‰ et 9,58‰ respectivement) est significativement supérieure à celle du printemps 2003 (8,90‰ et 8,97‰ respectivement).

La signature en carbone des merlus montre également des variations inter-annuelles significatives (tab. IV.3.4). Pour les tailles 5-9, 10-14 et 15-19 cm, les plus fortes valeurs sont observées au printemps 2002 par rapport aux printemps 2003 et 2004. A classe de taille équivalente, il n'y a pas de différence significative du $\delta^{13}\text{C}$ entre les printemps 2003 à 2004.

Variations saisonnières

Les signatures en isotopes stables du carbone et de l'azote des juvéniles de merlu montrent de fortes variations saisonnières pour les quatre classes de taille étudiées (fig. IV.3.4 et tab. IV.3.3). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ sont significativement plus élevées pour les individus de l'automne 2004 que pour ceux du printemps 2004 tous secteurs confondus (tab. IV.3.3) et aussi pour chaque secteur (fig. IV.3.4). Les différences observées entre les deux saisons sont d'environ 2,0‰ dans le cas de l'azote et 0,9‰ pour le carbone pour toutes les classes de taille.

3.2. Réseaux trophiques des juvéniles de merlu

3.2.1. Signatures isotopiques des sources potentielles des réseaux trophiques

Distinction des différentes sources de matière organique

Les quatre sources de matière organique étudiées au printemps et à l'automne 2004 montrent des différences de leur composition en isotopes stables de l'azote et du carbone (tab. IV.3.5).

Tableau IV.3.4. Variations annuelles et saisonnières des valeurs moyennes (en ‰) des signatures en isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille (e.s. : erreur standard ; N : nombre d'individus ; ANOVA : résultats de l'anova et du test *post hoc* de Tukey réalisés pour chacune des classes de taille séparément ; les différentes lettres indiquent, pour chaque groupe de taille, les moyennes significativement différentes au seuil maximal $\alpha = 0,05$).

Classe de taille (cm)	Saison / Année	N	$\delta^{15}\text{N}$			$\delta^{13}\text{C}$		
			moyenne	e.s.	ANOVA	moyenne	e.s.	ANOVA
5-9	printemps 2002	36	9,54	0,10	c	-17,39	0,08	b
	printemps 2003	11	8,90	0,13	b	-18,43	0,08	a
	printemps 2004	24	7,19	0,09	a	-18,25	0,07	a
	automne 2004	19	9,29	0,14	bc	-17,46	0,11	b
10-14	printemps 2002	43	9,26	0,13	b	-17,64	0,06	c
	printemps 2003	21	8,90	0,15	b	-18,11	0,10	ab
	printemps 2004	36	7,65	0,06	a	-18,08	0,03	b
	automne 2004	20	9,53	0,14	b	-17,22	0,06	d
15-19	printemps 2002	33	9,58	0,13	c	-17,54	0,06	b
	printemps 2003	21	8,97	0,16	b	-18,35	0,12	a
	printemps 2004	15	8,03	0,13	a	-18,03	0,04	a
	automne 2004	20	10,20	0,17	d	-17,15	0,08	c
20-24	printemps 2004	19	8,55	0,13	a	-18,13	0,05	a
	automne 2004	20	10,58	0,11	b	-17,14	0,06	b

La matière organique particulaire dans l'eau du Rhône (MOP du Rhône) et la matière organique particulaire dans l'eau de surface (MOP de surface) ont un $\delta^{15}\text{N}$ équivalent (ANOVA ; $p > 0,05$), avec des moyennes (\pm e.s.) de 7,85‰ ($\pm 1,23$) et de 7,30‰ ($\pm 0,28$) respectivement. La signature en azote de ces deux sources est significativement (ANOVA ; $p < 0,001$) plus élevée que celle de la matière organique particulaire du sédiment (MOP du sédiment) (3,76‰ $\pm 0,27$) et du phytoplancton (4,45‰ $\pm 0,15$). Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP du sédiment et du phytoplancton ne diffère pas de façon significative.

Pour la signature en carbone, le phytoplancton présente la valeur la plus élevée (-20,07‰ $\pm 0,16$). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP de surface et de la MOP du sédiment sont semblables (-24,29‰ $\pm 0,17$ et -24,60‰ $\pm 0,09$), et significativement supérieures (ANOVA ; $p < 0,001$) à celle de la MOP du Rhône (-26,35 $\pm 0,66$).

Tableau IV.3.5. Signatures isotopiques moyennes (‰) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des sources de matière organique potentielles du réseau trophique des juvéniles de merlu en 2004 (résultats regroupant les données des quatre secteurs et des deux saisons étudiées ; e.s. : erreur standard ; Phytoplancton : Matière Organique Particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle ; MOP sédiment : Matière Organique Particulaire du sédiment ; MOP surface : Matière Organique Particulaire dans l'eau de surface ; MOP Rhône : Matière Organique Particulaire dans l'eau du Rhône ; N = nombre de répliques).

Sources	N	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	
		moyenne	e.s.	moyenne	e.s.
Phytoplancton	24	4,45	0,15	-20,07	0,16
MOP sédiment	21	3,76	0,27	-24,60	0,09
MOP surface	26	7,30	0,28	-24,29	0,17
MOP Rhône	6	7,85	1,23	-26,35	0,66

Etant donné que la variabilité du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ observée au niveau des sources se répercute sur l'ensemble du réseau trophique, il est nécessaire de connaître les facteurs qui induisent des variations des signatures isotopiques de ces sources. La composition en isotopes stables de certaines des sources de matière organique étudiées dans le cadre de ce travail montre des changements significatifs liés au secteur et à la saison.

Variations saisonnières

Les variations saisonnières des signatures isotopiques moyennes, tous secteurs confondus, sont présentées sur la figure IV.3.5.

Seule la **MOP de l'eau de surface** montre un changement saisonnier de sa signature en azote, avec une valeur moyenne significativement plus élevée (ANOVA ; $p < 0,05$) à l'automne qu'au printemps ($7,86\text{‰} \pm 0,38$ et $6,64\text{‰} \pm 0,33$ respectivement). Malgré cette augmentation à l'automne, le regroupement des sources basé sur leur signature en azote est le même pour les deux saisons (i.e. MOP de surface = MOP du Rhône > MOP du sédiment = phytoplancton).

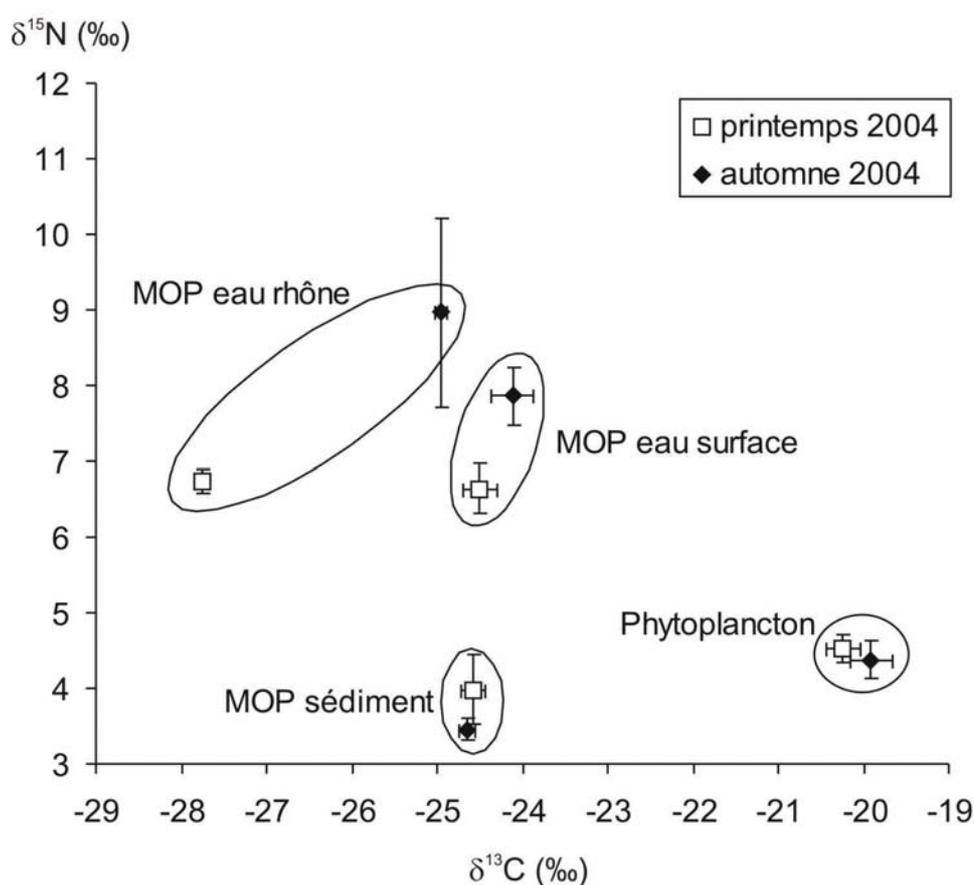


Figure IV.3.5. Signatures isotopiques moyennes (en ‰ \pm erreur standard) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des différentes sources de matière organique potentielles du réseau trophique des juvéniles de merlu au printemps 2004 et à l'automne 2004 (MOP eau rhône : Matière En Suspension dans l'eau du Rhône ; MOP eau surface : Matière Organique Particulaire dans l'eau de surface ; MOP sédiment : Matière Organique Particulaire du sédiment ; Phytoplancton : Matière Organique Particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle ; nombre de répliquats pour chaque moyenne compris entre 3 et 14).

La **MOP de l'eau du Rhône** présente un changement de sa signature en carbone avec la saison. Le $\delta^{13}\text{C}$ de cette source est significativement plus élevé (ANOVA ; $p < 0,001$) à l'automne qu'au printemps, avec des valeurs moyennes de $-24,95\%$ ($\pm 0,08$) et $-27,76\%$ ($\pm 0,09$) respectivement. A l'automne, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP du Rhône est proche de celui de la MOP de surface ($-24,11\% \pm 0,25$) et de la MOP du sédiment ($-24,64\% \pm 0,09$). Alors qu'au printemps la MOP du Rhône a une signature en carbone nettement plus négative ($-27,76\% \pm 0,09$) que les autres sources étudiées ($-24,58$ à $-20,24\%$).

La **MOP du sédiment** et le **phytoplancton** ne montrent pas de différence saisonnière significatives de leurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA ; $p > 0,05$).

Variations spatiales

Les changements de signatures isotopiques liés au secteur ont été étudiés séparément pour chacune des saisons (fig. IV.3.6).

Au printemps, la MOP de surface et le phytoplancton ont un $\delta^{15}\text{N}$ qui varie significativement avec le secteur. Pour la MOP de l'eau de surface, la signature en azote est plus faible dans le secteur I par rapport aux trois autres secteurs (ANOVA ; $p < 0,05$). Le $\delta^{15}\text{N}$ des quatre secteurs diffèrent dans le cas du phytoplancton, avec du plus fort au plus faible les secteurs I, III, II et IV.

Des variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ sont également observées pour deux sources. Pour la MOP du sédiment, la signature en carbone est significativement plus élevée dans le secteur I que dans les secteurs II et IV (ANOVA ; $p < 0,05$). Le $\delta^{13}\text{C}$ du secteur III est également supérieur à celui du secteur II (ANOVA ; $p < 0,05$). Pour le phytoplancton, les valeurs les plus fortes sont observées dans le secteur III ($-19,25\%$), les plus faibles dans le secteur II ($-21,05\%$), et elles sont intermédiaires et équivalentes dans les secteurs I et IV ($-20,36$ et $-20,30\%$ respectivement).

A l'automne, la signature en azote varie significativement avec le secteur pour le phytoplancton seulement (fig. IV.3.6). Les valeurs dans le secteur II sont supérieures à celles du secteur IV (ANOVA ; $p < 0,001$), et les plus faibles valeurs sont rencontrées dans les secteurs I et III (ANOVA ; $p < 0,05$).

Des variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ sont observées dans le cas de la MOP de surface et du phytoplancton. Le $\delta^{13}\text{C}$ dans le secteur IV est supérieur aux autres secteurs pour la MOP de surface (ANOVA ; $p < 0,01$). Dans les secteurs I, II et III la MOP de surface présente des

signatures en carbone qui sont semblables (ANOVA ; $p > 0,05$. Pour le phytoplancton, les valeurs les plus fortes sont observées dans le secteur II (-18,66‰), les plus faibles dans les secteurs I et III (-20,85 et -20,34‰ respectivement), et elles sont intermédiaires dans le secteur IV (-19,78‰).

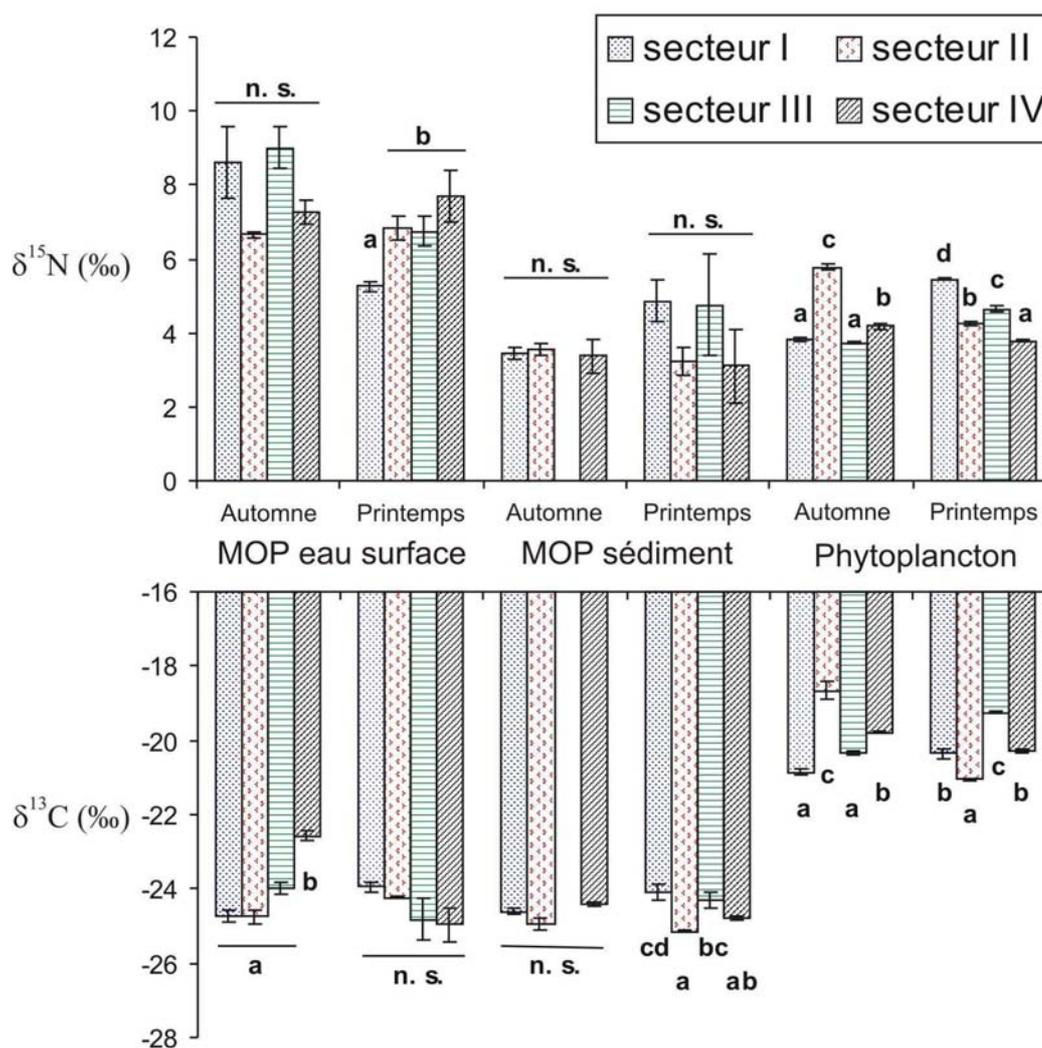


Figure IV.3.6. Signatures isotopiques moyennes (en ‰ ± erreur standard) en azote ($\delta^{15}\text{N}$) et en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des différentes sources de matière organique potentielle des réseaux trophiques des juvéniles de merlu dans les secteurs I, II, III et IV au printemps 2004 et à l'automne 2004 (MOP eau surface : Matière Organique Particulaire dans l'eau de surface ; MOP sédiment : Matière Organique Particulaire du sédiment ; chaque moyenne correspond à 3 ou 4 réplicats ; a, b, c, d et n.s. : résultats des ANOVA et des tests *post hoc* de Tukey réalisés pour chaque source et chaque saison, les différentes lettres indiquent les moyennes significativement différentes au seuil maximal $\alpha = 0,05$ et n.s. : différence non significative).

3.2.2. Signatures isotopiques des proies des juvéniles de merlu

Signatures isotopiques et taille des proies

Les résultats de l'analyse des contenus stomacaux ont montré une relation entre la taille des juvéniles de merlu et la taille des poissons dont ils se nourrissent (cf chapitre III § 3.2). Les poissons benthiques (gobiidés, *Lesueurigobius friesii* principalement) et démersaux (*Trisopterus minutus* essentiellement) consommés ont une longueur totale inférieure à 10 cm. La gamme de variation est plus étendue (5 à 15 cm) dans le cas des poissons pélagiques (*Sardina pilchardus* et *Engraulis encrasicolus*). Chez les merlus de 10-14 cm et de 15-19 cm, les poissons pélagiques consommés sont majoritairement inférieurs à 10 cm. Les merlus de 20-24 cm se nourrissent à la fois d'individus de taille inférieure à 10 cm, mais aussi d'individus de 10 à 15 cm. Pour décrire au mieux la structure des réseaux trophiques qui aboutissent aux juvéniles de merlu, il est nécessaire de prendre en compte les propres changements ontogéniques des signatures isotopiques des proies-poissons.

Parmi les proies-poissons des juvéniles de merlu, *T. minutus* présente une relation significative de type logarithmique entre la **signature en azote** et la taille des individus (tab. IV.3.6 et fig. IV.3.7). Seuls les individus inférieurs à 10 cm sont consommés par les juvéniles de merlu, et le $\delta^{15}\text{N}$ de ce groupe ne varie pas avec la taille. Les signatures isotopiques de *T. minutus* ont été étudiées pour deux groupes de taille : 5-9 cm et 10-15 cm. Chez *S. pilchardus* et *L. friesii* des relations linéaires significatives sont observées, mais elles sont caractérisées par un faible coefficient de détermination (tab. IV.3.6). Etant donné la gamme de taille restreinte des individus de *L. friesii* et la très faible ampleur des variations de $\delta^{15}\text{N}$ avec la taille, un seul groupe de taille (4-7 cm) est retenu pour l'étude des réseaux trophiques. Malgré la mauvaise qualité de la relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et taille chez *S. pilchardus* (tab. IV.3.6), sur le nuage de points réalisé entre ces deux variables (fig. IV.3.7) il apparaît que les individus inférieurs à 10 cm ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus faibles que celles des individus de plus grande taille. Deux groupes de taille sont choisis pour la sardine : 5-9 cm et 10-15 cm. Chez *E. encrasicolus*, il n'y a pas de corrélation entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la taille (tab. IV.3.6), mais les deux mêmes groupes de taille (5-9 cm et 10-15 cm) que ceux de *S. pilchardus* sont retenus pour l'analyse des réseaux trophiques.

Des relations linéaires significatives ont été obtenues entre la **signature isotopique en carbone** et la taille des individus chez *E. encrasicolus*, *S. pilchardus* et *T. minutus*. Mais, elles ne présentent aucun intérêt du fait (1) des faibles valeurs des coefficients de détermination

attestant de la mauvaise qualité de ces relations, et (2) de la faible amplitude des variations du $\delta^{13}\text{C}$ (< 1‰).

Tableau IV.3.6. Résultats des régressions linéaires réalisées entre les signatures isotopiques et la taille des principales espèces de poissons consommés par les juvéniles de merlu (N : effectif de l'échantillon analysé ; R² : coefficient de détermination de la régression ; p : probabilité associée à la régression ; * : pour le tacaud la régression utilisée est de type logarithmique).

Proies	N	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	
		R ²	p	R ²	p
<i>E. encrasicolus</i> (8-14 cm)	44	≈0,00	0,817	0,24	< 0,001
<i>S. pilchardus</i> (5-17 cm)	61	0,22	< 0,001	0,20	< 0,001
<i>T. minutus</i> (5-16 cm)	73	0,74 *	< 0,001 *	0,06	< 0,05
<i>L. friesii</i> (4-7 cm)	39	0,28	< 0,001	≈0,00	0,726

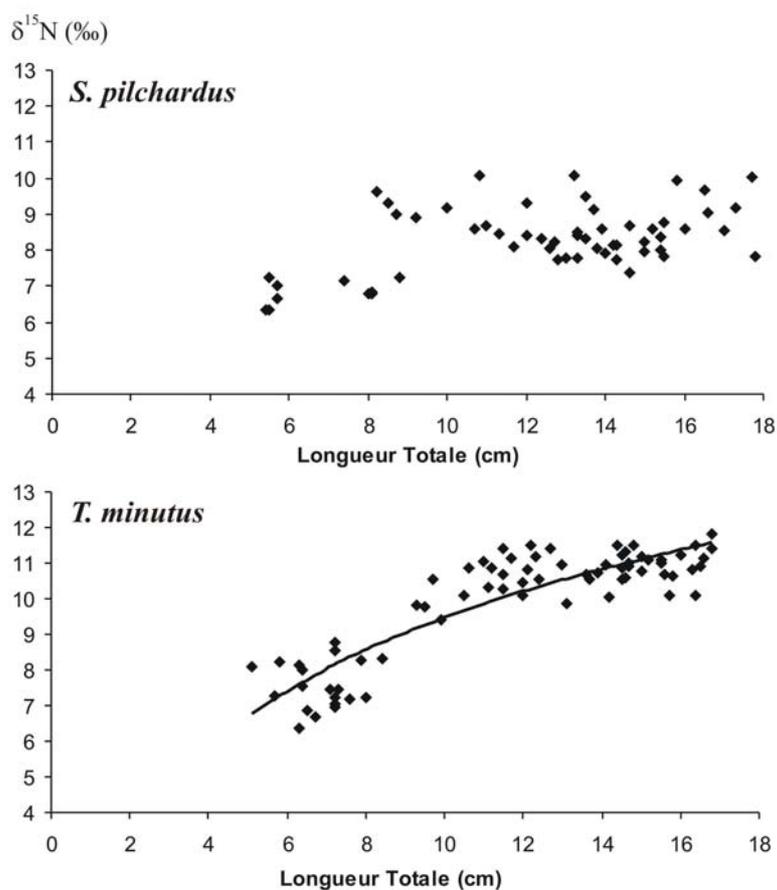


Figure IV.3.7. Relation entre la signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) et la taille des individus (Longueur Totale en cm) chez *S. pilchardus* (haut) et *T. minutus* (bas).

Variations saisonnières des signatures isotopiques des proies

La signature en **azote** de la majorité des types de proies des juvéniles de merlu est fortement influencée par la saison (fig. IV.3.8). Les euphausiacés, les amphipodes, les crevettes, *E. encrasicolus* 10-15 cm, *S. pilchardus* < 10 cm et 10-15 cm, *T. minutus* < 10 cm et *L. friesii* ont un $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus élevé à l'automne qu'au printemps. L'amplitude de cette différence varie de 0,66 à 2,83‰ pour *L. friesii* et *S. pilchardus* < 10 cm respectivement, et elle est en moyenne est de 1,47‰.

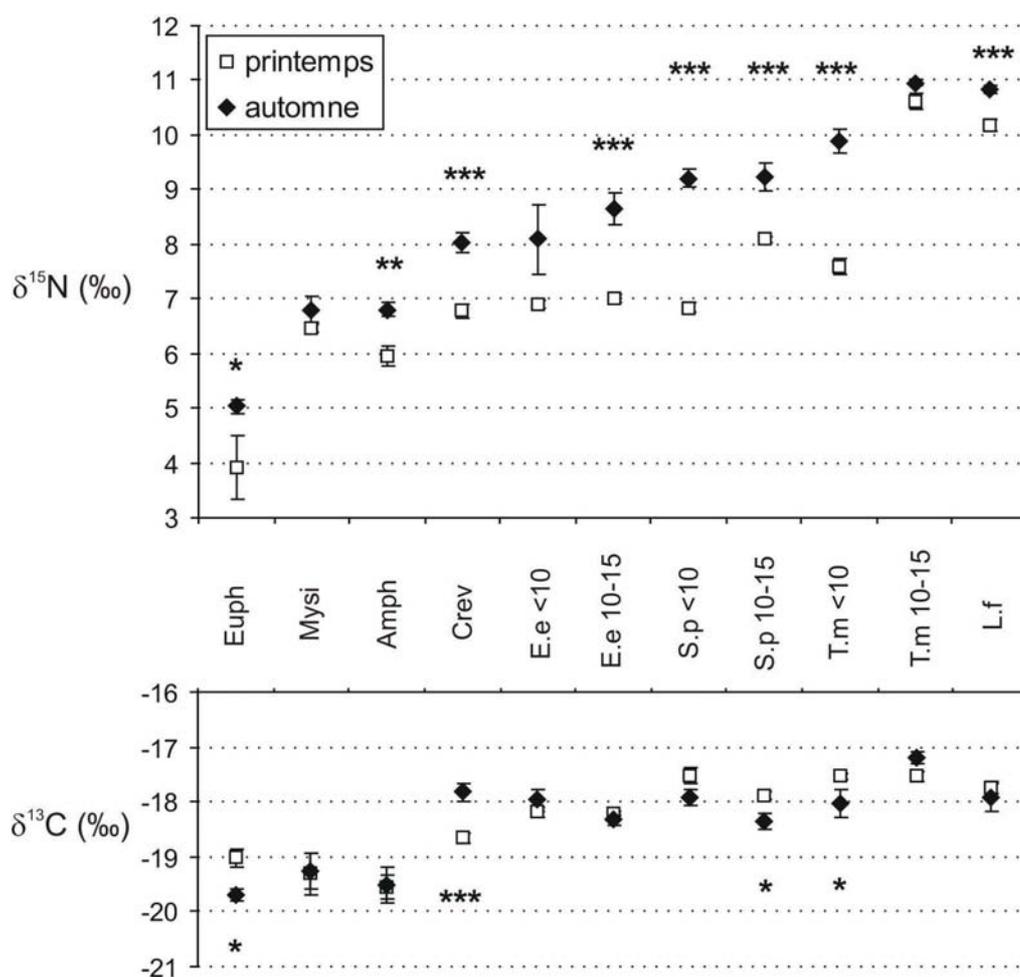


Figure IV.3.8. Signatures isotopiques saisonnières (en ‰ \pm erreur standard) des principaux groupes de proies des juvéniles de 5 à 24 cm (Euph : Euphausiacés, Mysi : Mysidacés, Amph : Amphipodes, Crev : crevettes, E.e <10 : *E. encrasicolus* < 10 cm, E.e 10-15 : *E. encrasicolus* 10-15 cm, S.p <10 : *S. pilchardus* < 10 cm, S.p 10-15 : *S. pilchardus* 10-15 cm, T.m <10 : *T. minutus* < 10 cm, T.m 10-15 : *T. minutus* 10-15 cm, L.f : *L. friesii* ; *, ** et *** : différences significatives du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ entre le printemps et l'automne 2004 aux seuils $\alpha = 0,05$, $0,01$ et $0,001$ respectivement ; N compris entre 6 et 26).

Dans le cas du **carbone**, la signature isotopique des proies présente une différence significative avec la saison uniquement pour quatre groupes : euphausiacés, crevettes, *S. pilchardus* 10-15 cm et *T. minutus* < 10 cm. L'effet mis en évidence est de très faible amplitude (0,61‰ en moyenne) et correspond à des valeurs plus élevées au printemps (à l'exception des crevettes).

La comparaison des signatures isotopiques entre les différents types de proies est traitée ultérieurement dans le § 3.2.4.1.

Variations spatiales des signatures isotopiques des proies

L'étude des variations spatiales des signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) est présentée dans le tableau IV.3.7 et sur la figure IV.3.9.

Au **printemps**, quatre groupes de proies des juvéniles de merlu ont une signature en **carbone** qui diffère significativement avec le secteur : les crevettes du genre *Philocheras*, *S. pilchardus* < 10 cm, *S. pilchardus* 10-15 cm et *T. minutus* < 10 cm (tab. IV.3.7). Pour ces trois derniers groupes de proies, les variations significatives mises en évidence par l'ANOVA sont de très faible amplitude et ne permettent pas de dégager de tendance claire et marquée (fig. IV.3.9). Dans le cas de *Philocheras*, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus élevées sont observées dans le secteur II et les plus faibles dans les secteurs I et III. Une valeur intermédiaire est obtenue dans le secteur IV. La signature en **azote** de *Philocheras* spp et *T. minutus* < 10 cm varie significativement avec le secteur au printemps. Elle est légèrement plus élevée dans le secteur IV pour *Philocheras* spp, et dans le secteur II pour *T. minutus* < 10 cm.

A l'**automne**, trois groupes de proies présentent des différences significatives de leur signature isotopique en **carbone** : *E. encrasicolus* 10-15 cm, *S. pilchardus* 10-15 cm et *L. friesii* (tab. IV.3.7). Les mêmes tendances sont observées pour *E. encrasicolus* 10-15 cm et *S. pilchardus* 10-15 cm, avec en particulier un $\delta^{13}\text{C}$ plus élevé dans le secteur IV. *L. friesii* a une signature en carbone significativement plus faible dans le secteur I et plus forte dans le secteur IV (fig. IV.3.9). Les signatures en **azote** des mysidacés et de *S. pilchardus* 10-15 cm montrent des tendances significatives similaires avec le secteur (fig. IV.3.9). Le $\delta^{15}\text{N}$ le plus élevé est obtenu dans le secteur II, le plus faible dans le secteur I et ces proies présentent des valeurs intermédiaires dans les secteurs III et IV. La différence de $\delta^{15}\text{N}$ mise en évidence entre les secteurs I et II est relativement élevée ; elle est de 1,38‰ pour *S. pilchardus* 10-15 cm et de 1,97‰ pour les mysidacés.

Tableau IV.3.7. Résultats des analyses de variance réalisées, à chaque saison, sur la signature isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des différents types de proie. Le facteur testé est le secteur (I, II, III et IV) (SI : signature isotopique ; ddl : nombre de degré de liberté ; F : valeur du test F ; p : probabilité associée ; valeurs en gras : effet significatif du secteur ; l'analyse a porté sur les groupes de proie présents en effectif suffisant dans plusieurs secteurs).

Type de proie	SI	ddl	F	p
PRINTEMPS				
<i>E. encrasicolus</i> (10-15 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	3	0,825	0,500
	$\delta^{13}\text{C}$	3	1,239	0,328
<i>L. friesii</i>	$\delta^{15}\text{N}$	3	1,222	0,334
	$\delta^{13}\text{C}$	3	2,289	0,117
Mysidacés	$\delta^{15}\text{N}$	2	1,224	0,339
	$\delta^{13}\text{C}$	2	2,170	0,170
<i>Philocheras</i> spp	$\delta^{15}\text{N}$	3	6,671	0,014
	$\delta^{13}\text{C}$	3	662,014	< 0,001
<i>S. pilchardus</i> (< 10 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	1	1,616	0,239
	$\delta^{13}\text{C}$	1	8,501	0,019
<i>S. pilchardus</i> (10-15 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	3	0,586	0,633
	$\delta^{13}\text{C}$	3	3,271	0,049
<i>T. minutus</i> (< 10 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	3	3,677	0,035
	$\delta^{13}\text{C}$	3	3,344	0,046
AUTOMNE				
<i>E. encrasicolus</i> (10-15 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	3	0,731	0,545
	$\delta^{13}\text{C}$	3	11,030	< 0,001
<i>L. friesii</i>	$\delta^{15}\text{N}$	3	0,097	0,960
	$\delta^{13}\text{C}$	3	30,592	< 0,001
Mysidacés	$\delta^{15}\text{N}$	3	14,655	< 0,001
	$\delta^{13}\text{C}$	3	1,339	0,337
<i>S. pilchardus</i> (10-15 cm)	$\delta^{15}\text{N}$	3	6,187	< 0,001
	$\delta^{13}\text{C}$	3	13,860	< 0,001

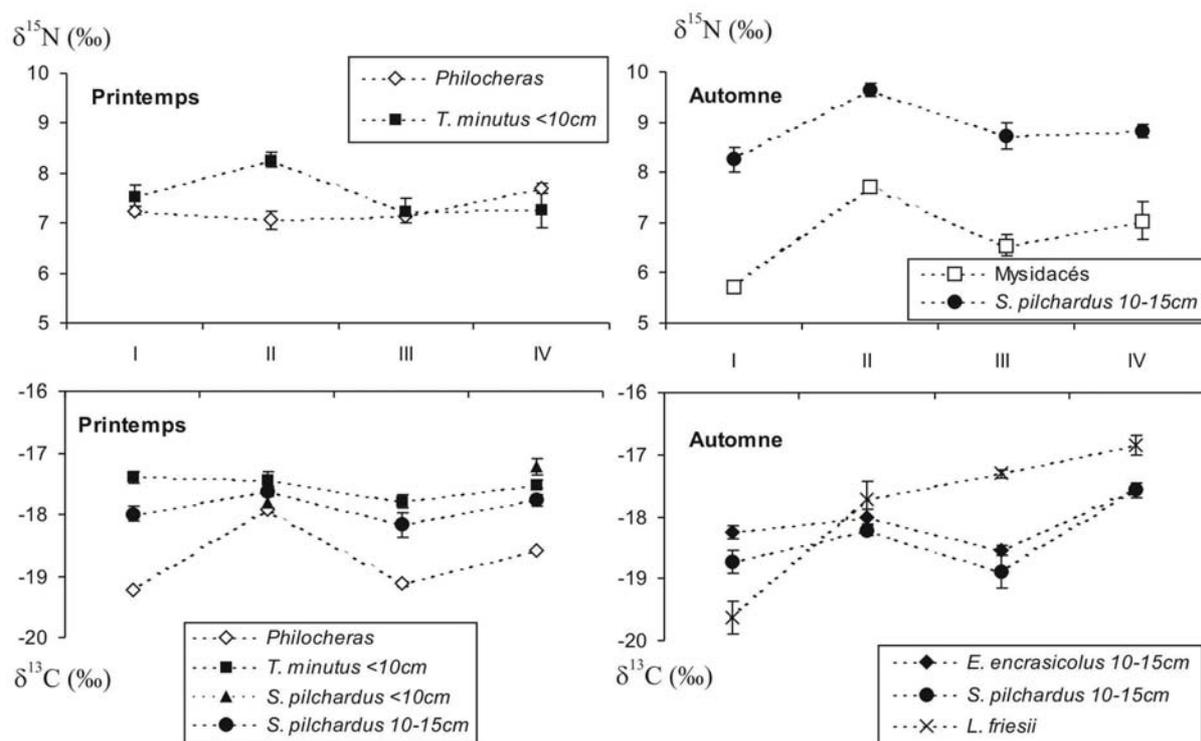


Figure IV.3.9. Signatures isotopiques moyennes (en ‰ ± erreur standard) des principaux groupes de proies des juvéniles de 5 à 24 cm par secteur et saison (seules les proies qui présentent des variations significatives du $\delta^{15}\text{N}$ ou du $\delta^{13}\text{C}$ sont représentées cf tableau IV.3.7 ; les symboles d'un même groupe de proies sont reliés afin de simplifier l'observation des variations entre secteurs).

3.2.3. Relation entre la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et leurs proies

3.2.3.1. Régression $\delta^{15}\text{N}$ des merlus et importance des proies dans les contenus stomacaux

Les analyses de co-variance réalisées indiquent que seul le pourcentage en masse des poissons pélagiques dans les contenus stomacaux des juvéniles de merlu a un effet significatif sur la signature en azote de leur muscle (tab. IV.3.8). La régression effectuée à partir des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ estimées par le modèle retenu ($\delta^{15}\text{N} = p. \text{ pélagiques} + \text{ campagne}$) montre une relation positive significative ($p < 0,001$, $R^2 = 0,43$) entre le $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu et l'importance en masse des poissons pélagiques consommés (fig. IV.3.10). Les juvéniles de merlu ont donc une signature isotopique en azote d'autant plus élevée qu'ils consomment une proportion importante de poissons pélagiques.

Tableau IV.3.8. Caractéristiques statistiques des analyses de covariance réalisées avec des Modèles Linéaires à Effets Mélangés (LME) sur la signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm. Les variables explicatives testées sont les pourcentages en masse des proies suprabenthiques, des crevettes, des poissons benthiques (p. benthiques), démersaux (p. démersaux) et pélagiques (p. pélagiques) dans les contenus stomacaux des juvéniles de merlu. La campagne est utilisée comme co-variable pour prendre en compte l'effet de l'année et de la saison sur le $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu (AIC : critère d'information d'Akaike attribué à chacun des modèles détail cf § 2.7.4 ; analyses effectuées sur 51 individus statistiques détail cf § 2.7.4).

Formulation des modèles	Variables explicatives	p	AIC
$\delta^{15}\text{N} = \text{suprabenthos} + \text{crevettes} + \text{p. benthiques} + \text{p. démersaux} + \text{p. pélagiques} + \text{campagne}$		< 0,001	129,04
	suprabenthos	0,965	
	crevettes	0,114	
	p. benthiques	0,116	
	p. démersaux	0,479	
	p. pélagiques	0,013	
$\delta^{15}\text{N} = \text{p. pélagiques} + \text{campagne}$		< 0,001	97,04
	p. pélagiques	< 0,001	

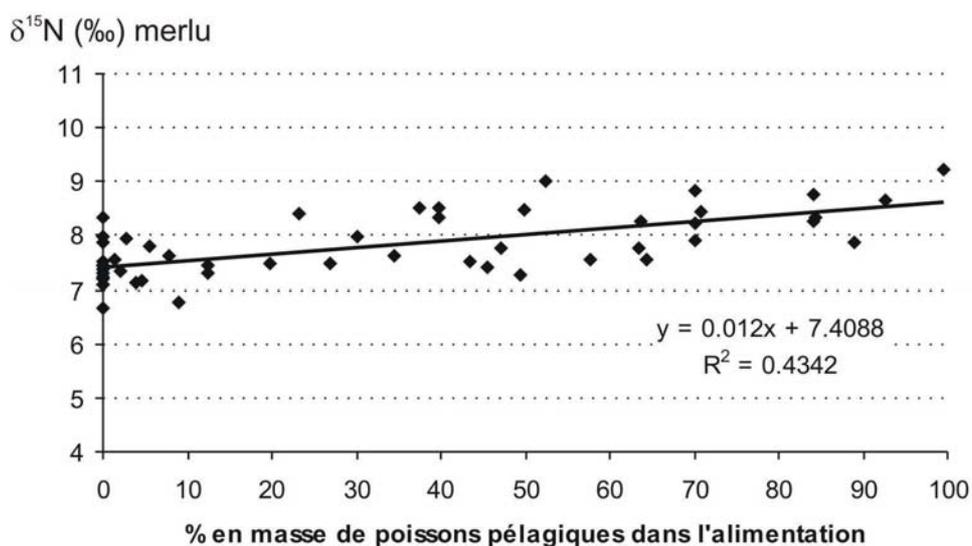


Figure IV.3.10. Régression linéaire entre la signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) estimée des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm et le pourcentage en masse de poissons pélagiques dans leur estomac ($\delta^{15}\text{N}$ des merlus estimé par analyse de covariance afin d'éliminer la variabilité due à l'année et à la saison cf tableau IV.3.8 ; $N = 51$, $R^2 = 0,43$, $p < 0,001$).

Des augmentations avec la taille des individus de la proportion de poissons pélagiques dans le bol alimentaire et du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus ont été mises en évidence dans la présente étude (chapitre III § 3.1. et § 3.1. de ce chapitre respectivement). La comparaison des changements ontogéniques de ces deux variables est présentée sur la figure IV.3.11. Les deux relations obtenues avec la taille sont de type logistique et sont caractérisées par un décalage d'environ 3 cm. L'augmentation du pourcentage de poissons pélagiques dans l'alimentation « précède » celle du $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu, ce décalage met en évidence le temps d'intégration des éléments constitutifs du muscle.

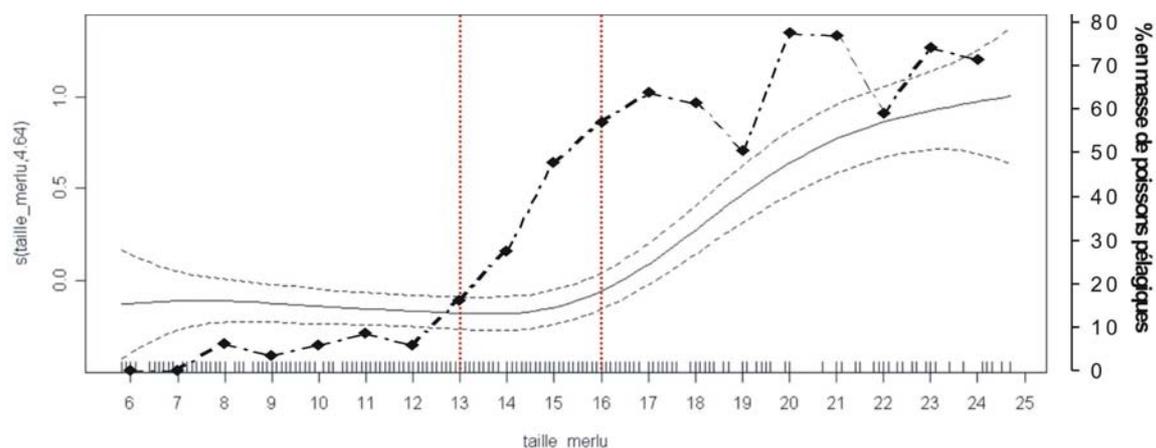


Figure IV.3.11. Comparaison des changements de la signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des juvéniles de merlu et du pourcentage en masse de poissons pélagiques dans leur alimentation en fonction de la taille des individus (courbe continue et courbes en pointillés : $\delta^{15}\text{N}$ et intervalle de confiance estimés par un Modèle Additif Généralisé décrit dans les § 3.1 et 3.1.1 ; courbe trait-point : pourcentage en masse de poissons pélagiques dans les contenus stomacaux cf figure III.3.2. ; les deux droites verticales en pointillés indiquent les tailles à partir desquelles une augmentation du pourcentage en masse de poissons pélagiques et du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus est mise en évidence : 13 et 16 cm respectivement).

3.2.3.2. $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire des juvéniles de merlu et estimation du fractionnement

Afin d'intégrer à la fois les proportions des différents types de proies consommées mais aussi leur propre signature isotopique en azote, une estimation du $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm a été réalisée. Comme les principaux facteurs de variation de la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu sont la taille et la saison, dans ce paragraphe seuls les effets de ces deux facteurs sont traités.

La signature isotopique en azote du bol alimentaire présente des variations significatives avec la taille et la saison (tab. IV.3.9.). Pour les deux saisons étudiées, le bol alimentaire des merlus de 5-9 cm a un $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que celui des individus de 10-14, 15-19 et 20-24 cm. Par contre, il n'y a pas de différence significative de la signature du bol chez les merlus de 10 à 24 cm. La saison a un très fort effet sur le $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire, les valeurs obtenues à l'automne sont plus fortes que celle du printemps, quelle que soit la classe de taille considérée. La différence saisonnière mise en évidence varie de 0,85 à 1,57‰ (tab. IV.3.9.).

Tableau IV.3.9. Signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) du bol alimentaire des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm regroupés par classe de taille et saison (test1 : significativité des différences entre classes de taille d'une même saison au seuil maximal $\alpha = 0,05$; test2 : significativité des différences entre saisons d'une même classe de taille au seuil $\alpha = 0,001$, ***).

Classe de taille (cm)	$\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire					
	Printemps	test1	Automne	test1	Différence	test2
5-9	6,56	a ₁	7,41	a ₂	0,85	***
10-14	7,15	b ₁	8,72	b ₂	1,57	***
15-19	7,26	b ₁	8,54	b ₂	1,28	***
20-24	7,19	b ₁	8,56	b ₂	1,37	***

Pour appréhender, dans une certaine mesure, le temps d'intégration de la signature isotopique dans le muscle du merlu (mis en évidence dans le paragraphe précédent), l'analyse simultanée des $\delta^{15}\text{N}$ des merlus et du bol alimentaire a été réalisée en comparant la signature des individus de la classe de taille N à celle du bol alimentaire de la classe de taille N – 1. Pour les deux saisons, l'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus s'accompagne d'une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire (fig. IV.3.12.). La régression linéaire testée entre les $\delta^{15}\text{N}$ des merlus et des bols alimentaires des 6 paires de moyenne présentées sur la figure IV.3.12. est significative ($R^2 = 0,87$; $p = 0,006$). Les différences de signature en azote des merlus et des bols alimentaires entre les individus de 10-14 et de 20-24 cm sont caractérisées par des amplitudes semblables à chaque saison (printemps : $\Delta_{\text{bol alimentaire}} = 0,70\text{‰}$ et $\Delta_{\text{merlu}} = 0,90\text{‰}$; automne : $\Delta_{\text{bol alimentaire}} = 1,13\text{‰}$ et $\Delta_{\text{merlu}} = 1,05\text{‰}$).

La différence de $\delta^{15}\text{N}$ entre le muscle des juvéniles de merlu et le bol alimentaire (i.e. le fractionnement) est influencée par la saison (fig. IV.3.12. et tab. IV.3.10.). Pour chacune des classes de taille étudiées, le fractionnement obtenu est plus élevé à l'automne qu'au printemps. Il est en moyenne de 1,88‰ à l'automne et de 1,09‰ au printemps (tab. IV.3.10.).

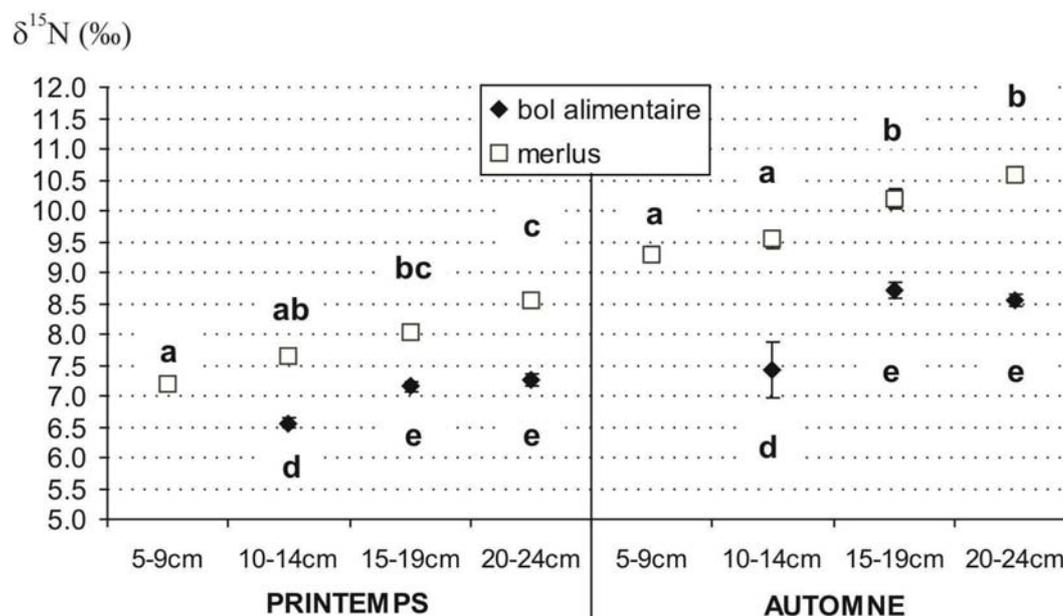


Figure IV.3.12. Signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$ en ‰) des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm et du bol alimentaire de la classe de taille N – 1, pour chaque classe de taille et saison (les lettres indiquent, pour les merlus et les bols alimentaires séparément, les différences significatives entre classes de taille d'une même saison au seuil maximal $\alpha = 0,05$; pour le bol alimentaire la signature isotopique indiquée pour chaque classe de taille N correspond à celle estimée pour la classe de taille N – 1, cf texte pour plus de détail).

Tableau IV.3.10. Fractionnement isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$ merlu - $\delta^{15}\text{N}$ bol alimentaire, en ‰) des juvéniles de merlu regroupés par classe de taille et saison (fractionnement calculé en utilisant la signature isotopique des merlus de la classe de taille N et celle du bol alimentaire de la classe de taille N – 1 cf texte pour plus de détail ; les valeurs entre parenthèses correspondent à l'écart-type).

Classe de taille (cm)	Fractionnement	
	Printemps	Automne
10-14	1,09	2,12
15-19	0,88	1,48
20-24	1,29	2,04
Toutes tailles	1,09 (0,20)	1,88 (0,35)

3.2.4. Structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu

3.2.4.1. Source(s) de matière organique exploitée(s)

Les valeurs des signatures isotopiques en azote et en carbone des sources de matière organique, des juvéniles de merlu et de leurs différents types de proies (crustacés et poissons) indiquent que le réseau trophique des juvéniles de merlu repose majoritairement sur la production phytoplanctonique pour les deux saisons étudiées (fig. IV.3.13 et IV.3.14). Les juvéniles de merlu et leurs proies sont en effet positionnés dans la gamme de valeurs théoriques (droites en pointillés) qui correspond aux transferts trophiques effectués à partir du phytoplancton. A chaque saison, la régression linéaire testée entre le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{13}\text{C}$ des différentes espèces qui constituent ce réseau trophique (i.e. phytoplancton, juvéniles de merlu et proies des juvéniles de merlu) est positive et significative (printemps : $\delta^{15}\text{N} = 1,11 \times \delta^{13}\text{C} + 27,33$, $R^2 = 0,45$, $F = 10,57$, $p = 0,006$, $N = 18$; automne : $\delta^{15}\text{N} = 1,64 \times \delta^{13}\text{C} + 38,38$, $R^2 = 0,80$, $F = 43,43$, $p < 0,001$, $N = 16$).

A titre de comparaison, trois espèces macrobenthiques ont été positionnées en fonction de leurs signatures isotopiques en azote et en carbone au printemps 2004 : deux polychètes *Sternaspis scutata* et *Glycera rouxi*, et le crabe *Goneplax rhomboides* (fig. IV.3.13). Elles illustrent un réseau trophique dont la source principale de matière organique est celle du sédiment de surface.

3.2.4.2. Positionnement trophique des espèces au sein du réseau

Signatures isotopiques en azote

La signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et de la plupart de leurs proies forment un « continuum » de valeurs pour lequel différents groupes trophiques ne peuvent pas être mis en évidence (fig. IV.3.8, IV.3.13 et IV.3.14). Cependant, certaines proies se distinguent clairement comme les euphausiacés qui ont un $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus faible que celui des autres proies ($p < 0,001$) au printemps (fig. IV.3.8 et IV.3.13) et à l'automne (fig. IV.3.8 et IV.3.14). *L. friesii* et *T. minutus* 10-15 cm sont les deux espèces qui montrent les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées ($p < 0,001$) au printemps et à l'automne (fig. IV.3.8 et IV.3.13). A l'automne, les signatures en azote des amphipodes et des mysidacés sont

significativement différentes de celles des autres espèces ($p < 0,001$). Ces deux types de proies sont positionnés entre les euphausiacés et les autres espèces du réseau trophique (fig. IV.3.8 et IV.3.14).

La structure générale des réseaux trophiques des juvéniles de merlu au printemps et à l'automne est semblable : phytoplancton, crustacés suprabenthiques, crevettes, *E. encrasicolus* - *S. pilchardus* - merlus < 15 cm - *T. minutus* < 10 cm, merlus 15 à 24 cm, et *L. friesii* - *T. minutus* 10-15 cm.

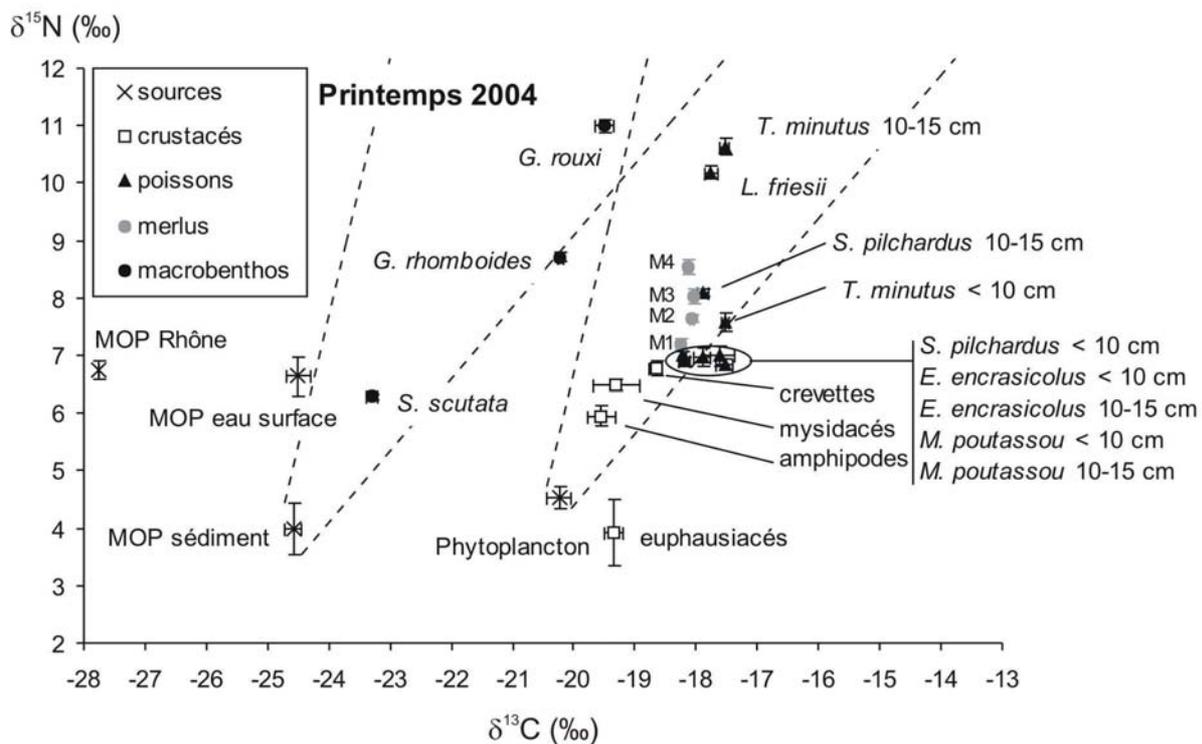


Figure IV.3.13. Signatures isotopiques (moyenne en ‰ \pm erreur standard) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des sources potentielles de matière organique, des juvéniles de merlu et de leurs principales proies au printemps 2004 (M1 à M4 : groupes de taille de merlu de 5-9 à 20-24 cm respectivement ; MOP Rhône : Matière Organique Particulaire dans l'eau du Rhône ; MOP eau surface : Matière Organique Particulaire dans l'eau de surface ; MOP sédiment : Matière Organique Particulaire du sédiment ; Phytoplancton : Matière Organique Particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle ; trois espèces macrobenthiques ont été positionnées afin d'illustrer l'utilisation de la MOP du sédiment : *Sternaspis scutata*, *Goneplax rhomboides* et *Glycera rouxi* ; les droites en pointillés représentent l'intervalle de confiance des fractionnements trophiques en carbone (1 à 2‰) et en azote (2,5 à 4,5‰) à partir de la MOP du sédiment et du Phytoplancton).

Au printemps et à l'automne, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des quatre groupes de merlu illustrent le changement progressif du positionnement trophique des juvéniles de cette espèce avec la taille.

Un résultat important apparaît au printemps, les signatures isotopiques en azote du phytoplancton et des euphausiacés ne diffèrent pas significativement ($p = 0.637$) (fig. IV.3.13), alors que ces deux compartiments constituent deux niveaux trophiques théoriques distincts (producteurs primaires et consommateurs primaires respectivement). A l'automne, le $\delta^{15}\text{N}$ des euphausiacés est significativement plus élevé que celui du phytoplancton ($p < 0,01$).

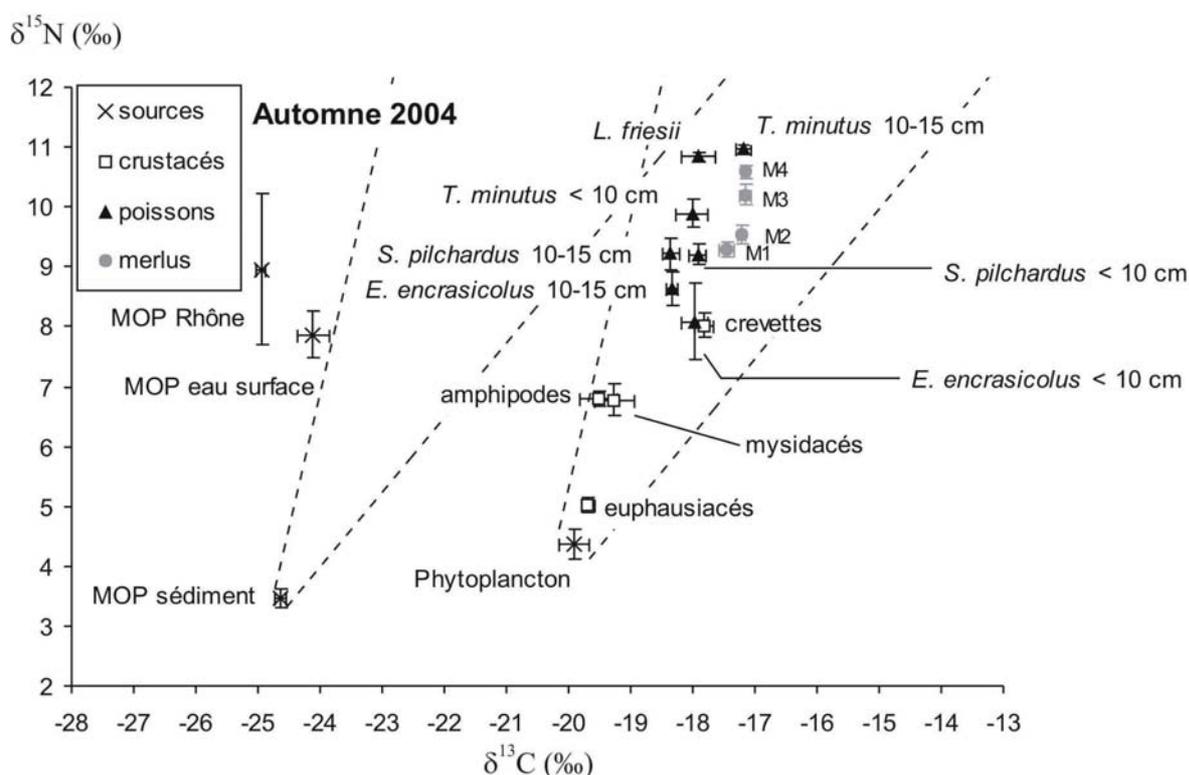


Figure IV.3.14. Signatures isotopiques (moyenne en ‰ \pm erreur standard) en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) des sources potentielles de matière organique, des juvéniles de merlu et de leurs principales proies à l'automne 2004 (M1 à M4 : groupes de taille de merlu de 5-9 à 20-24 cm respectivement ; MOP Rhône : Matière Organique Particulaire dans l'eau du Rhône ; MOP eau surface : Matière Organique Particulaire dans l'eau de surface ; MOP sédiment : Matière Organique Particulaire du sédiment ; Phytoplancton : Matière Organique Particulaire dans l'eau au maximum de chlorophylle ; les droites en pointillés représentent l'intervalle de confiance des fractionnements trophiques en carbone (1 à 2‰) et en azote (2,5 à 4,5‰) à partir de la MOP du sédiment et du Phytoplancton).

Niveau Trophique estimé

L'estimation du niveau trophique des organismes à partir de leur signature isotopique en azote nécessite l'identification d'une **ligne de base** pertinente et une très bonne connaissance de sa signature en azote. Les résultats obtenus précédemment montrent que le phytoplancton est la source principale de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu au printemps et à l'automne (§ 3.2.4.1). Mais le phytoplancton échantillonné ne peut pas être utilisé comme ligne de base fiable, en particulier au printemps pour deux raisons : (1) la majorité des espèces du réseau trophique montre un changement saisonnier très marqué de leur $\delta^{15}\text{N}$, avec des valeurs plus élevées à l'automne qu'au printemps (fig. IV.3.8). Ces résultats suggèrent un effet saisonnier au niveau de la source (c'est-à-dire un $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton plus élevé à l'automne), mais les signatures isotopique en azote obtenues sont équivalentes au printemps et à l'automne (fig. IV.3.5). Le fait que le phytoplancton et les euphausiacés aient un $\delta^{15}\text{N}$ équivalent au printemps (fig. IV.3.13) indique qu'une signature représentative du phytoplancton devrait probablement être plus faible.

(2) au printemps, le phytoplancton présente une variabilité spatiale de sa signature isotopique en azote (secteurs : I > III > II > IV, fig. IV.3.6), alors que les signatures de la plupart des espèces du réseau trophique ne varient pas dans l'espace (tab. IV.3.7). Dans le cas des deux espèces pour lesquelles des variations de leur $\delta^{15}\text{N}$ sont mises en évidence, les tendances entre secteurs (fig. IV.3.9) ne correspondent pas à celles observées dans le cas du phytoplancton. Par contre, à l'automne, les variations entre secteurs du $\delta^{15}\text{N}$ des mysidacés et de *S. pilchardus* 10-15 cm (secteurs : II > III = IV > I, fig. IV.3.9) sont semblables à celles du phytoplancton (secteurs : II > IV > I = III, fig. IV.3.6). Le phytoplancton échantillonné est peut-être une ligne de base fiable à l'automne, mais probablement pas au printemps.

Plutôt que d'utiliser un producteur primaire (ici le phytoplancton) comme ligne de base, il est donc préférable de se servir d'un consommateur primaire afin d'avoir une signature isotopique en azote représentative d'une plus longue période d'acquisition de la composition isotopique (Cabana et Rasmussen 1996, Vander Zanden *et al.* 1997, Post 2002, Jennings et Warr 2003). Dans la présente étude, les euphausiacés ont donc été retenus comme ligne de base des réseaux trophiques des juvéniles de merlu au printemps et à l'automne, dans la mesure où ce sont des phytoplanctonophages.

Les **proies des juvéniles** de merlu ont un niveau trophique estimé (NT) compris entre 2,6 et 4,0 au printemps, et 2,5 et 3,8 à l'automne (tab. IV.3.11). La majorité d'entre elles (exception faite de *L. friesii*) couvre une faible gamme de valeurs de NT de 2,5 à 3,5 pour les deux

saisons étudiées, soit des différences maximales de 1 NT entre les divers groupes de proies. Le positionnement trophique des proies à chaque saison est évidemment le même que celui décrit précédemment avec leur signature isotopique en azote (i.e. crustacés suprabenthiques, crevettes, petits pélagiques - *T. minutus* < 10 cm, et *L. friesii*). L'utilisation du NT permet, en revanche, de comparer le positionnement des proies entre les deux saisons en s'affranchissant des variations de signature isotopique liées à la source de matière organique (i.e. phytoplancton). Trois catégories de proies présentent une différence significative de NT avec la saison (tab. IV.3.11). Les mysidacés ont un NT sensiblement plus élevé au printemps qu'à l'automne, alors que *S. pilchardus* < 10 cm et *T. minutus* < 10 cm montrent des valeurs plus élevées à l'automne. Le NT des autres proies est équivalent entre les deux saisons.

Tableau IV.3.11. Niveau trophique estimé (NT) des proies des juvéniles de merlu au printemps et à l'automne 2004 (e.s. : erreur standard ; < : valeur inférieure à 0,1 ; en gras : différence saisonnière significative au seuil $\alpha = 0,01$; la ligne de base utilisée pour le calcul du NT est la signature isotopique en azote des euphausiacés).

Type de proie	— Printemps —		— Automne —	
	NT	e.s.	NT	e.s.
amphipodes	2,6	0,1	2,6	
mysidacés	2,8	<	2,5	0,1
crevettes	2,9	<	2,9	0,1
<i>E. encrasicolus</i> < 10 cm	2,9	<	3,0	0,2
<i>S. pilchardus</i> < 10 cm	2,9	<	3,3	0,1
<i>E. encrasicolus</i> 10-15 cm	3,0	<	3,1	0,1
<i>T. minutus</i> < 10 cm	3,1	0,1	3,5	0,1
<i>S. pilchardus</i> 10-15 cm	3,3	<	3,3	0,1
<i>L. friesii</i>	4,0	<	3,8	<

Le niveau trophique du **bol alimentaire** des quatre groupes de taille de juvéniles de merlu a également été étudié à chaque saison (fig. IV.3.15). A taille équivalente, il ne diffère pas significativement entre le printemps et l'automne. Le NT du bol alimentaire varie significativement avec la taille des merlus, les valeurs obtenues pour les individus de 5-9 cm sont plus faibles que celles des individus de 10 à 24 cm (moyennes : 2,8 et 3,1 respectivement).

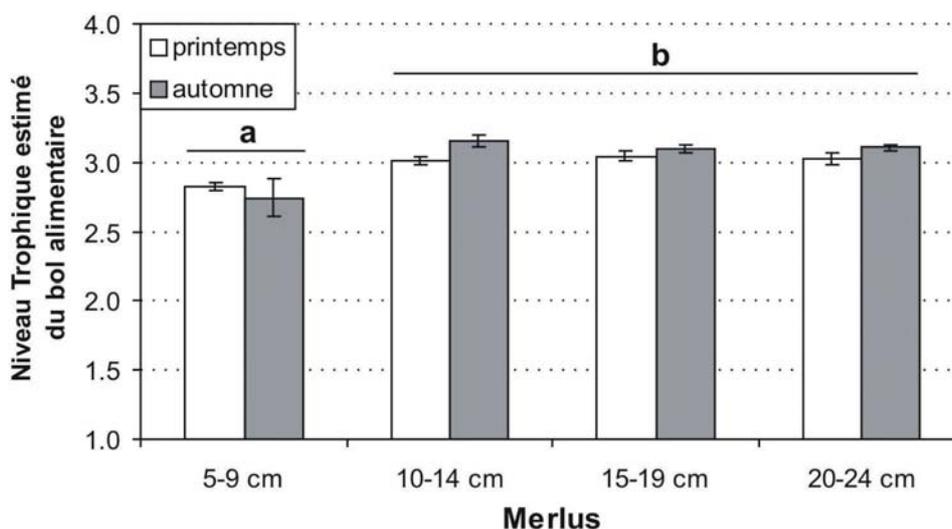


Figure IV.3.15. Niveau trophique estimé (moyenne \pm erreur standard) du bol alimentaire des quatre groupes de taille de juvéniles de merlu au printemps et à l'automne 2004 (a et b indiquent les moyennes significativement différentes au seuil maximal $\alpha = 0,05$; la ligne de base utilisée pour le calcul du NT est la signature isotopique en azote des euphausiacés).

Le niveau trophique des **juvéniles de merlu**, calculé selon deux méthodes, est présenté en fonction de la taille et de la saison (fig. IV.3.16 et tab. IV.3.12).

Le NT estimé avec un **fractionnement constant** de 3,4‰ pour l'ensemble du réseau trophique et les deux saisons aboutit à un effet saisonnier marqué (fig. IV.3.16). Chacun des quatre groupes de taille de merlu a un NT significativement plus élevé à l'automne qu'au printemps. La différence observée est de 0,3 chez les individus de 5-9, 15-19 et 20-24 cm, et de 0,2 chez ceux de 10-14 cm. Avec cette méthode, le NT des juvéniles de merlu s'échelonne de 3,0 à 3,4 au printemps, et de 3,3 à 3,7 à l'automne entre les individus de 5-9 et 20-24 cm (tab. IV.3.12).

Le calcul du NT avec un **fractionnement variable** a consisté à utiliser un fractionnement de 3,4‰ de la ligne de base (euphausiacés) jusqu'aux proies (bol alimentaire) pour les deux saisons et le fractionnement estimé pour le merlu à chaque saison (i.e. 1,09‰ et 1,88‰ au printemps et à l'automne respectivement cf tab IV.3.10). Dans ce cas, les juvéniles de merlu ne montrent pas de différence significative de leur NT avec la saison (fig. IV.3.16). Les valeurs de NT sont comprises entre 3,7 et 4,1 chez les individus de 5-9 et 20-24 cm (tab. IV.3.12). Le NT des juvéniles calculé avec cette méthode est supérieur à celui estimé avec un fractionnement constant (NT de 3,0 à 3,7).

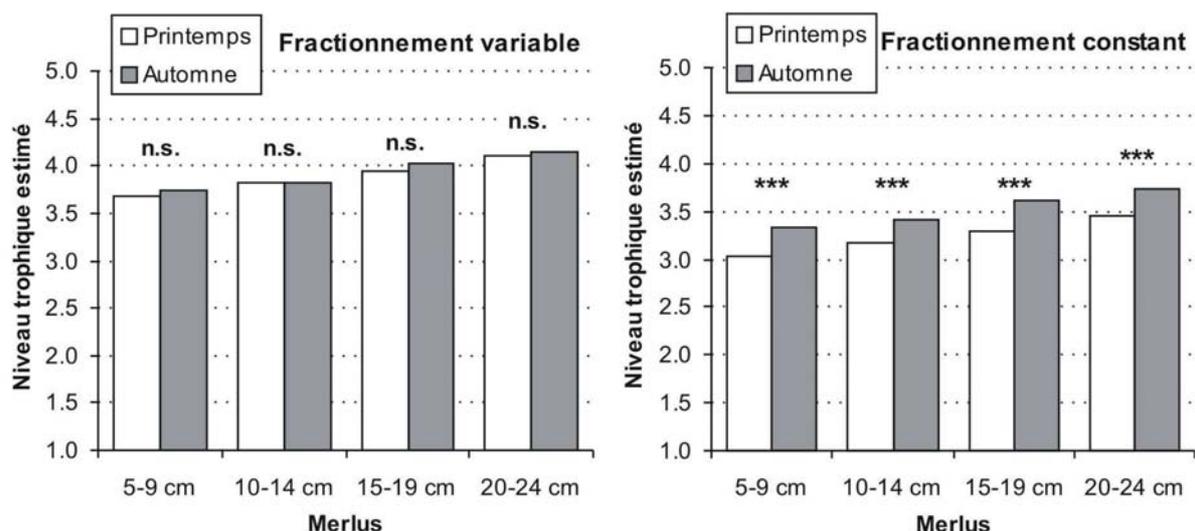


Figure IV.3.16. Comparaison saisonnière (printemps vs automne 2004) du niveau trophique estimé (moyenne \pm erreur standard) des juvéniles de merlu calculé avec un fractionnement variable (gauche) et un fractionnement constant (droite) (fractionnements variable et constant cf détail dans le texte ; n.s. : moyennes qui ne diffèrent pas significativement au seuil maximal $\alpha = 0,05$; *** : moyennes significativement différentes au seuil $\alpha = 0,001$; la ligne de base utilisée pour le calcul du NT est la signature isotopique en azote des euphausiacés ; les erreurs standards ne sont pas visibles car inférieures à 0,1).

Tableau IV.3.12. Niveau trophique estimé (NT) des juvéniles de merlu au printemps et à l'automne 2004 calculé avec un fractionnement variable (F variable) et un fractionnement constant (F constant) (N : taille de l'échantillon ; entre parenthèses : erreur standard ; < : valeur inférieure à 0,1 ; test : ANOVA et tests *post hoc* de Tukey, les lettres indiquent les différences significatives entre classes de taille d'une même saison au seuil maximal $\alpha = 0,05$; la ligne de base utilisée pour le calcul du NT est la signature isotopique en azote des euphausiacés).

Saison	Classe de taille	N	— F variable —		— F constant —	
			NT	test	NT	test
Printemps	5-9 cm	24	3,7 (<)	a	3,0 (<)	a
	10-14 cm	36	3,8 (<)	b	3,2 (<)	b
	15-19 cm	15	3,9 (<)	bc	3,3 (<)	bc
	20-24 cm	19	4,1 (<)	c	3,4 (<)	c
Automne	5-9 cm	19	3,7 (<)	a	3,3 (<)	a
	10-14 cm	20	3,8 (<)	a	3,4 (0,1)	a
	15-19 cm	20	4,0 (0,1)	b	3,6 (0,1)	b
	20-24 cm	20	4,1 (<)	b	3,7 (<)	b

Pour chaque saison séparément, les variations du niveau trophique des juvéniles de merlu selon leur taille sont équivalentes avec les deux méthodes employées (tab. IV.3.12), et représentent une augmentation de niveau trophique de 0,4 entre les individus de 5-9 cm et ceux de 20-24 cm. Au printemps les regroupements suivants sont observés : 5-9 cm < 10-14, 15-19 et 20-24 cm, et 10-14 cm < 20-24 cm. A l'automne, les merlus se répartissent en deux groupes de NT : les individus de 5-9 et 10-14 cm, et ceux de 15-19 et 20-24 cm dont le NT est plus élevé.

4. SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Le fonctionnement trophique des écosystèmes est couramment étudié avec les signatures en isotopes stables des organismes. L'interprétation de ces données repose sur plusieurs hypothèses concernant la relation entre la composition isotopique du consommateur et celle de sa nourriture (Gannes *et al* 1997, Post 2002). Le principe de base est que la signature isotopique des tissus de l'organisme reflète la signature de sa nourriture plus une valeur de fractionnement spécifique à chaque élément. La signature isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est conservée dans les réseaux trophiques du fait d'un faible fractionnement trophique de cet élément (1,0‰), et permet ainsi d'identifier les sources de matière organique qui sont à la base de ces réseaux (De Niro et Epstein 1978, Peterson et Fry 1987, Pinnegar et Polunin 1999, Vander Zanden et Rasmussen 2001, Post 2002). Le fractionnement trophique élevé des isotopes stables de l'azote (3,4‰) a conduit à utiliser la signature en azote ($\delta^{15}\text{N}$) comme indicateur du positionnement trophique des organismes dans les écosystèmes (De Niro et Epstein 1981, Minagawa et Wada 1984, Vander Zanden et Rasmussen 2001, Post 2002). Mais des travaux récents ont mis en avant la nécessité d'interpréter avec précaution les changements de $\delta^{15}\text{N}$, notamment chez les poissons, pour ne pas les attribuer systématiquement à des différences de position trophique (e.g. Olive *et al.* 2003, Sweeting *et al.* 2007). C'est pourquoi les résultats obtenus dans la présente étude ont été interprétés en prenant en compte les divers processus susceptibles d'influencer la signature isotopique en azote du muscle des juvéniles de merlu.

4.1. Sources de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion

4.1.1. Le phytoplancton marin, principale source de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu

La matière organique particulaire (MOP) prélevée à la profondeur du maximum de chlorophylle (fraction de 63 à 200 μm) dans les quatre secteurs de la présente étude est composée majoritairement de phytoplancton marin (diatomées et dinoflagellés) (Harmelin-Vivien *et al.* soumis). La signature isotopique en carbone de ces échantillons ($-20,07\text{‰} \pm$

0,16) est comprise dans la gamme de valeurs généralement trouvée pour de la MOP représentative du phytoplancton marin (-24 à -18‰ : Ostrom et Fry 1993 ; -22 à -19‰ : Hedges *et al.* 1997). La valeur du rapport C/N (Redfield *et al.* 1963) mesurée est de 7,83 (\pm 0,27), valeur inférieure à 8 comme celle du phytoplancton d'origine marine (Milliman *et al.* 1984). L'ensemble des paramètres analysés sur la MOP du maximum de chlorophylle démontrent que ce type d'échantillon est particulièrement représentatif du phytoplancton marin.

Les signatures isotopiques en carbone des juvéniles de merlu et de leur différentes proies (i.e. crustacés suprabenthiques, poissons benthiques, poissons démersaux et poissons pélagiques) comprises entre -19,69 et -17,14‰ indiquent que la MOP du maximum de chlorophylle est la source principale de matière organique de tous ces organismes, et ceci quel que soit le secteur et la saison. L'absence de relation entre la signature en carbone des merlus et leur taille montre qu'il n'y a pas de changement de source de matière organique avec les variations ontogéniques de l'alimentation des juvéniles de merlu. Par conséquent, les réseaux trophiques des juvéniles de merlu de 5 à 24 cm reposent essentiellement sur la production phytoplanctonique marine au printemps et à l'automne dans le golfe du Lion.

4.1.2. La MOP sédimentée, source potentielle de matière organique des réseaux trophiques des juvéniles de merlu

La matière organique particulière du sédiment de surface présente une signature isotopique en carbone nettement plus négative (-24,60‰ \pm 0,09) que celle du phytoplancton (-20,07‰ \pm 0,16), permettant ainsi une distinction des espèces exploitant l'une ou l'autre de ces sources de matière organique. En se basant sur le $\delta^{13}\text{C}$ des espèces du réseau trophique des juvéniles de merlu (valeurs comprises entre -19,69 et -17,14‰), les résultats obtenus ne mettent pas en évidence d'utilisation de la MOP sédimentée. Par contre, la signature isotopique en azote des divers compartiments étudiés soulève une interrogation sur la source de matière organique d'une espèce, en particulier : *Lesueurigobius friesii*. Or, ce gobie joue un rôle majeur dans le régime alimentaire des juvéniles de merlu < 15 cm dans certains secteurs et à certaines périodes (e.g. secteur IV au printemps 2003 et à l'automne 2004 : pourcentage en masse dans l'estomac de 48 et 42% respectivement cf chapitre III). Le $\delta^{15}\text{N}$ de *L. friesii* est, en fait, le plus élevé de toutes les organismes analysées (printemps : 10,17 ‰ \pm 0,11 ; automne : 10,84 ‰ \pm 0,07), suggérant un niveau trophique supérieure à celui des juvéniles de merlu. La seule

étude sur l'écologie trophique de ce gobie (à notre connaissance) a été menée sur la côte ouest de l'Écosse, et indique qu'il se nourrit majoritairement de polychètes (64% en masse), mais aussi de crustacés suprabenthiques (21% en masse d'amphipodes) (Gibson et Ezzi 1987). Malgré l'absence d'informations sur la catégorie trophique des polychètes consommées (i.e. suspensivore, dépositivore de surface ou de sub-surface, ou carnivore), une hypothèse peut expliquer les fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées dans le muscle de *L. friesii*. Elles résulteraient d'une alimentation constituée d'une proportion importante de polychètes positionnés relativement haut (consommateur secondaire) dans un réseau trophique basé sur la MOP du sédiment de surface (e.g. un polychète carnivore comme *Glycera rouxi* cf fig. IV.3.13). Selon cette hypothèse, le gobie *L. friesii*, constitue donc une voie potentielle d'incorporation de MOP sédimentée dans les réseaux trophiques des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion.

4.1.3. Influence(s) des apports du Rhône sur les réseaux trophiques des juvéniles de merlu

Dans le milieu marin, les zones côtières représentent seulement 8% de la surface mondiale des océans mais correspondent à environ un tiers de la productivité (Wollast 1991). Le renforcement de la production biologique dans ces zones est une conséquence du transport en mer d'éléments nutritifs d'origine terrestre par les rivières (Gaudy *et al.* 2003). Les apports terrestres correspondent à des éléments dissous (e.g. nitrates, phosphates) et particulaires (e.g. phytoplancton d'eau douce, débris végétaux terrestres) qui peuvent tous deux être exploités par les organismes marins.

Dans la présente étude, il a été démontré que les réseaux trophiques des juvéniles de merlu reposent essentiellement sur la production phytoplanctonique marine. Une influence des apports du Rhône sur la dynamique de ces réseaux doit probablement se produire par le biais des éléments dissous car le Rhône constitue la source principale de nitrate du golfe du Lion et contribue à 70% de la production primaire nouvelle de la zone (Conan *et al.* 1998).

Par ailleurs, une voie potentielle d'utilisation de MOP sédimentée par les réseaux trophiques des juvéniles de merlu a été proposée via le gobie *L. friesii*. Il peut donc s'agir d'une voie d'incorporation de MOP d'origine marine (i.e. phytoplancton) mais aussi de MOP d'origine terrestre dans la mesure où le matériel sédimenté est composé d'éléments particuliers transportés par le Rhône. La dynamique des apports particuliers du Rhône dans le golfe du Lion repose sur un système multi-couches qui se forme à l'embouchure du fleuve (Aloisi *et al.* 1979). La couche de surface est < 1m d'épaisseur et correspond au panache, sa dilution

dépend des processus physiques (i.e. régime du Rhône et des courants). Une deuxième couche épaisse d'environ 10 m est présente proche du fond, elle constitue la couche néphéloïde de fond (BNL). Le transport principal et la distribution du matériel du Rhône dans les eaux du plateau continental sont réalisés par les transferts advectifs via la BNL (Aloisi *et al.* 1982, Durrieu de Madron et Panouse 1996), et non pas par la sédimentation des particules de la couche de surface. C'est un mécanisme permanent sur la totalité du plateau continental (Roussiez *et al.* 2005). Cependant dans l'étude récente de Tesi *et al.* (2007), la majorité des échantillons de sédiment superficiel collectés dans la ceinture centrale de vase (à mi-plateau) présente une signature isotopique en carbone majoritairement marine. Ces résultats indiquent que la MOP du sédiment de surface est largement composée de phytoplancton marin dans la partie centrale du plateau continental. En revanche les mêmes auteurs ont démontré, au niveau du prodelta, que la composition du sédiment superficiel est très largement influencée par les apports particuliers du Rhône. D'après Bouloubassi *et al.* (1997), la fraction de carbone d'origine terrestre du sédiment est supérieure à 50% dans cette zone.

Les secteurs dans lesquels les réseaux trophiques des juvéniles de merlu ont été analysés sont localisés hors de la zone du prodelta qui est directement sous l'influence des apports particuliers du Rhône. La détection d'une éventuelle utilisation de MOP rhodanienne dans ces réseaux trophiques est donc difficile. D'autant plus que le régime des débits du Rhône est déficitaire depuis 2003 (fig. IV.4.1). La contribution du matériel d'origine terrestre à la compo

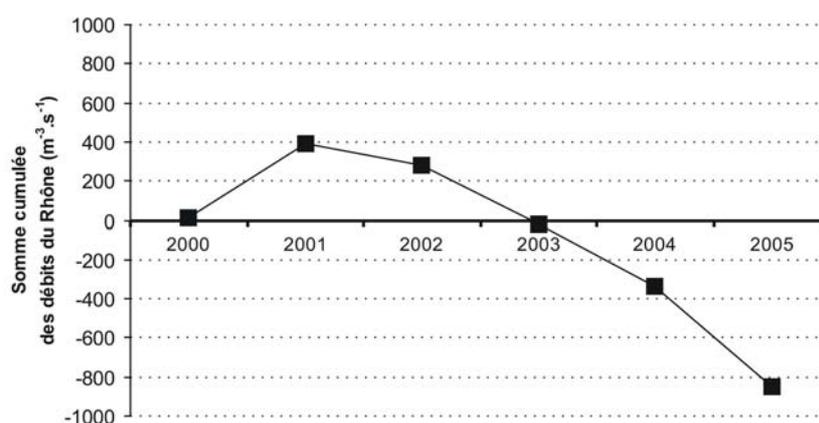


Figure IV.4.1. Débits annuels du Rhône (m³.s⁻¹) représentés sous forme de somme cumulée des différences à la moyenne annuelle générale de 1688 m³.s⁻¹ calculée à partir des années 1920 à 2005 (les valeurs négatives et positives correspondent respectivement à un régime déficitaire et excédentaire par rapport à la moyenne de 1688 m³.s⁻¹ ; données relevées à la station de Beaucaire par la Compagnie Nationale du Rhône).

sition de la MOP du sédiment superficiel hors du prodelta devait certainement être faible au cours de l'année étudiée (i.e. 2004, débit moyen annuel de $1385 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) par rapport aux années où le régime est excédentaire (e.g. 2001, débit moyen annuel de $2080 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).

Des travaux menés dans la zone très côtière face à l'embouchure du Rhône ont montré, grâce aux analyses des isotopes stables, qu'il y avait transfert de MOP d'origine terrestre dans le réseau trophique de la sole (*Solea solea*) par l'intermédiaire des polychètes dépositivores (Darnaude 2003). Des relations positives ont ainsi été mises en évidence entre le débit du Rhône, l'abondance des polychètes et les quantités de soles débarquées dans le port de Martigues (Salen-Picard *et al.* 2002).

4.2. Variations spatio-temporelles de la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu : changements réels du positionnement trophique ?

L'étude de la composition en isotope stable de l'azote des juvéniles de merlu a mis en évidence une variabilité de celle-ci liée à plusieurs facteurs tels que la taille des individus, leur localisation sur le plateau continental du golfe du Lion, l'année et la saison. La compréhension de ces variations est essentielle pour déterminer si elles traduisent des modifications de la structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu. Un changement de $\delta^{15}\text{N}$ chez un consommateur n'implique pas toujours l'utilisation de ressources alimentaires différentes, il peut résulter d'autres mécanismes. La composition en isotopes stables d'un organisme est, en effet, déterminée par la signature isotopique de sa nourriture mais aussi par son état métabolique et physiologique. La variabilité du $\delta^{15}\text{N}$ au niveau de la nourriture est due soit à un changement réel de position trophique des proies consommées, soit à des variations de la signature en azote de la source de matière organique sur laquelle repose le réseau trophique analysé (ici le phytoplancton). Les processus biochimiques et physiologiques qui se produisent au niveau du consommateur peuvent également induire une variabilité de sa signature isotopique en azote dans le muscle essentiellement par le biais du fractionnement isotopique. Les changements de $\delta^{15}\text{N}$ identifiés chez les juvéniles de merlu sont liés à ces trois types de mécanismes (i.e. positionnement trophique, source de matière organique et fractionnement isotopique).

4.2.1. Changements ontogéniques du positionnement trophique des juvéniles de merlu et temps d'intégration de la signature isotopique en azote dans le muscle

La relation obtenue entre la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et la taille des individus est de type logistique, et elle se caractérise par une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ à partir de 15-16 cm et une inflexion autour de 20 cm. La corrélation mise en évidence entre le $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu et la proportion en masse de poissons pélagiques dans leur alimentation (*S. pilchardus* et *E. encrasicolus*) montre que les variations du $\delta^{15}\text{N}$ sont liées aux changements ontogéniques du type de proies consommées. Les plus petits juvéniles (< 10 cm) se nourrissent majoritairement de crustacés (suprabenthos et crevettes) dont le $\delta^{15}\text{N}$ est sensiblement plus faible que celui des poissons pélagiques constituant l'essentiel de l'alimentation des juvéniles de 15 à 24 cm. La transition crustacés-poissons s'opère chez les individus du groupe de taille 10 à 14 cm. Afin de ne pas réduire le niveau trophique (NT) de la nourriture des juvéniles de merlu aux seules proies principales, une mesure du $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire des juvéniles de merlu a été réalisée permettant ainsi de prendre en compte l'ensemble de la diversité des proies consommées (observée chez les individus < 15 cm principalement). Le bol alimentaire des individus < 10 cm a un niveau trophique plus faible (NT = 2,8) que celui des juvéniles de 10 à 24 cm (NT = 3,1). L'augmentation ontogénique du $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu reflète donc une augmentation de leur niveau trophique, il varie de 3,7 pour les individus de 5 à 9 cm à 4,1 pour ceux de 20 à 24 cm. Ces valeurs sont en accord avec celles estimées (à partir des contenus stomacaux) chez des merlus de 8 à 14 cm (NT = 3,9) et de 14 à 25 cm (NT = 4,2) dans le golfe du Lion (Stergiou et Karpouzi 2002). La faible amplitude de variation du niveau trophique chez les juvéniles de merlu indique que la diversité des proies n'implique pas un degré d'omnivorie élevé. La majorité des proies des juvéniles ont des positions trophiques relativement proches qui forment un « continuum » de valeurs comprises entre 2,5 pour les mysidacés et 3,3 pour *S. pilchardus* de 10-15 cm, il s'agit principalement de consommateurs primaires et secondaires. *E. encrasicolus* est, par exemple, un consommateur secondaire qui se nourrit essentiellement de copépodes dans le golfe du Lion (Plounevez et Champalbert 2000). Mais certaines espèces ont un régime alimentaire composé d'un mélange de zooplancton et de phytoplancton. C'est le cas notamment de *S. pilchardus* dont l'alimentation, bien que dominée par le zooplancton (Bode *et al.* 2004), est constituée de proportions variables de phytoplancton (Varela *et al.* 1990).

Les signatures isotopiques en azote des euphausiacés et de *L. friesii* se distinguent de celles des autres proies des juvéniles de merlu. Les faibles valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des euphausiacés indiquent que ceux-ci sont des consommateurs primaires. Il a en effet été montré que l'espèce dominante l'échantillonnage réalisé, *Nyctiphanes couchi*, se nourrit de diatomées et de dinoflagellés (Mauchline 1980). A l'inverse, les fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ chez *L. friesii* suggèrent une position trophique élevée, mais l'interprétation en terme de niveau trophique est délicate étant donnée l'incertitude sur la source de matière organique utilisée par cette espèce (cf § 4.1.2).

Par ailleurs, la comparaison des variations ontogéniques détaillées (i.e. par classe centimétrique) de la signature isotopique en azote des juvéniles de merlu et de la proportion en masse des poissons pélagiques dans leur alimentation montre un décalage entre les tailles à partir desquelles ces deux variables commencent à augmenter (consommation de poissons pélagiques à partir de 13 cm et augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ du merlu à partir de 16 cm). Ce décalage d'environ 3 cm correspond très probablement au temps d'intégration dans le muscle du merlu de l'azote qui provient de sa nourriture. A partir du différentiel de taille mis en évidence et du taux de croissance des juvéniles de merlu, le temps d'intégration de la signature isotopique en azote peut être estimé. Dans ce contexte, il s'agit de déterminer un ordre de grandeur du temps nécessaire au muscle pour refléter un changement de $\delta^{15}\text{N}$ de la nourriture. L'étude du temps d'intégration (*sensu stricto*) chez un consommateur nécessite un suivi de sa signature isotopique au cours du temps après un changement de nourriture. Ce type d'analyse est généralement mis en œuvre en milieu expérimental (Hesslein *et al.* 1993, Herzka et Holt 2000, MacAvoy *et al.* 2001, Maruyama *et al.* 2001, Bosley *et al.* 2002, Witting *et al.* 2004, Gaye-Siessegger *et al.* 2004, Sakano *et al.* 2005, Suzuki *et al.* 2005, Logan *et al.* 2006, Guelinckx *et al.* 2007).

Le taux de croissance des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion a été remis en cause à la suite des marquages réalisés en Atlantique sur cette espèce (De Pontual *et al.* 2003, 2006). De plus, Morales-Nin et Moranta (2004) ont démontré en mer Catalane que le taux de croissance de juvéniles de merlu (< 25 cm) pêchés au mois de juin (i.e. pour la période du printemps) est de 2,5 cm par mois. En se basant sur cette valeur, le « temps d'intégration » de la signature isotopique en azote dans le muscle des juvéniles de merlu est estimé à 1,2 mois (calculé de la façon suivante : $3 \text{ cm} \times 1 \text{ mois} / 2,5 \text{ cm}$) au printemps dans le golfe du Lion. Autrement dit, une modification du $\delta^{15}\text{N}$ de la nourriture des juvéniles de merlu est observable au niveau du

muscle après un intervalle de temps d'un mois à un mois et demi. D'après Witting *et al.* (2004), la signature isotopique du tissu d'un organisme reflète celle de sa nourriture lorsque l'état d'équilibre des compositions isotopiques entre consommateur et nourriture est atteint à environ 75%. La période de 1-1½ mois, mise en évidence dans la présente étude, correspond probablement au temps nécessaire pour parvenir à 75% (au moins) de l'équilibre des compositions isotopiques en azote du muscle des juvéniles de merlu et de leur alimentation. Le renouvellement isotopique du muscle est basé sur deux processus : la synthèse de nouveaux tissus par croissance de l'organisme et le renouvellement métabolique des anciens tissus (Fry et Arnold 1982, Tieszen *et al.* 1983, Hesslein *et al.* 1993). Mais chez la plupart des juvéniles de poissons l'effet de la croissance est prédominant par rapport à celui du métabolisme (Herzka et Holt 2000, Maruyama *et al.* 2001, Bosley *et al.* 2002, Herzka 2005, Sakano *et al.* 2005, Suzuki *et al.* 2005). Le temps d'intégration de la signature isotopique en azote estimé pour les merlus juvéniles est relativement proche de ceux démontrés chez les juvéniles d'espèces dont la vitesse de croissance est équivalente (tab. IV.4.1). Les trois espèces présentées ont une croissance en masse (rapport entre les masses finale et initiale pour un intervalle de temps d'un mois) comprise entre 1,5 et 2,4.mois⁻¹ (2,1.mois⁻¹ pour les juvéniles de merlu), et un temps d'intégration (75% de l'état d'équilibre) qui varie entre un mois et un mois et demi.

Tableau IV.4.1. Temps de renouvellement (50 et 75% de l'état d'équilibre, en mois) de la composition isotopique en azote du muscle de divers juvéniles de poissons (croissance en masse : rapport entre les masses moyennes finale et initiale des individus pour un intervalle de temps d'un mois, pour les merlus elle a été estimée à partir du rapport des masses mesurées pour les juvéniles de 16 et 13 cm ; en gras : valeur calculée par les différents auteurs ; * : estimations réalisées à partir des valeurs calculées par les auteurs ; - : pas d'estimation).

Espèce	Croissance en masse (.mois ⁻¹)	Temps d'intégration (mois)		Référence
		½ vie	¾ vie	
<i>Rhinogobius</i> sp.	1,5	1,1	≈ 1,5*	Maruyama <i>et al.</i> 2001
<i>Oncorhynchus nerka</i>	2,2	-	1	Sakano <i>et al.</i> 2005
<i>Lateolabrax japonicus</i>	2,4	0,7	≈ 1*	Suzuki <i>et al.</i> 2005
<i>Merluccius merluccius</i>	2,1	-	≈ 1 à 1,5	Présente étude

L'interprétation ultérieure (§ 4.2.2 et 4.2.3) des variations spatio-temporelles de la signature isotopique des juvéniles de merlu en terme de changements alimentaires (i.e. avec les résultats des contenus stomacaux cf chapitre III) a été réalisée en appliquant un décalage entre classes de taille afin de prendre en compte le temps d'intégration de la signature isotopique dans le muscle du merlu. Il a consisté à comparer le $\delta^{15}\text{N}$ des merlus de la classe de taille N (e.g. 10-14 cm) au $\delta^{15}\text{N}$ du bol alimentaire des merlus de la classe de taille N - 1 (e.g. 5-9 cm). Ce décalage est de 5 cm lorsque l'on considère les milieux de classes des quatre groupes de taille étudiés (i.e. 7, 12, 17 et 22 cm), et correspond à un intervalle de temps supérieur à celui nécessaire au muscle pour refléter à 75% la signature isotopique de la nourriture consommée (temps équivalent à une croissance de 3 cm). Par conséquent, le décalage utilisé permet de considérer que les signatures isotopiques des juvéniles de merlu reflètent un état d'équilibre avec la composition isotopique de la nourriture ingérée.

4.2.2. Changements spatiaux du positionnement trophique des juvéniles de merlu ?

L'interprétation des variations spatiales de la signature isotopique en azote d'un consommateur nécessite de connaître le $\delta^{15}\text{N}$ des compartiments du réseau trophique (en particulier, de la source de matière organique ou d'une ligne de base) propre à chacun des secteurs considérés (Cabana et Rasmussen 1996, Vander Zanden *et al.* 1997, Post 2002, Jennings et Warr 2003). Les signatures en azote du réseau trophique ont été mesurées au printemps 2004 et à l'automne 2004, alors qu'aux printemps 2002 et 2003 seules les signatures des merlus ont été acquises. De plus, l'échantillonnage est insuffisant pour avoir une signature fiable de la ligne de base choisie (i.e. les euphausiacés) dans chacun des secteurs au printemps 2004 et à l'automne 2004. Par conséquent, le niveau trophique des juvéniles de merlu n'a pas pu être calculé dans les différents secteurs pour les quatre campagnes étudiées. Cependant, l'utilisation des signatures isotopiques en azote des proies mesurées en 2004 permet d'apporter des explications raisonnables sur les changements dans l'espace du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus. Les principales tendances de variation du $\delta^{15}\text{N}$ des merlus en fonction du secteur sont, en effet, cohérentes avec les différences de proies mises en évidence (analyse des contenus stomacaux cf chapitre III). L'interprétation pour les printemps 2002 et 2003 repose sur l'extrapolation des signatures isotopiques des proies mesurées au printemps 2004. La comparaison des signatures isotopiques des merlus et de leur alimentation porte en

particulier sur le $\delta^{15}\text{N}$ des individus de 15-19 cm et les proies consommées par ceux de 10-14 cm.

Au printemps 2002, la signature isotopique en azote des merlus de 15-19 cm est plus élevée à la côte qu'au large et suggère une différence de position trophique avec la profondeur. Le type de proies majoritairement consommées à la côte est *S. pilchardus*, alors que plus au large les merlus se nourrissent principalement de crustacés suprabenthiques (mysidacés et euphausiacés) dont le $\delta^{15}\text{N}$ est inférieur à celui de *S. pilchardus*. En 2003, les individus du secteur IV (à la côte dans la zone d'Agde) se distinguent de ceux localisés dans les trois autres secteurs par des fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. Dans ce secteur, leur alimentation est constituée d'une proportion importante de *L. friesii* dont la signature en azote est particulièrement élevée par rapport à celle de *S. pilchardus* et des crevettes consommées dans les autres secteurs. Les tendances clairement établies pour le $\delta^{15}\text{N}$ des merlus de 15-19 cm s'observent en partie chez les individus de 10-14 cm. Ces résultats indiquent que l'alimentation des merlus de 10-14 cm se reflète déjà partiellement dans leur muscle du fait d'un temps d'intégration rapide chez les juvéniles de cette espèce. Pour le printemps 2004, la variabilité spatiale des signatures isotopiques des merlus de 15-19 cm n'a pas pu être analysée du fait d'une absence de ce groupe de taille dans deux secteurs.

A l'automne, la signature isotopique en azote des merlus de 15-19 cm est plus élevée dans les secteurs côtiers que dans ceux situés au large. Dans le secteur IV, cette tendance correspond probablement à un positionnement trophique élevé par rapport aux secteurs du large du fait d'une alimentation basée sur *L. friesii*. En revanche, dans le secteur II les proies des juvéniles de merlu sont les mêmes que celles dont ils se nourrissent dans le secteur I (*S. pilchardus* et *E. encrasicolus*), et ont un $\delta^{15}\text{N}$ proche de celui des proies consommées dans le secteur III (crevettes). La valeur élevée de $\delta^{15}\text{N}$ dans le secteur II ne reflète probablement pas une augmentation du niveau trophique des merlus, mais est certainement liée à la variabilité de la signature en azote du phytoplancton. Cette hypothèse est renforcée par les mesures réalisées sur le phytoplancton, les mysidacés et *S. pilchardus* 10-15 cm car le $\delta^{15}\text{N}$ de ces trois compartiments est plus élevé dans le secteur II.

Finalement, les résultats obtenus suggèrent une tendance générale à un positionnement trophique plus élevé des juvéniles en cours de transition alimentaire (10 à 19 cm) dans la zone côtière (30-50 m) que dans les secteurs situés plus au large (80-100 m). L'opposition avec la profondeur du type de ressources alimentaires exploitées par les merlus de 10-14 cm démontrée dans le chapitre III (i.e. crustacés au large - poissons à la côte) semble donc avoir

une incidence sur leur position trophique. Il est cependant nécessaire de confirmer cette tendance par l'estimation du niveau trophique des juvéniles de merlu à partir de lignes de base fiables et représentatives de chacune des deux tranches bathymétriques.

Quelle que soit leur cause (position trophique et/ou source de matière organique), les variations de $\delta^{15}\text{N}$ des merlus observées entre secteurs apportent indirectement des informations sur leurs déplacements du fait du caractère intégratif de la signature isotopique du muscle. Dans le cas de déplacements réguliers des juvéniles de merlu sur le plateau continental leurs signatures isotopiques seraient homogènes entre les secteurs étudiés, reflétant ainsi l'exploitation globale des différentes ressources alimentaires caractéristiques à chaque secteur. Les résultats obtenus indiquent au contraire que les juvéniles de merlu < 20 cm sont probablement inféodés à la zone où ils ont été pêchés, au moins à l'échelle du temps d'intégration de la signature isotopique dans le muscle (i.e. 1 à 1½ mois). Les signatures en isotopes stables des animaux sont en effet un outil approprié pour décrire leurs déplacements et leurs migrations (Cherel et Hobson 2005). Les travaux de Vinagre *et al.* (2007) ont ainsi montré une très faible connectivité entre deux sites de nurricerie des juvéniles de *Solea senegalensis* dans l'estuaire du Tage au Portugal. Ces déplacements limités ont été mis en évidence en distinguant les signatures isotopiques des individus localisés dans deux sites distants d'environ 10 km. De la même manière, des sous-populations de pingouins qui se nourrissent dans des environnements distincts ont pu être différenciées à l'échelle de l'archipel des Kerguelen (Cherel et Hobson 2007).

4.2.3. Changements saisonniers du $\delta^{15}\text{N}$ des juvéniles de merlu : effets de la ligne de base et du fractionnement trophique

La plus forte variabilité de la signature isotopique en azote mesurée dans le muscle des juvéniles de merlu est liée à la saison. Les quatre groupes de taille étudiés présentent un $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé à l'automne 2004 qu'au printemps 2004, avec une différence moyenne de 2‰. Cette variabilité résulte en partie d'un changement de $\delta^{15}\text{N}$ de la source de matière organique du réseau trophique des juvéniles de merlu (i.e. le phytoplancton). En tant que consommateurs primaires, les euphausiacés échantillonnés dans la présente étude (majoritairement *Nyctiphanes couchi*) ont été utilisés comme ligne de base (cf § 3.2.4.2). Leur signature isotopique en azote diffère d'environ 1‰ avec la saison, avec une valeur plus élevée à

l'automne ($\delta^{15}\text{N} = 5,03\%$) qu'au printemps ($\delta^{15}\text{N} = 3,92\%$). Cependant, la différence saisonnière observée au niveau de la ligne de base n'explique que partiellement les variations mesurées chez les juvéniles de merlu.

Afin de tester l'hypothèse d'un changement saisonnier de position trophique des juvéniles de merlu lié à un « effet de la ligne de base », la signature isotopique en azote du bol alimentaire a été calculée. Pour chacune des quatre classes de taille, le niveau trophique du bol alimentaire, calculé classiquement à partir des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, est équivalent aux deux saisons. Il est de 2,8 pour le bol alimentaire des merlus de 5-9 cm et de 3,1 pour celui des individus de 10 à 24 cm. En revanche, les estimations effectuées pour les juvéniles de merlu indiquent un niveau trophique plus élevé (de 0,3) à l'automne pour les quatre classes de taille. Ces résultats contradictoires (i.e. niveaux trophiques équivalents de la nourriture et niveaux trophiques différents des consommateurs) ont conduit à l'hypothèse d'un fractionnement isotopique de l'azote chez les juvéniles de merlu variable avec la saison. C'est en effet l'utilisation d'un fractionnement constant quelle que soit la saison (i.e. 3,4‰) qui induit une différence de niveau trophique chez les merlus, alors que leur bol alimentaire présente un niveau trophique semblable au printemps et à l'automne. Le fractionnement a été estimé à chaque saison à partir du différentiel de $\delta^{15}\text{N}$ entre les juvéniles de merlu et leur bol alimentaire, il est de 1,09‰ au printemps et de 1,88‰ à l'automne. Les niveaux trophiques des merlus ont alors été recalculés avec un fractionnement variable, c'est-à-dire en appliquant un fractionnement de 3,4‰ entre la ligne de base et la nourriture, et de 1,09‰ et 1,88‰ entre la nourriture et les merlus au printemps et à l'automne respectivement. Avec cette méthode, les juvéniles de merlu ont un niveau trophique équivalent aux deux saisons, résultat en phase avec celui trouvé pour le bol alimentaire. De plus, les valeurs obtenues comprises entre 3,7 et 4,1 sont proches de celles décrites dans la littérature pour le merlu en Méditerranée (Stergiou et Karpouzi 2002, détaillé dans le § 4.2.1). Alors que la méthode « classique » (fractionnement constant de 3,4‰) aboutit à des valeurs plus faibles de niveau trophique comprises entre 3,0 et 3,7.

Le fractionnement isotopique résultant d'un transfert trophique est habituellement calculé en milieu expérimental lorsque l'équilibre de la composition isotopique entre le consommateur et sa nourriture est atteint (Martínez del Río et Wolf 2004). Cependant, certains auteurs ont estimé le fractionnement trophique chez des poissons en milieu naturel (e.g. Vander Zanden et Rasmussen 2001). Dans la présente étude, la méthode employée (décalage de classes de taille

entre le $\delta^{15}\text{N}_{\text{merlus}}$ et le $\delta^{15}\text{N}_{\text{nourriture}}$) permet d'appréhender le temps d'intégration de la signature isotopique et de considérer que la composition isotopique du muscle des juvéniles de merlu est en équilibre avec celle de leur nourriture (discuté précédemment dans le § 4.2.1). Plusieurs travaux de synthèse d'observations en milieu expérimental et naturel ont récemment souligné la variabilité du fractionnement isotopique en azote lors des transferts trophiques (McCormick *et al.* 1998, Vander Zanden et Rasmussen 2001, Vanderklift et Ponsard 2003, McCutchan *et al.* 2003). Deux principales causes de variation ont été mises en évidence dans ces études, la première est liée aux **processus physiologiques et métaboliques du consommateur**. Ainsi, la forme biochimique de l'excrétion azotée du consommateur (ammonium, urée et acide urique) a une influence sur le fractionnement. Les organismes aquatiques qui éliminent leurs déchets azotés majoritairement sous forme d'ammonium présentent un fractionnement en azote plus faible que les organismes terrestres qui excrètent de l'urée et de l'acide urique (Vanderklift et Ponsard 2003). Une variabilité du fractionnement isotopique a également été observée au niveau spécifique dans plusieurs études, et corrélée au **taux de croissance** des organismes. A l'exception des travaux de Oelbermann et Scheu (2002) sur une araignée (*Pardosa lugubris*), l'ensemble des résultats montrent qu'une augmentation du taux de croissance induit une diminution du fractionnement en azote chez différents types d'organismes (Hobson et Clark 1992, Hobson *et al.* 1993 : chez des oiseaux (*Gallus gallus*, *Falco peregrinus*, *Coturnix japonica*, *Corvus brachyrhynchos*) ; Fantle *et al.* 1999 : un crabe (*Callinectes sapidus*) ; Adams et Sterner 2000 : un cladocère (*Daphnia magna*) ; Gaye-Siessegger *et al.* 2004 : la carpe (*Cyprinus carpio*) ; Trueman *et al.* 2005 : le saumon (*Salmo salar*) ; Sweeting *et al.* 2007, Barnes *et al.* 2007 : le bar (*Dicentrarchus labrax*)). Dans les études de Gaye-Siessegger *et al.* (2004), Sweeting *et al.* (2007) et Barnes *et al.* (2007), l'influence de la croissance a été testée indirectement en analysant l'effet de la ration alimentaire et de la température. D'après Olive *et al.* (2003) et Barnes *et al.* (2007), un taux de croissance élevé devrait induire une utilisation plus importante des composés azotés et donc réduire leur excrétion (majoritairement de ^{14}N), résultant ainsi en un enrichissement plus faible en ^{15}N . A l'inverse lors d'un stress alimentaire (du fait d'une quantité limitée de nutriments ou d'un jeûne) correspondant à une période de croissance faible, le fractionnement isotopique en azote est particulièrement élevé chez les animaux (Hobson *et al.* 1993, Webb *et al.* 1998, Adams et Sterner 2000). En effet, pendant les périodes de stress alimentaire les protéines du muscle peuvent être mobilisées pour une réutilisation de l'azote dans l'organisme (e.g. Swick et Benevenga 1977). Les processus métaboliques mis en œuvre pour ce recyclage de l'azote entraînent probablement une excrétion de ^{14}N à partir des propres composés de

l'organisme, expliquant l'enrichissement important en ^{15}N dans le muscle qui induit alors un fractionnement isotopique élevé pour cet élément. La deuxième source de variation du fractionnement isotopique en azote d'un organisme est la **qualité de la nourriture** qu'il consomme (Fantle *et al.* 1999, Adams et Sterner 2000, Vanderklift et Ponsard 2003), elle est déterminée en mesurant le rapport C/N. Ces études montrent une relation positive entre le fractionnement chez le consommateur et le C/N de sa nourriture. Autrement dit, une alimentation de qualité élevée (i.e. à forte teneur en azote et avec un C/N faible, Vanderklift et Ponsard 2003) induit un faible fractionnement en azote dans le muscle. La qualité de la nourriture et la croissance d'un organisme étant en étroite relation, McCutchan *et al.* (2003) ont précisé que le fractionnement est faible lorsque la quantité d'azote apportée par l'alimentation est proche des besoins nécessaires à une croissance optimale du consommateur.

Dans le cas des juvéniles de merlu, la différence saisonnière du fractionnement isotopique en azote mise en évidence ($\Delta\delta^{15}\text{N}$ de 1,09‰ au printemps et de 1,88‰ en automne) résulte très probablement d'une variation du taux de croissance. Les travaux de Morales-Nin et Moranta (2004) ont montré des fluctuations saisonnières du taux de croissance des juvéniles de merlu (< 25 cm) dans une zone très proche du golfe du Lion, la mer Catalane. Les estimations réalisées par ces auteurs sont de 2,5 cm.mois⁻¹ au printemps et de 1,2 cm.mois⁻¹ à l'automne. La différence saisonnière du taux de croissance des juvéniles de merlu est suffisamment forte (deux fois plus élevé au printemps qu'à l'automne) pour induire une variation du fractionnement isotopique en azote dans le muscle. L'interprétation basée sur un différentiel de croissance est d'autant plus probable que les proies des juvéniles de merlu ne présentent aucune différence significative de leur ratio C/N avec la saison (fig. IV.4.2).

Par ailleurs, les valeurs de fractionnement isotopique de l'azote estimées chez les juvéniles de merlu sont inférieures à celle de 3,4‰ généralement admise et utilisée pour le calcul du niveau trophique des organismes dans les diverses études des réseaux trophiques. Ces faibles valeurs de fractionnement sont révélatrices d'un taux de croissance et d'une efficacité d'utilisation de l'azote ($N_{\text{ingéré}} / N_{\text{excrété}}$) élevés (Vanderklift et Ponsard 2003) chez les juvéniles de merlu aux deux saisons étudiées. Or, le muscle est le tissu le plus représentatif de la croissance somatique (en terme de synthèse protéique) car une grande partie des nutriments provenant de la nourriture lui sont alloués lors des périodes de croissance somatique de l'organisme (Mc Millan et Houlihan 1989, Peragon *et al.* 1994, de la Higuera *et al.* 1999). La croissance est ainsi le processus qui contribue majoritairement au renouvellement isotopique

du muscle (Herzka et Holt 2000, Maruyama *et al.* 2001, Bosley *et al.* 2002, Herzka 2005, Sakano *et al.* 2005, Suzuki *et al.* 2005). A partir de ces éléments, Perga et Gerdeaux (2005) ont démontré que les signatures isotopiques du muscle de *Coregonus lavaretus* reflètent celles de leur nourriture uniquement lors des périodes de croissance somatique de cette espèce (du fait du phénomène de routage isotopique). Pour les juvéniles de merlu, l'étude de la composition en isotopes stables de l'azote du muscle fournit donc des informations fiables sur leur alimentation au printemps et à l'automne.

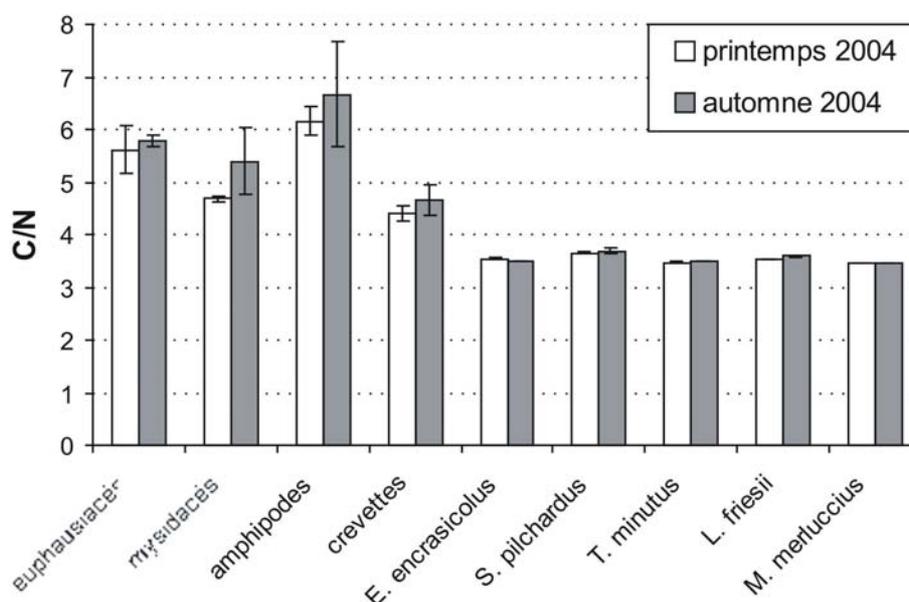


Figure IV.4.2. Comparaison saisonnière des valeurs de C/N (moyenne \pm erreur standard) des juvéniles de merlu et de leurs proies (les tests de Wilcoxon effectués pour chaque type d'organisme indiquent qu'il n'y a pas de variations significatives, au seuil maximal $\alpha = 0,05$, du C/N entre le printemps et l'automne).

4.3. Conclusions

Les réseaux trophiques des juvéniles de merlu (5 à 24 cm) reposent majoritairement sur une production particulière autochtone (phytoplancton marin) au printemps et à l'automne dans le golfe du Lion, depuis les premiers mois de vie sur le fond (5 cm) jusqu'au stade sub-adulte (24 cm). La principale source de matière organique est donc la même quel que soit le secteur, la saison et le stade de développement des juvéniles de merlu. Malgré les apports importants

du Rhône dans le golfe du Lion, il ne semble pas y avoir d'utilisation de matériaux d'origine terrestre dans les réseaux trophiques aboutissant aux juvéniles de merlu.

Les différents réseaux trophiques étudiés ne présentent pas de variations de source de matière organique, par contre des changements de leur structure liés au positionnement trophique des organismes ont été mis en évidence. Ainsi, le niveau trophique des juvéniles de merlu augmente avec la taille des individus du fait de la transition d'une alimentation constituée de crustacés (suprabenthiques, crevettes) à une alimentation dominée par les poissons pélagiques (*S. pilchardus*, *E. encrasicolus*). Les valeurs estimées de niveau trophique sont de 3,7 pour les individus de 5 à 9 cm et de 4,1 pour ceux de 20 à 24 cm. Les variations spatiales de la signature isotopique en azote des merlus suggèrent des différences de position trophique entre secteurs. En particulier, les individus de 10 à 14 cm ont probablement un niveau trophique plus élevé dans les secteurs côtiers où ils se nourrissent de poissons, que dans ceux du large où il y a une dominance de crustacés dans l'alimentation.

La signature isotopique en azote des juvéniles de merlu est fortement influencée par la saison. Les variations observées ($\approx 2\text{‰}$, avec $\delta^{15}\text{N}_{\text{automne}} > \delta^{15}\text{N}_{\text{printemps}}$) ne reflètent pas un changement de niveau trophique, mais résultent des différences combinées de $\delta^{15}\text{N}$ de la ligne de base ($\approx 1\text{‰}$) et du faible fractionnement isotopique chez les juvéniles de merlu ($\approx 1\text{‰}$) lié à leur forte croissance. Ces résultats mettent en avant la variabilité du fractionnement isotopique se produisant chez une même espèce et soulignent l'importance de calculer ce fractionnement afin de ne pas commettre d'erreur d'interprétation sur le positionnement trophique des organismes au sein d'un écosystème, erreur qui peut résulter de l'utilisation systématique d'un fractionnement de 3,4‰ pour l'azote entre niveaux trophiques. Dans le cadre de cette étude une nouvelle méthode de calcul du niveau trophique a été proposée. Elle est basée sur l'utilisation d'un fractionnement variable, plus approprié pour les organismes considérés, et permet ainsi d'améliorer l'estimation du niveau trophique chez les poissons.

SYNTHÈSE GÉNÉRALE

1. APPORTS DE L'ÉTUDE À LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES JUVÉNILES DE MERLU DANS LE GOLFE DU LION

1.1. Influence des ressources alimentaires sur la qualité des nourriceries des juvéniles de merlu

L'étude de l'écologie trophique des juvéniles de merlu (5 à 24 cm) a permis de déterminer les ressources alimentaires exploitées par cette espèce lors d'une période essentielle du cycle biologique : les premiers mois de vie après l'installation des juvéniles sur le fond dans le cas des individus < 15 cm, et plus généralement la première année de vie pour ceux de 15 à 24 cm (Bradford et Cabana 1997). Le principal questionnement a tourné autour de la variabilité de la composition de leur alimentation en fonction de plusieurs facteurs tels que la taille des individus, la localisation spatiale, l'année et la saison. L'analyse détaillée de l'ensemble de ces facteurs a conduit à l'identification de différents habitats trophiques des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion au printemps, c'est-à-dire lors de la période où leur abondance est maximale (Recasens *et al.* 1998). Les changements ontogéniques de l'alimentation des juvéniles de merlu associés à la variabilité de la disponibilité des divers types de proies avec la profondeur expliquent l'importance de la profondeur sur la répartition spatiale des différents stades de juvéniles de la population de merlu.

L'habitat principal des juvéniles < 15 cm est la zone du large dans laquelle ils se nourrissent essentiellement de crustacés de petite taille (crustacés suprabenthiques et crevettes). Les individus de 10 à 14 cm utilisent secondairement les habitats côtiers où leur alimentation est caractérisée par une prépondérance de poissons (*Sardina pilchardus* < 8 cm majoritairement). Les juvéniles de plus grande taille (15 à 24 cm), qui se nourrissent de poissons (*S. pilchardus* et *Engraulis encrasicolus*), ont une répartition relativement homogène sur l'ensemble du plateau continental.

Au-delà de ce schéma général, une dynamique inter-annuelle des ressources alimentaires exploitées par les juvéniles de merlu <15 cm a été mise en évidence, en particulier dans les habitats du large (i.e. variation du type de crustacés consommés) (chapitre III). L'étude de la condition et de la densité des merlus a également révélé une forte influence de l'année sur ces

paramètres dans ces zones de nurserie des juvéniles < 15 cm (chapitre II). L'analyse simultanée de l'alimentation, de la condition et de la densité des juvéniles de merlu montre des relations étroites entre leur niveau de condition et/ou leur densité et certaines catégories de proies (fig. V.1). Une alimentation constituée de crustacés suprabenthiques (i.e. amphipodes, euphausiacés et mysidacés) est, en effet, associée à une condition et une densité élevées des juvéniles < 15 cm (printemps 2002 : individus < 15 cm au large ; printemps 2004 : individus < 10 cm à la côte). Dans les secteurs côtiers, l'alimentation des juvéniles de 10 à 14 cm basée sur les poissons pélagiques (*S. pilchardus*) est corrélée à une condition élevée pour les trois printemps étudiés. Enfin, la mauvaise condition et la faible densité, qui caractérisent les juvéniles de merlu < 15 cm dans la zone du large au printemps 2003, sont associées à une alimentation constituée majoritairement de crevettes (*Philocheras* spp, *Processa* spp).

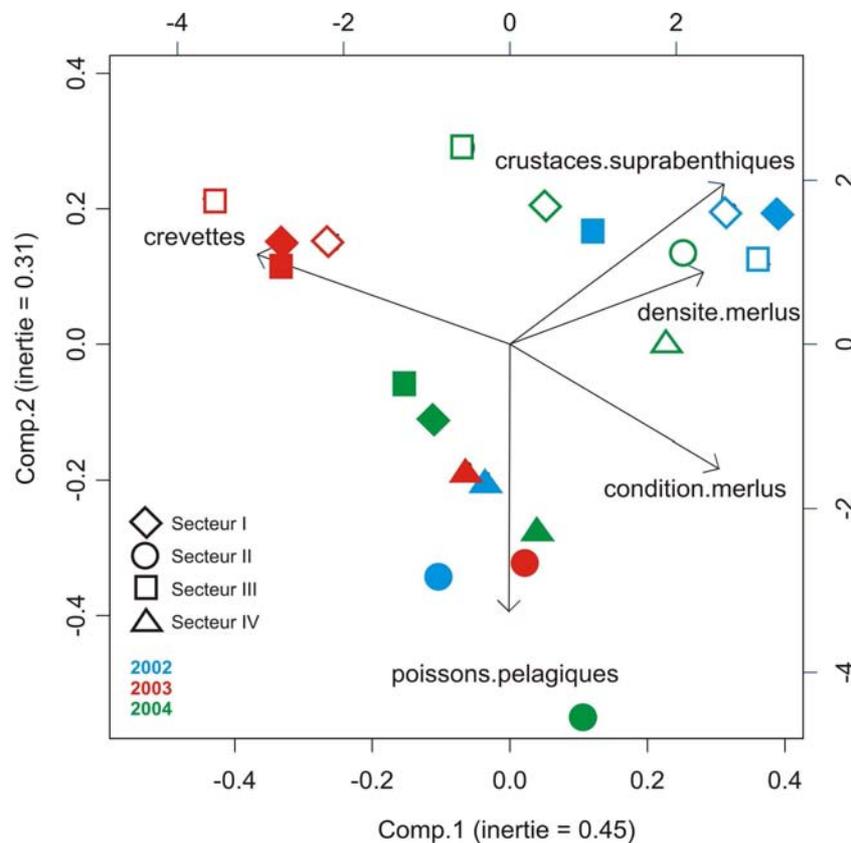


Figure V.1. Analyse en composantes principales réalisée sur l'alimentation, la condition et la densité des juvéniles de merlu < 15 cm au printemps (variables : densité des merlus, facteur de condition relative des merlus, pourcentages en masse des crustacés suprabenthiques (amphipodes, euphausiacés et mysidacés), des crevettes et des poissons pélagiques dans les estomacs des merlus ; classe de taille des merlus : 5-9 cm (symboles vides) et 10-14 cm (symboles pleins) ; secteurs : I (losange) = large Rhône, II (rond) = côte Rhône, III (carré) = large Agde et IV (triangle) = côte Agde ; année : printemps 2002 (bleu), 2003 (rouge) et 2004 (vert)).

Au vu de ces résultats, nous avons formulé l'hypothèse du rôle de l'alimentation sur la qualité des habitats des juvéniles de merlu < 15 cm (estimée avec la condition et la densité des individus). La condition d'un poisson reflète ses réserves énergétiques et son état physiologique (Lambert et Dutil 1997), et résulte donc de l'intégration des différentes caractéristiques de l'environnement dans lequel vit l'organisme (nourriture, compétition, prédation, facteurs physico-chimiques, infections parasitaires, pollution). Mais parmi les divers facteurs mis en jeu, la disponibilité de la nourriture que reflète leur alimentation, est le facteur qui influence principalement la condition des poissons (Flinkman *et al.* 1998, Green et McCormick 1999, Cardinale *et al.* 2002, Möllmann *et al.* 2003, Berumen *et al.* 2005). La majorité des travaux réalisés mettent en avant l'aspect quantitatif de la nourriture soit en reliant directement la condition des poissons à la disponibilité des proies, soit par le biais de facteurs qui agissent indirectement sur la disponibilité de la nourriture tels que la compétition (Schmitt et Holbrook 1996, Cardinale et Arrhenius 2000, Casini *et al.* 2006) et les facteurs physico-chimiques (Bergeron 2000, Copp 2003, Rönkkönen *et al.* 2004).

En l'absence de données sur les biomasses dans le milieu naturel des différents types de proies des juvéniles de merlu (crustacés notamment), une estimation de l'effet quantitatif de la nourriture sur la condition des merlus a été réalisée à partir de la masse de leur bol alimentaire. Ce paramètre n'est pas un indicateur exact de la ration alimentaire puisque subsistent des biais liés au nombre journalier de prises alimentaires et à la masse réelle ingérée, mais il apporte une information sur l'intensité d'alimentation du consommateur. Les régressions linéaires testées entre le facteur de condition relative des juvéniles de merlu et la masse de leur bol alimentaire ne montrent pas de relation entre ces deux variables (merlus de 5 à 9 cm : $R^2 = 0,15$, $F = 0,349$, $p = 0,615$; merlus de 10 à 14 cm : $R^2 = 0,45$, $F = 3,339$, $p = 0,142$). Autrement dit, les variations de la condition ne semblent pas dépendre d'un différentiel de biomasse ingérée que pourrait induire la consommation de catégories de proies distinctes (crustacés suprabenthiques, crevettes ou poissons pélagiques).

Le rôle fondamental des ressources alimentaires sur le métabolisme et les différentes fonctions biologiques d'un organisme, en particulier la croissance, résulte non seulement de la quantité mais aussi de la qualité de la nourriture (Wootton 1990, Clifton 1995). Ainsi les travaux récents de Berumen *et al.* (2005) ont montré, chez deux poissons récifaux (*Chaetodon baronessa* et *C. lunulatus*), des variations de la condition physiologique liées à l'espèce de corail constituant leur alimentation. La qualité de la nourriture (i.e. des proies) est caractérisée par la valeur énergétique et/ou le contenu en nutriments (Wootton 1990). Afin de tester l'influence de la qualité des ressources alimentaires sur la condition des juvéniles de merlu,

les valeurs énergétiques (en kJ.g^{-1} de matière sèche) des principaux groupes de proies ont été mesurées (fig. V.2). Les trois espèces de poissons analysées (*E. encrasicolus*, *S. pilchardus* et *T. minutus*) présentent des valeurs énergétiques plus élevées (22 à 23 kJ.g^{-1}) que les crustacés (15 à 20 kJ.g^{-1}). De fortes différences apparaissent entre crustacés : les valeurs énergétiques des euphausiacés et des mysidacés sont très largement supérieures (18,4 et 20,3 kJ.g^{-1} respectivement) à celles des amphipodes et des crevettes (15,6 et 15,9 kJ.g^{-1} respectivement). Par conséquent, d'un point de vue nutritionnel et apport énergétique, les euphausiacés et les mysidacés sont des proies plus avantageuses que les crevettes et les amphipodes. L'interprétation de la condition des juvéniles de merlu à partir de la valeur énergétique de leurs proies est pertinente dans la majorité des cas (i.e. euphausiacés, mysidacés et *S. pilchardus* : valeur énergétique élevée associée à une condition élevée des merlus ; crevettes : faible valeur énergétique associée à une faible condition des merlus). Le seul résultat contradictoire concerne les juvéniles < 10 cm localisés dans la zone côtière au printemps 2004. Ils se nourrissent principalement d'amphipodes dont la valeur énergétique est relativement faible, et montrent cependant une condition élevée.

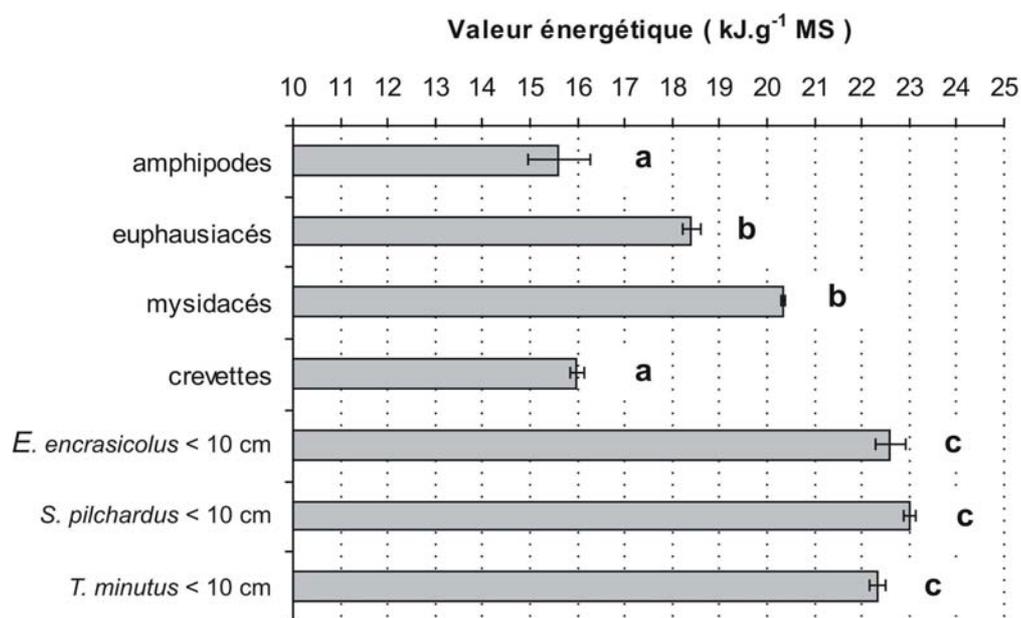


Figure V.2. Valeurs énergétiques (moyenne \pm erreur-standard, en kJ.g^{-1} de matière sèche) des principaux groupes de proies des juvéniles de merlu (échantillons récoltés au printemps 2004 lors des campagnes Mermed1 et Resomer1 ; les lettres a, b et c correspondent aux comparaisons *post hoc* (seuil maximal de $\alpha = 0,05$) réalisées avec un test modifié de Kruskal-Wallis ; analyses effectuées par F. Roupsard et X. Bodiguel dans le cadre du programme Merlumed).

La prise en compte de l'écologie et du comportement des proies apporte des éléments d'explication qui renforcent les interactions entre condition et qualité de l'alimentation des juvéniles de merlu. Chez les euphausiacés et les mysidacés, des phénomènes d'agrégation se produisent en période de reproduction qui a lieu au printemps (Mauchline 1980). Ils conduisent à la formation de véritables « essaims » d'individus qui fournissent une source de nourriture abondante (Yamamura *et al.* 1998, Tanasichuk 1999, 2002), dont la capture nécessite probablement une très faible dépense énergétique pour le prédateur. En revanche, les crevettes sont des organismes de plus grande taille qui ne forment pas de structures d'agrégation, et ont une capacité natatoire supérieure à celle des crustacés suprabenthiques (J.C. Sorbes communication personnelle). Il est donc probable que l'alimentation des juvéniles de merlu basée sur les crevettes induise une dépense énergétique pour leur capture plus élevée que celle nécessaire à celle des crustacés suprabenthiques. D'après la théorie de l'« optimal foraging », un prédateur augmente sa « fitness » lorsqu'il optimise le compromis entre coûts (recherche et capturabilité de la proie) et bénéfices (valeur nutritionnelle de la proie) énergétiques (Stephens et Krebs 1986). Au large, dans la principale zone de nourricerie, les crustacés suprabenthiques (euphausiacés et mysidacés) sont donc des proies plus favorables aux juvéniles de merlu < 15 cm que les crevettes, puisqu'ils sont à la fois plus facilement capturables et de meilleure qualité nutritionnelle.

La condition reflète les réserves énergétiques et l'état physiologique des poissons, et par conséquent influence leur croissance et leur survie (Lambert et Dutil 1997). Ainsi, un faible niveau de la condition peut conduire à une augmentation de la mortalité naturelle (Krivobok et Tokareva 1972, Love 1974, Adams 1999, Shulman et Love 1999). L'épuisement des réserves énergétiques de l'organisme affaiblit, en effet, les poissons et les rend plus vulnérables à la prédation et à divers stress environnementaux, en particulier chez les petits individus (Lloret et Planes 2003). La croissance d'un organisme qui présente un mauvais état physiologique est fortement réduite, or chez les jeunes stades le risque de prédation est taille-dépendante (Werner et Gillian 1984, Houde 1987). Un ralentissement ou un arrêt de la croissance accentue donc la mortalité par prédation des juvéniles de poissons. Le taux de mortalité des poissons au cours de la période de post-installation peut être élevé dans un habitat très défavorable, par exemple lorsque les ressources alimentaires sont limitées et /ou le taux de prédation élevé (Levin 1998). Les crevettes, qui sont des proies moins adéquates que les euphausiacés et les mysidacés, pourraient induire une alimentation suboptimale dont les conséquences sur la survie, la croissance et la reproduction sont importantes (Wootton 1990).

D'après Hüseyin *et al.* (1997), un stress alimentaire prolongé peut engendrer une mortalité élevée chez les stades juvéniles.

La densité des juvéniles de poissons estimée dans les zones de nourricerie est la résultante d'un ensemble de mécanismes complexes qui se déroulent à différentes périodes du cycle de vie : phase de reproduction (quantité et qualité des œufs produits), de pré-installation (croissance et survie des larves), d'installation (recrutement des juvéniles) et de post-installation (croissance et survie des juvéniles lors des premiers mois de vie sur le fond). La variabilité inter-annuelle de la densité des juvéniles de merlu mise en évidence n'est probablement pas à attribuer entièrement aux mécanismes de post-installation. Cependant, les résultats obtenus suggèrent une contribution importante de l'alimentation lors de la période de post-installation sur l'abondance des juvéniles de merlu : les crustacés suprabenthiques semblent être des proies favorables à la croissance et à la survie des juvéniles de merlu dans les principales zones de nourricerie du plateau continental du golfe du Lion qui se situent au large. L'ensemble de ces résultats (1) valide donc l'hypothèse de Maynou *et al.* (2003), selon laquelle la survie des juvéniles de merlu dans les nourriceries est augmentée avec la disponibilité d'une alimentation adéquate, et (2) met en avant le rôle clé de l'alimentation sur la qualité des zones de nourricerie des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion.

La présente étude révèle également l'importance de la zone côtière chez les juvéniles de merlu de 10 à 14 cm. Il s'agit d'un habitat secondaire des individus de ce groupe de taille en terme de densité (≈ 1000 individus.km⁻², contre ≈ 2000 individus.km⁻² au large). Mais la condition élevée de ces juvéniles pour les trois printemps étudiés atteste d'un environnement de qualité élevée qui résulte probablement d'une alimentation constituée de poissons pélagiques, principalement de *S. pilchardus*. Cette espèce présente, en effet, une forte valeur énergétique (fig. V.2) du fait de teneurs élevées en lipides (Van Pelt *et al.* 1997). D'après Pinnegar *et al.* (2003), les espèces de petits pélagiques (comme *S. pilchardus*) sont des proies particulièrement favorables aux prédateurs.

L'alimentation des juvéniles de merlu de 15 à 24 cm repose ainsi en grande majorité sur deux espèces de petits pélagiques, *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, et ceci quelle que soit la période étudiée et leur localisation spatiale sur le plateau continental du golfe du Lion. Ces deux espèces sont également les ressources alimentaires essentielles aux merlus adultes de la zone dont l'écologie trophique a été étudiée dans le cadre du projet Merlumed (C. Mellon-Duval communication personnelle).

1.2. Répartition spatiale et déplacements des juvéniles de merlu sur le plateau continental du golfe du Lion

L'étude de la densité des juvéniles de merlu (Chapitre II) a montré une distribution en taille des individus < 15 cm fortement dépendante de la profondeur. Les variations ontogéniques et spatiales de l'alimentation identifiées (Chapitre III) permettent de comprendre la répartition générale des juvéniles de merlu au printemps sur le plateau continental du golfe du Lion.

Les individus < 15 cm sont concentrés en grande majorité au large où ils se nourrissent de petits crustacés (euphausiacés, mysidacés et crevettes), abondants dans ces secteurs. Les petits crustacés sont des proies adaptées en terme de taille et de mobilité, et particulièrement favorables dans le cas des euphausiacés et mysidacés. Cependant, les merlus de 10 à 14 cm occupent aussi, mais dans une moindre mesure, la zone côtière où leur alimentation est constituée de *S. pilchardus* < 8 cm particulièrement abondantes dans cette zone à cette saison. Les juvéniles < 10 cm, incapables de capturer des poissons pour des raisons de taille et de mobilité, sont peu présents dans les habitats côtiers du fait probablement d'une faible disponibilité des proies crustacés. Cependant, le printemps 2004 fait exception parmi les trois printemps étudiés, avec des densités relativement importantes de l'ordre de 1200 individus.km⁻² de petits merlus dans la zone côtière. Ce résultat peut s'expliquer par le fort recrutement de 2002 qui a probablement engendré des géniteurs dont les juvéniles 2004 sont issus.

La capacité des juvéniles de 10 à 14 cm à exploiter plusieurs types de proies met en avant le rôle clé de ce groupe de taille dans le cycle de vie du merlu. Cette flexibilité alimentaire permet, en effet, à ces individus de vivre aussi bien dans les habitats côtiers que dans ceux du large, et de s'adapter aux changements temporels de productivité des ressources de leur environnement. Par ailleurs, la répartition spatiale des juvéniles de 10 à 14 cm soulève la question de leur dynamique spatiale. Les individus de ce groupe de taille localisés dans la zone côtière au printemps proviennent-ils d'un recrutement hivernal au large suivi d'une phase de dispersion sur le plateau continental ou sont-ils issus d'un recrutement hivernal à la côte ?

Les résultats du facteur de condition relative et de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote du muscle des merlus < 15 cm apportent des éléments de réponse. Ces deux variables fournissent une information intégrée dans le temps puisque le facteur de condition renseigne sur l'histoire de vie récente (de l'ordre d'un à deux mois) de l'organisme (Lambert et Dutil 1997), et la signature isotopique du muscle reflète l'alimentation assimilée

par l'organisme sur une période estimée, dans cette étude, à environ un mois et demi. De même que l'analyse des contenus stomacaux des juvéniles de merlu < 15 cm a mis en évidence différents habitats trophiques sur le plateau continental structurés principalement avec la profondeur, le facteur de condition relative et la composition en isotopes stables des merlus < 15 cm, tous deux reliés à l'alimentation, retracent l'influence de la profondeur. Ces résultats suggèrent, par conséquent, que les déplacements des juvéniles de merlu < 15 cm sont très limités sur le plateau continental à l'échelle d'un à deux mois. Autrement dit, à cette taille les merlus semblent être inféodés aux différents habitats qu'ils occupent, avec en particulier une faible connectivité entre les habitats localisés à la côte et ceux situés au large.

Les résultats obtenus privilégient donc l'hypothèse d'un recrutement des juvéniles de merlu à la côte au cours de l'hiver précédent pour expliquer la présence des individus de 10 à 14 cm dans la zone côtière au printemps. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que la densité relativement élevée de juvéniles < 10 cm observée à la côte au printemps 2004 démontre qu'un recrutement peut également se produire à ce niveau sur le plateau continental du golfe du Lion.

1.3. Apports du Rhône et dynamique de population des juvéniles de merlu

La mise en oeuvre de l'outil isotopique a permis d'identifier le phytoplancton marin comme source majoritaire de matière organique sur laquelle repose les réseaux trophiques qui aboutissent aux juvéniles de merlu dans le golfe du Lion (Chapitre IV). Etant donné le rôle prépondérant des nitrates transportés par les eaux du Rhône sur la production primaire phytoplanctonique du golfe du Lion (70% de la production primaire nouvelle de la zone, Conan *et al.* 1998), il y a probablement un effet indirect de ces apports dissous sur la dynamique de population des merlus.

L'interaction potentielle apports rhodaniens-merlu a été explorée de façon préliminaire à partir de diverses corrélations testées entre la densité des juvéniles de merlu (individus.km⁻²) estimée au printemps à partir des campagnes scientifiques Medits, et les débits du Rhône (données de la Compagnie Nationale du Rhône) sur une série de 10 années (1995 à 2005). Ces multiples analyses ont été effectuées en jouant sur la taille des juvéniles de merlu (abondance toutes tailles confondues ou par groupe de taille), la profondeur (abondance globale dans le golfe du Lion ou par tranche de profondeur) et le débit du Rhône (moyenne annuelle ou en intégrant seulement les 2 à 4 mois précédents la période d'échantillonnage). Aucune relation

n'a été mise en évidence entre l'abondance des juvéniles de merlu et le débit du Rhône avec les analyses préliminaires réalisées.

Cependant, plusieurs résultats obtenus dans le chapitre II suggèrent une influence des apports du Rhône sur la biologie des juvéniles de merlu. Ainsi, les densités estimées des merlus de 5-9 et 10-14 cm sont, au large dans leur habitat principal, plus élevées dans la zone du Rhône. De plus, les individus de 15-19 cm sont particulièrement abondants dans le secteur côtier de la zone du Rhône. Par ailleurs, les merlus de 15 à 24 cm ont, au cours des trois années étudiées, une meilleure condition (indice hépato-somatique et facteur de condition relative) dans la zone du Rhône par rapport à celle plus éloignée de l'embouchure du fleuve. Dans le golfe du Lion, la partie du plateau continental à proximité de l'embouchure du Rhône bénéficie très probablement d'une forte production primaire phytoplanctonique, laquelle pourrait induire une production accrue des proies essentielles aux juvéniles de merlu, telles que les mysidacés pour les individus < 15 cm et *S. pilchardus* pour ceux de 15-19 cm. L'apport de nutriments par les fleuves est un facteur environnemental crucial sur les plateaux continentaux (Daskalov 1999), car il accroît la production biologique du fait de concentrations élevées en nourriture (Largier 1993, Morris *et al.* 1995). Les travaux de Lloret *et al.* (2001) ont ainsi mis en évidence que le débit élevé des fleuves est une condition favorable pour la production des populations de poissons et d'invertébrés dans le Nord-Ouest de la Méditerranée. Ces auteurs ont, par exemple, montré une relation entre les débarquements de *S. pilchardus* et le débit du Rhône. Concernant les crustacés suprabenthiques, l'étude récente de Cartes *et al.* (2007) dans le delta de l'Ebre n'a pas permis de démontrer une telle relation. Cependant, ces auteurs indiquent que l'accroissement de la production primaire joue probablement un rôle important sur le suprabenthos dans les zones sous influence des apports des fleuves. L'influence favorable de ces apports terrestres sur les processus biologiques en milieu marin, comme le recrutement, la croissance et la survie des organismes, se répercute au final sur le niveau de production des pêcheries (Grimes 2001).

2. APPORTS DE L'ÉTUDE À L'OUTIL ISOTOPES STABLES : VARIABILITÉ DU FRACTIONNEMENT ISOTOPIQUE EN AZOTE ET DÉTERMINATION DU NIVEAU TROPHIQUE DES ORGANISMES

L'étude de la composition en isotopes stables de l'azote du muscle des juvéniles de merlu a révélé une variabilité saisonnière importante liée à une différence de fractionnement isotopique, et non à un changement de niveau trophique (Chapitre IV). L'hypothèse avancée pour expliquer cette variation du fractionnement est un différentiel du taux de croissance des juvéniles de merlu entre le printemps et l'automne. Ces résultats mettent en avant la nécessité de prendre en compte le facteur saison lors de l'étude de la dynamique trophique des espèces. Au sein des écosystèmes, il y a en effet une dynamique biologique saisonnière très forte qui peut induire, pour un consommateur, des changements (1) du type de proie consommée, résultant ou non en une variation de la signature isotopique, (2) de la signature isotopique d'une même espèce de proie, mais aussi (3) de son métabolisme et de sa physiologie (e.g. taux de croissance somatique, allocation d'énergie à la reproduction) avec des conséquences sur l'amplitude du fractionnement trophique.

D'après Barnes *et al.* (2007), il est improbable qu'un fractionnement trophique unique, tel qu'il est classiquement admis dans les études du milieu naturel (3,4‰ pour l'azote), soit approprié pour toutes les populations dans tous les environnements. Et ces auteurs soulignent que la transposition aux systèmes naturels du fractionnement déterminé en milieu expérimental peut induire des erreurs dans l'estimation du niveau trophique des organismes. Deux voies principales existent pour améliorer la robustesse des conclusions tirées à partir du fractionnement trophique. La première est d'incorporer une estimation de la variabilité dans les calculs. La seconde est de choisir des valeurs du fractionnement plus appropriées pour les organismes étudiés (Vanderklift et Ponsard 2003). Dans la présente étude, le fractionnement trophique ainsi calculé chez les juvéniles de merlu en prenant en compte la saison, qui est de 1,1‰ au printemps et de 1,9‰ à l'automne, fournit probablement une meilleure estimation de leur niveau trophique. Avec cette nouvelle méthode, le niveau trophique varie de 3,7 pour les individus de 5 à 9 cm à 4,1 pour ceux de 20 à 24 cm toutes saisons confondues, au lieu de 3,0 à 3,4 au printemps et 3,3 à 3,7 à l'automne.

Le travail réalisé souligne donc l'intérêt d'estimer le fractionnement trophique des organismes en milieu naturel, pour différentes espèces ou groupes d'espèces, et en considérant le statut physiologique (effet saisonnier) de celles-ci, afin d'améliorer la connaissance de la structure des réseaux trophiques analysés avec l'outil isotopes stables.

3. PERSPECTIVES DE L'ÉTUDE

Dynamique de population des proies des juvéniles de merlu

La présente étude a permis d'identifier les proies essentielles aux juvéniles de merlu dans les principales zones de nourricerie sur le plateau continental du golfe du Lion qui sont représentées par les euphausiacés, les mysidacés et les sardines. L'analyse de la dynamique de ces organismes permettrait de déterminer les facteurs environnementaux qui influencent leur abondance, et par conséquent apporterait des éléments de connaissance supplémentaires sur les fluctuations d'abondance de la population de merlu dans le golfe du Lion. Etant donné que les réseaux trophiques des juvéniles de merlu reposent majoritairement sur le phytoplancton, une attention particulière devrait être portée au rôle des apports dissous du Rhône sur la production des principales proies et les répercussions sur la biologie des juvéniles de merlu.

Vers une quantification des flux trophiques

L'analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote a conduit à l'identification des voies de transfert de la matière organique depuis la production primaire (phytoplancton) jusqu'au niveau trophique des juvéniles de merlu, mais l'information obtenue avec cette méthode est qualitative. La quantification des flux de matière dans ces réseaux trophiques permettrait d'appréhender de façon quantitative la dynamique du fonctionnement de ces communautés biologiques, et en particulier d'étudier les fortes interactions mises en évidence entre les populations de petits pélagiques (sardine, anchois) et celle de merlu, en tenant compte des effets de la pêche. Ce travail passe par la modélisation de la structure des réseaux trophiques considérés et pourrait être réalisé en utilisant les modèles existant tels ECOPATH (Christensen et Pauly 1992).

Zones de recrutement des juvéniles de merlu

Dans le golfe du Lion, les fonds situés au large sur le plateau continental (entre 80 et 150 m) correspondent aux principales zones de recrutement et de nourricerie des juvéniles de merlu. Certains résultats du présent travail ont mis en avant le rôle potentiel des secteurs côtiers comme zone de recrutement des juvéniles en hiver et au printemps. Une future voie de recherche visant à une meilleure compréhension de la dynamique de population du merlu dans

le golfe du Lion pourrait explorer et préciser l'importance de la zone côtière pour le recrutement des juvéniles de merlu, et donc au final pour la productivité de cette espèce. Ce travail permettrait ainsi d'élucider l'histoire de vie (i.e. recrutement à la côte ou dispersion depuis le large) des merlus de 10 à 14 cm présents, de façon récurrente, en forte densité et en bonne condition dans les habitats côtiers au printemps. La qualité élevée de ces habitats côtiers entraîne probablement une contribution élevée de ces individus à la productivité du merlu dans le golfe du Lion.

Ecologie trophique et mécanismes de contamination des juvéniles de merlu

Les résultats de l'étude couplée des proies (contenus stomacaux) et de la structure des réseaux trophiques (isotopes stables) apportent une base solide à l'analyse de la dynamique des contaminants chez le merlu menée dans le cadre du projet Merlumed (programme PIM-MEDICIS). La connaissance de l'alimentation permet ainsi (1) de déterminer les voies de contaminations des merlus pour certaines familles de contaminants (PCB, mercure, radionucléides, PBDE), et (2) de comprendre les variations du niveau de contamination des juvéniles de merlu qui résultent de changements du type de proies consommées avec la taille et la localisation spatiale des individus, mais aussi l'année et la saison. Enfin, la connaissance du positionnement trophique des différentes espèces constituant ce réseau permet l'étude des processus de bioamplification des contaminants le long de ce réseau trophique et d'appréhender les voies de transfert vers les consommateurs supérieurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abella A., Belluscio A., Bertrand J., Carbonara P. L., Giordano D., Sbrana M., Zamboni A., 1999. Use of MEDITS trawls survey data and commercial fleet information for the assessment of some Mediterranean demersal resources. *Aquat. Living Resour.*, 12 : 155-166.
- Abella A., Caddy J. F., Serena F., 1997. Declining natural mortality with age and fisheries on juveniles: a Mediterranean demersal fishery yield paradigm illustrated for *Merluccius merluccius*. *Aquat. Living Resour.*, 10 : 257-269.
- Abella A., Serena F., Ria M., 2005. Distributional response to variations in abundance over spatial and temporal scales for juveniles of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Western Mediterranean Sea. *Fish. Res.*, 71 : 295-310.
- Abelló P., Valladares F. J., Castellón A., 1988. Analysis of the structure of decapod crustacean assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Mar. Biol.*, 98 : 39-49.
- Acuña Plavan A., Sellanes J., Rodríguez L., Burone L., 2007. Feeding ecology of *Urophycis brasiliensis* on the Uruguayan coast of the Río de la Plata estuary. *J. Appl. Ichthyol.*, 23 : 231-239.
- Adams S. M., 1999. Ecological role of lipids in the health and success of fish populations. In : Arts M. T., Wainman B. C. (eds) Lipids in freshwater ecosystems. Springer-Verlag, New York, p 318.
- Adams T. S., Sterner R. W., 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ¹⁵N enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, 45 (3) : 601-607.
- Aldebert Y., 1981. Contribution à la biologie du merlu du Golfe du Lion : premières données sur la croissance. *Rapp. Comm. Int. Mer médit.*, 27 (5) : 47-48
- Aldebert Y., Carriès C., 1988. Problèmes d'exploitation du merlu du golfe du Lion. *Fuengirola, C.G.P.M., 5ème Consultation technique sur l'évaluation des stocks Baléares et Golfe du Lion* : 87-91.
- Aldebert Y., Carriès C., 1989. L'exploitation du merlu dans le golfe du Lion. *Bull. Soc. Zool. France*, 114 : 15-20.
- Aldebert Y., Morales-Nin B., 1992. La croissance des juvéniles de merlu dans le golfe du Lion : nouvelles méthodes d'approche. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 33 : 281.
- Aldebert Y., Recasens L., 1994. Méthodes d'évaluation du stock de merlu du Golfe du Lion. *7ème Consultation Technique du CGPM pour l'évaluation des stocks dans les divisions Baléares et Golfe du Lion, Sète (France)*.

- Aldebert Y., Recasens L., Lleonart J., 1993. Analysis of gear interactions in a hake fishery : the case of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Sci. Mar.*, 57 (2-3) : 207-217.
- Aloisi J. C., Cambon J. P., Carbonne J., Cauwet G., Millot C., Monaco A., Pauc H., 1982. Origine et rôle du néphéloïde profond dans le transfert de particules au milieu marin. Application au Golfe du Lion. *Oceanol. Acta*, 5 (4) : 481-491.
- Aloisi J. C., Got H., Monaco A., 1973. Carte géologique du précontinent languedocien au 1/250000^{ième}. *Int. Inst. Aerial Survey Earth Sci.* (I. T. C.), Netherlands.
- Aloisi J. C., Millot C., Monaco A., Pauc H., 1979. Dynamique des suspensions et mécanismes sédimentologiques sur le plateau continental du Golfe du Lion. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 289 : 879-882.
- Alvarez P., Fives J., Motos L., Santos M., 2004. Distribution and abundance of European hake *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in the North East Atlantic waters in 1995 and 1998 in relation to hydrographic conditions. *J. Plank. Res.*, 27 (7) : 811-826.
- Alvarez P., Motos L., Uriarte A., Joseba E., 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.*, 50 : 111-128.
- Atkinson D., 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms ? *Adv. Ecol. Res.*, 25 : 1-58.
- Barnes C., Sweeting C. J., Jennings S., Barry J. T., Polunin N. V. C., 2007. Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Functional Ecology*, 21 (2) : 356-362.
- Belcari P., De Ranieri S., Reale B., Sartor P., Sbrana M., Viva C., 2001. Spatial distribution and seasonal concentration of European hake's juveniles, *Merluccius merluccius*, (L. 1758), in the North Tyrrhenian Sea. *Rapport Commission Internationale pour l'Exploration de la Mer Méditerranée*, 36 : 238.
- Benaka L. R., 1999. Summary of panel discussions and steps toward an agenda for habitat policy and science. In : Benaka L. R. (ed) Proc. Sea Grant Symp. Fish Habitat : Essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Bethesda, MD, p 455-459.
- Bergeron J. P., 2000. Effect of strong winds on the nutritional condition of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) larvae in the Bay of Biscay, Northeast Atlantic, as inferred from an early field application of the DNA/C index. *ICES J. Mar. Sci.*, 57 : 249-255.
- Berumen M. L., Pratchett M. S., McCormick M. I., 2005. Within-reef differences in diet and body condition of coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 287 : 217-227.

- Beyer J. E., 1989. Recruitment stability and survival-simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana*, 7 : 45-147.
- Beyerle G. B., Williams J. E., 1968. Some observations of food selectivity by Northern Pike in aquaria. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 97 : 28-31.
- Black D., Love R. M., 1986. The sequential mobilisation and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol. B*, 156 : 469-479.
- Blackwell B. G., Brown M. L., Willis D. W., 2000. Relative weight (Wr) status and current use in fisheries assessment and management. *Rev. Fish. Sci.*, 8 (1) : 1-44.
- Bode A., Álvarez-Ossorio M. T., Carrera P., Lorenzo J., 2004. Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci. Mar.*, 68 (1) : 165-178.
- Bodiguel X., Loizeau V., Mellon-Duval C., Le Guellec A. M., Philippon X., Ferraton F., soumis à Marine Pollution Bulletin. Influence of biological and physiological parameters on organ chlorine contaminants (PCB and p,p'-DDE) concentrations in demersal fish : example of the European hake (*Merluccius merluccius*, L.) from the Gulf of Lions (N.W. Mediterranean).
- Bodin N., Le Loc'h F., Hily C., 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 341 : 168-175.
- Bolger T., Connolly P. L., 1989. The selection of suitable indices for measurement and analysis of fish condition. *J. Fish. Biol.*, 34 : 171-182.
- Bosley K. L., Witting D. A., Christopher R., Wainright S. C., 2002. Estimating turnover rates of carbon and nitrogen in recently metamorphosed winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* with stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236 : 233-240.
- Bouloubassi I., Lipiatou E., Saliot A., Tolosa I., Bayona J. M., Albaiges J., 1997. Carbon sources and cycle in the western Mediterranean - the use of molecular markers to determine the origin of organic matter. *Deep-sea Res. II*, 44 (3-4) : 781-799.
- Bowen S. H., 1983. Quantitative description of the diet. In : Nielsen L.A., Johnson D. L. (eds) Fisheries Technics. American Fisheries Soc., Maryland.
- Bozzano A., Catalán I. A., 2002. Ontogenetic changes in the retinal topography of the European hake, *Merluccius merluccius* : implications for feeding and depth distribution. *Mar. Biol.*, 141 : 549-559.

- Bozzano A., Recasens L., Sartor P., 1997. Diet of the european hake *Merluccius merluccius* (Pisces : Merluciidae) in the Western Mediterranean (Gulf of Lions). *Sci. Mar.* 61 (1) : 1-8.
- Bozzano A., Sardà F., Ríos J., 2005. Vertical distribution and feeding patterns of the juvenile European hake, *Merluccius merluccius* in the NW Mediterranean. *Fish. Res.*, 73 : 29-36.
- Bradford M. J., Cabana G., 1997. Interannual variability in stage-specific survival rates and the causes of recruitment variation. In : Chambers R. C. and Trippel E. A. (eds) Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman & Hall, London.
- Brander K., Hurley P. C. F., 1992. Distribution of early-stage Atlantic cod (*Gadus morhua*), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), and witch flounder (*Glyptocephalus cynoglossus*) eggs on the Scotian shelf : a reappraisal of evidence on the coupling of cod spawning and plankton production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 238-251.
- Cabana G., Rasmussen J. B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 93 : 10844-10847.
- Caley M. J., Carr M. H., Hixon M. A., Hugues T. P., Jones G. P., Menge B. A., 1996. Recruitment and local dynamics of open marine populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 27 : 477-500.
- Campana S. E., 1996. Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 135 : 21-26.
- Cardinale M., Arrhenius F., 2000. The relationship between stock and recruitment : are the assumptions valid ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 196 : 305-309.
- Cardinale M., Casini M., Arrhenius F., 2002. The influence of biotic and abiotic factors on growth of sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. *Aquat. Liv. Resour.*, 25 : 273-281.
- Cartes J. E., Company J. B., Maynou F., 1994. Deep-water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean : influence of submarine canyons and season. *Mar. Biol.*, 120 : 221-229.
- Cartes J. E., Papiol V., Palanques A., Guillén J., Demestre M., sous presse. Dynamics of suprabenthos off the Ebro Delta (Catalan Sea : western Mediterranean) : Spatial and temporal patterns and relationships with environmental factors. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*
- Cartes J. E., Rey J., Lloris D., Gil de Sola L., 2004. Influence of environmental variables on the feeding and diet of European hake (*Merluccius merluccius*) on the Mediterranean coasts. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 84 : 831-835.

- Casey J., Pereiro J. A., 1995. European hake (*M. merluccius*) in the North-east Atlantic. In : Alheit J., Pitcher T. (eds) Hake : Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, p 125-147.
- Casini M., Cardinale M., Hjelm J., 2006. Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea : what gives the tune ? *Oikos*, 112 : 638-650.
- Cherel Y., Hobson K. A., 2005. Stable isotopes, beaks and predators : a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 272 : 1601-1607.
- Cherel Y., Hobson K. A., 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators : a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 329 : 281-287.
- Chisolm B. S., Nelson D. E., Schwarcz H. P., 1983. Marine and terrestrial protein in prehistoric diets on the British Columbia coast. *Current Anthropology*, 24 : 396-398.
- Chouinard G. A., Swain D. P., 2001. Bathymetric variation in condition and length-at-age of southern Gulf of St. Lawrence cod in September. ICES-CM 2001/V : 06, p1-14.
- Christensen V., Pauly D., 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61 : 169-185.
- Clifton K. E., 1995. Asynchronous food availability on neighboring Caribbean coral reefs determines seasonal patterns of growth and reproduction for the herbivorous parrotfish *Scarus iserti*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116 : 39-46.
- Cochran W. G., 1977. Sampling techniques, 3rd edn. In: Bradley R. A., Hunter J. S., Kendall D. G., Watson G. S. (eds) Wiley series in probability and mathematical statistics. Wiley Interscience, New York.
- Conan P., Pujot-Pay M., Raimbault P., Leveau M., 1998. Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion : II. Productivité sur le bord interne du courant. *Oceanol. Acta*, 21 : 767-782.
- Connell S., 1998. Effects of predators on growth, mortality, and abundance of a juvenile reef-fish : Evidence from manipulations of predator and prey abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 169 : 251-261.
- Coombs S. H., Mitchell C. E., 1982. The development rate of eggs and larvae of the hake, *Merlucciu merluccius* (L.), and their distribution to the west of British Isles. *J. Cons. Int. Expl. Mer*, 40 : 119-126.

- Copp G. H., 2003. Is fish condition correlated with water conductivity ? *J. Fish. Biol.*, 63 : 263-266.
- Cortés E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents : application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54 : 726-738.
- Costopoulos C. G., Fonds M., 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Neth. J. Sea Res.*, 24 : 45-55.
- Craig H., 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 12 : 133-149.
- Crisp D. T., 1963. A preliminary survey of brown trout (*Salmo trutta* L.) and bullheads (*Cottus gobio* L.) in high altitude becks. *Salm. Trout Mag.*, 167 : 45-59.
- Cushing D. H., 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. *ICES J. Mar. Sci.*, 33 : 81-92.
- Cushing D. H., 1973. The natural regulation of fish populations. In : Harden-Jones F.R. (ed) Sea fisheries research.
- Cushing D. H., 1975. Marine ecology and fisheries. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Cushing D. H., 1976. Biology of fishes in the pelagic community. In : Cushing D. H., Walsh J. J. (eds) The ecology of the seas. Blackwell, Oxford, p 1-98.
- Darnaude A. M., 2003. Apports fluviaux en zone côtière et réseaux trophiques marins benthiques : transfert de matière organique particulaire terrigène jusqu'aux poissons plats au large du Rhône. Thèse Université de la Méditerranée, Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé, 373 pp.
- Darnaude A. M., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. L., 2004. Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 275 : 47-57.
- Daskalov G., 1999. Relating fish recruitment to stock biomass and physical environment in the Black Sea using generalized additive models. *Fish. Res.*, 41 : 1-23.
- de la Higuera M., Akharbach H., Hidalgo M. C., Peragon J., Lupianez J. A., Garcia-Gallego M., 1999. Liver and white muscle protein turnover rates in the European eel (*Anguilla anguilla*) : effects of dietary protein quality. *Aquaculture*, 179 : 203-216.
- Deléens E., Morot-Gaudry J. F., Martin F., Thoreux A., Gojon A., 1997. In : J. F. Morot-Gaudry (eds) Assimilation de l'azote chez les plantes : Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Edition INRA, pp. 265-280.

- De Niro, M. J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42 : 495-506.
- De Niro M. J., Epstein S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 45 : 341-351.
- De Pontual H., Bertignac M., Battaglia A., Bavouzet G., Moguedet P., Groison A. L., 2003. A pilot tagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*) : methodology and preliminary results. *ICES J. Mar. Sci.*, 60 : 1318-1327.
- De Pontual H, Groison A.L., Piñeiro C., Bertignac M., 2006. Evidence of underestimation of European hake growth in the Bay of Biscay, and its relationship with bias in the agreed method of age estimation. *ICES J. Mar. Sci.*, 63 : 1674-1681.
- De Silva S. S., Gunasekera R. M., Austin C. M., Graeme A., 1998. Habitat related variations in fatty acids of catadromous *Galaxia maculatus*. *Aquat. Liv. Resourc.*, 11 : 379-385.
- Diaz F., 2000. Evolution saisonnière de la production primaire et des processus d'assimilation/régénération de l'azote dans le golfe du Lion. Estimation d'un bilan de carbone. Approches in situ et modélisation. Thèse Université Aix-Marseille II, 351 pp.
- Du Buit M.H., 1996. Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. *Fish. Res.*, 28 : 381-394.
- Durrieu de Madron X., Abassi A., Heussner S., Monaco A., Aloisi J. C., Radakovitch O., Giresse P., Buscail R., Kerhervé P., 2000. Particulate matter and organic carbon budgets for the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanol. Acta*, 23 (6) : 717-730.
- Durrieu de Madron X., Panouse M., 1996. Transport de matière particulaire en suspension sur le plateau continental du Golfe du Lion. Situation estivale et hivernale. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 322 : 1061-1070.
- Fagade S. O., Olaniyan C. I. O., 1972. The biology of the West African shad *Ethmalosa fimbriata* (Bowditch) in the lagos lagoon, Nigeria. *J. Fish. Biol.*, 4 : 519-533.
- Fantle M. S., Dittel A. I., Schwalm S. M., Epifanio C. E., Fogel M. L., 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*, 120 : 416-426.
- Fariña A. C., Freire J., González-Gurriarán, 1997. Megabenthic decapod crustacean assemblages on the Galician continental shelf and upper slope (north-west Spain). *Mar. Biol.*, 127 : 419-434.
- Farrugio H., Massutí E., Guijarro B., Ordinas F., Quetglas A., 2005. Stock assessment of the French-Spanish shared stock of hake (*Merluccius merluccius*) in the Gulf of Lions. GFCM-SAC WG on demersal stock assessment, Rome 26-30 september 2005 : 25 pp.

- Ferraton F., 2003. Variabilité spatiale de l'alimentation des jeunes merlus (6-20 cm) dans le golfe du Lion : influence sur leurs signatures en isotopes stables du carbone et de l'azote. Rapport de DEA, université de Marseille, 30 pp.
- Ferraton F., Harmelin-Vivien M., Mellon-Duval C., Souplet A., 2007. Spatio-temporal variation in diet may affect condition and abundance of juvenile European hake in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 337 : 197-208.
- Fichez R., Dennis P., Fontaine M. F., Jickells T. D., 1993. Isotopic and biochemical composition of particulate organic matter in a shallow water estuary (Great Ouse, North Sea, England). *Mar. Chem.*, 43 : 263-276.
- Fitzgerald J. L., Knoechel R., Mullins C. C., 1998. Observations of temporal and spatial variability in density and relative condition factor of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Harry's River Drainage System, insular Newfoundland, from 1987-1997. Canadian Stock Assessment Secretariat, Research Document 98/122, Ottawa, Ontario.
- Flinkman J., Aro E., Vuorinen I., Viitasalo M., 1998. Changes in the northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s : top-down and bottom-up processes at work. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 163 : 127-136.
- Floeter J., Temming A., 2003. Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*) : prey size vs. prey availability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60 : 140-150.
- Forrester G. E., 1990. Factors influencing the juvenile demography of a coral reef fish population. *Ecology*, 71 : 1666-1681.
- Foster A. R., Houlihan D. F., Hall S. J., 1993. Effects of nutritional regime on correlates of growth rate in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) : Comparison of morphological and biochemical measurements. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50 : 502-512.
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships : history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.*, 22 : 241-253.
- Frogia C., 1973. Osservazioni sull'alimentazione del merluzzo (*Merluccius merluccius* L.) del medio Adriatico. *Att. V. Congr. Naz. Soc. Ital. Biol. Mar.*, 327-341.
- Fry B., Arnold C., 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Panaeus aztecus*). *Oecologia*, 54 : 200-204.
- Fry B., Scherr E. B., 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contr. Mar. Sci.*, 27 : 13-47.
- Gaines S. D., Bertness M. D., 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature*, 360 : 579-580.

- Garrison L. P., Link J. S., 2000. Diets of five hake species in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 204 : 243-255.
- Gaudy R., Youssara F., Diaz F., Raimbault P., 2003. Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanol. Acta*, 26 : 357-372.
- Gaye-Siessegger J., Focken U., Muetzel S., Abel H., Becker K., 2004. Feeding level and individual metabolic rate affect $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in carp : implications for food web studies. *Oecologia*, 138 : 175-183.
- Gearing J. N., Gearing P. J., Rudnick D. T., Requejo A. G., Hutchins M. J., 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48 : 1089-1098.
- Gerking S. D., 1994. Feeding Ecology of Fish. Academic Press, San Diego, 416 pp.
- Ghashghaie J., Tcherkez G., Cornic G., Deléens E., 2001. Utilisation de la spectrométrie de masse isotopique en physiologie végétale. www.isv.cnrs-gif.fr/ebv/ghashghaie.pdf
- Gibson R. N., Ezzi I. A., 1987. Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland. *J. Fish. Biol.*, 31 : 55-69.
- Gillen A. L., Stein R. A., Carline R. F., 1981. Predation by pelletreared tiger muskellunge on minnows and bluegills in experimental systems. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 197-209.
- Goñi R., Adlerstein S., Alvarez F., Garcia M., Sánchez P., Sbrana M., Maynou F., Viva C., 2004. Recruitment indices of European hake, *Merluccius merluccius* (Linnaeus 1758), in the Northwest Mediterranean based on landings from bottom-trawl multispecies fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, 61 : 760-773.
- Greccay P. A., Targett T. E., 1996. Spatial patterns in condition and feeding of juvenile weakfish in Delaware Bay. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 125 : 803-808.
- Green B. S., McCormick M. I., 1999. Influence of larval feeding history on the body condition of *Amphiprion melanopus*. *J. Fish. Biol.*, 55 : 1273-1289.
- Guelinckx J., Maes J., Van Den Driessche P., Geysen B., Dehairs F., Ollevier F., 2007. Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus* : a laboratory diet-switch experiment. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 341 : 205-215.
- Guichet R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.*, 52 : 21-31.
- Guma'a S. A., 1978. The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis* in Windermere. *Freshwat. Biol.*, 8 : 177-187.
- Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B., 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist*, 94 : 421-425.

- Harmelin-Vivien M., Loizeau V., Mellon-Duval C., Beker B., Arlhac D., Bodiguel X., Ferraton F., Philippon X., Salen-Picard C., soumis à Continental Shelf Research. Comparison of C and N stable isotope ratios between surface particulate organic matter and phytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean).
- Harper D. G., Blake R. W., 1988. Energetics of piscivorous predator-prey interactions. *J. Theor. Biol.*, 134 : 59-76.
- Hart P. J. B., Connellan B., 1984. Cost of prey capture, growth rate and ration size in pike, *Esox lucius* L., as functions of prey weight. *J. Fish. Biol.*, 25 : 279-292.
- Hastie T., Tibshirani R. J., 1990. Generalized Additive Models. *Monographs on Statistics and Applied Probability* vol. 43, Chapman & Hall, London, 335 pp.
- Hawkins A. D., Soofiani N. M., Smith G. W., 1985. Growth and feeding of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 42 : 11-42.
- Hedges J. I., Keil R. G., Benner R., 1997. What happens to terrestrial organic matter in the ocean ? *Org. Geochem.*, 27 : 195-212.
- Helfman G. S., 1978. Patterns of community structure in fishes : summary and overview. *Environ. Biol. Fish.*, 3 : 129-148.
- Hemre G. I., Karlsen Ø., Lehmann G., Holm J. C., Lie Ø., 1993. Utilization of protein, fat and glycogen in cod (*Gadus morhua*) during starvation. *Fiskeridir. Skr. Ser. Ernaer.*, 6 : 1-9.
- Herzka S., 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotopes ratio analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 64 : 58-69.
- Herzka S. Z., Holt G. J., 2000. Changes in isotopic composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) larvae in response to dietary shifts : potential applications to settlement studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 : 137-147.
- Hesslein R. H., Hallard K. A., Ramlal P., 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50 : 2071-2076.
- Hinz H., Kaiser M. J., Bergmann M., Rogers S. I., Armstrong M. J., 2003. Ecological relevance of temporal stability in regional fish catches. *J. Fish. Biol.*, 63 : 1219-1234.
- Hixon M. A., 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. In : Sale P. F. (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, London.
- Hixon M. A., Beets J. P., 1993. Predation, prey refuges and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.*, 63 : 77-101.
- Hobson K. A., 1987. Use of stable-carbon isotope analysis to estimate marine and terrestrial protein content in gull diet. *Can. J. Zool.*, 65 : 1210-1213.

- Hobson K. A., Alisauska R. T., Clarck R. G., 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress : implications for isotopic analysis of diet. *Condor*, 95 : 349-388.
- Hobson K. A., Clark R. G., 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I : turnover of ^{13}C in tissues. *Condor*, 94 : 181-188.
- Holdway D. A., Beamish F. W. H., 1984. Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 81 : 147-170.
- Hollowed A. B., Bailey K. M., 1989. New perspectives on the relationship between recruitment of Pacific hake (*Merluccius productus*) and the ocean environment. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 108 : 207-220.
- Hotelling H., 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psychol.*, 24 : 417-441.
- Houde E. D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 2 : 17-29.
- Hüssy K., St. John M. A., Böttcher U., 1997. Food resource utilization by juvenile Baltic cod *Gadus morhua* : a mechanism potentially influencing recruitment success at the demersal juveniles stage ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 155 : 199-208.
- Hyslop E. J., 1980. Stomach content analysis-a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17 : 411-429.
- Ivlev V. S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven.
- Jadaud A., Mellon-Duval C., Farrugio H., Guijarro B., Valls M., Massutí E., Ordinas F., Quetglas A., 2006. Stock assessment of the French-Spanish shared stock of hake (*Merluccius merluccius*) in the Gulf of Lions. GFCM-SAC WG on demersal stock assessment, Sète 4-5 july 2006 : 28 pp.
- Jennings S., Reñones O., Morales-Nin B., Polunin N. V. C., Moranta J., Coll J., 1997. Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs : implications for the study of trophic pathways. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 146 : 109-116.
- Jennings S., Warr K. J., 2003. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ of marine animals. *Mar. Biol.*, 142 : 1131-1140.
- Jensen A. J., 1979. Energy content analysis from weight and liver index measurements of immature pollock (*Pollachius virens*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1207-1213.

- Jones G. P., 1991. Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations : a multifactorial perspective. In : Sale P. F. (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, London.
- Juanes F., 2007. Role of habitat in mediating mortality during the post-settlement transition phase of temperate marine fishes. *J. Fish. Biol.*, 70 : 661-677.
- Kerhervé P., Minagawa M., Heussner S., Monaco A., 2001. Stable isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea : biogeochemical implications. *Oceanol. Acta*, 24 (Suppl.) : S77-S85.
- Kerrigan B. A., 1994. Post-settlement growth and body composition in relation to food availability in a juvenile tropical reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111 : 7-15.
- Kiljunen M., Grey J., Sinisalo T., Harrod C., Immonen H., Jones R. I., 2006. A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *J. Appl. Ecol.*, 43 : 1213-1222.
- Kjesbu O. S., Kryvi H., Sundby S., Solemdal P., 1992. Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to chorion thickness and egg size : theory and observations. *J. Fish Biol.*, 41 : 581-599.
- Krivobok M. N., Tokareva G. I., 1972. Dynamics of weight variations of the body and individual organs of the Baltic cod during the maturation of gonads. *Trudy VNIRO*, 85 : 45-55.
- Lagardère J. P., 1973. Distribution des décapodes dans le sud du Golfe de Gascogne. *Revue Trav. Inst. Scient. Tech. Pêch. Marit.*, 37 : 77-95.
- Laird N. M., Ware J. H., 1982. Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 38 : 963-974.
- Lambert Y., Dutil J. D., 1997. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54 (Suppl. 1) : 104-112.
- Lambert Y., Dutil J. D., 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 : 815-825.
- Langton R. W., Auster P. J., 1999. Managing fish habitat : what are the next steps ? *Fisheries*, 24 : 30-31.
- Lapointe F.-J., Legendre P., 1994. A classification of pure malt Scotch whiskies. *Applied Statistics*, 43 : 1-22.
- Largier J. L., 1993. Estuarine fronts : how important are they ? *Estuaries*, 16 : 1-11.

- Lebart L., Morineau A., Piron M., 1995. Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod (ed), 439 pp.
- Le Cren E. D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 : 201-219.
- Legendre P., Legendre L., 1998. Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science B. V., Amsterdam : 853 pp.
- Levin P. S., 1996. Recruitment in a temperate demersal fish : does larval supply matter ? *Limnol. Oceanogr.*, 41 (4) : 672-679.
- Levin P., 1998. The significance of variable and density-independent post-recruitment mortality in local populations of reef fishes. *Aust. J. Ecol.*, 23 : 246-251.
- Liorzou B., Bigot J. L., Guennegan Y., 2004. Evolution des stocks de sardine et d'anchois dans le golfe du Lion. GFCM-SAC WG on Small Pelagics, Málaga 6-7 may 2004 : 11 pp.
- Lloret J., Gil de Sola L., Souplet A., Galzin R., 2002. Effects of large-scale habitat variability on condition of demersal exploited fish in the north-western Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.*, 59 : 1215-1227.
- Lloret J., Leonart J., Solé I., Fromentin J. M., 2001. Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Oceanogr.*, 10 : 33-50.
- Lloret J., Planes S., 2003. Condition, feeding and reproductive potential of white seabream *Diplodus sargus* as indicators of habitat quality and the effect of reserve protection in the northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 248 : 197-208.
- Lochet F., Leveau M., 1990. Transfers between a eutrophic ecosystem, the river Rhône, and an oligotrophic ecosystem, the north-western Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 207 : 95-103.
- Logan J., Haas H., Deegan L., Gaines E., 2006. Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, *Fundulus heteroclitus*, following a laboratory diet switch. *Oecologia*, 147 (3) : 391-395.
- Lombarte A., Popper A. N., 1994. Quantitative analysis of postembryonic hair cell addition in the otolithic endorgans of the inner ear of the european hake, *Merluccius merluccius* (Gadiformes, Teleostei). *J. Comp. Neurol.*, 345 : 419-428.
- Love R. M., 1974. The chemical biology of fishes. Academic Press, London.
- Mac Avoy S. E., Macko S. A., Garman G. C., 2001. Isotopic turnover in aquatic predators : quantifying the exploitation of migratory prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58 : 923-932.

- Macdonald J. S., Green R. H., 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey in fish diets. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 635-637.
- Macko S. A., Lee W. Y., Parkere P. L., 1982. Nitrogen and carbon fractionation by two species of marine amphipods : laboratory and field studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 63 : 145-149.
- Macpherson E., Duarte A. P., 1991. Bathymetric trends in demersal fish size : is there a general relationship ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 71 : 103-112.
- Mahe K., Amara R., Bryckaert T., Kacher M., Brylinski J. M., 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the bay of Biscay and the Celtic Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 64 : 1210-1219.
- Mann K. H., 1982. Ecology of coastal waters. A systems approach., Vol. 8. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 322 pp.
- Mariotti A., 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*, 303 : 658-687.
- Mariotti A., 1995. Les isotopes stables du carbone, traceurs de l'évolution des écosystèmes continentaux et de dynamique des matières organiques des sols. In : Legay J. M., Barbault R. (eds) La révolution technologique en écologie. Collection d'écologie, Masson, Paris, 37-61.
- Marshall C. T., Frank K. T., 1999. The effect of interannual variation in growth and condition on haddock recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56 : 347-355.
- Martin W. R., 1949. The mechanics of environmental control of body form in fishes. *Univ. Toronto Stud. Biol.*, 58 : 1-91.
- Martinez N. D., 1995. Unifying ecological subdisciplines with ecosystem food webs. In : Jones C. G., Lawton J. H. (eds) Linking species and ecosystems. Chapman & Hall, New York.
- Martínez del Río C., Wolf B. O., 2004. Mass-balance models for animal isotopic ecology. In : Starck J. M., Wang T. (eds) Physiological consequences of feeding. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Maruyama A., Yamada Y., Rusuwa B., Yuma M., 2001. Change in stable nitrogen isotope ratio in the muscle tissue of a migratory goby, *Rhinogobius* sp., in a natural setting. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58 : 2125-2128.
- Mas-Riera J., 1991. Changes during growth in the retinal structure of three hake species, *Merluccius* spp. (Teleostei: Gadiformes), in relation to their depth distribution and feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 152 : 91-104.

- Mauchline J., 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, 18 : 681 pp.
- Maynou F., Leonart J., Cartes J. E., 2003. Seasonal and spatial variability of hake (*Merluccius merluccius* L.) recruitment in the NW Mediterranean. *Fish. Res.*, 60 : 65-78.
- Maynou F., Olivar M. P., Emelianov M., 2006. Patchiness of eggs, larvae and juveniles of European hake *Merluccius merluccius* from the NW Mediterranean. *Fish. Oceanogr.*, 15: 390-401.
- Mc Connaughey T., Mc Roy C. P., 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar. Biol.*, 53 : 257-262.
- McCormick S. D., Hansen L. P., Quinn T. P., Saunders R., 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55 (1) : 77-92.
- McCutchan J. R., Lewis W. M., Kendall C., McGrath C. C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102 : 378-390.
- McKinney C. R., McRea I. M., Epstein S., Allen H. A., Urey H. C., 1950. Improvements in mass spectrometers for measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Rev. Sci. Instr.*, 21 : 724-730.
- McLaren A., Avendano P., 1995. Prey field and diet of larval cod on Western Bank, Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52 : 448-463.
- Mc Millan D. N., Houlihan D. F., 1989. Short-term responses of protein synthesis to re-feeding in rainbow trout. *Aquaculture*, 79 : 37-46.
- Milliman J. D., Xie Q. C., Yang Z., 1984. Transfert of particulate organic-carbon and nitrogen from the Yangtze-river to the ocean. *Am. J. Sci.*, 284 : 824-834.
- Minagawa M., Wada E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains : Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48 : 1135-1140.
- Möllmann C., Kornilovs G., Fetter M., Koster F. W., Hinrichsen H. H. , 2003. The marine copepod, *Pseudocalanus elongatus*, as a mediator between climate variability and fisheries in the central Baltic Sea. *Fish. Oceanogr.*, 12 : 360-368.
- Morales-Nin B., Aldebert Y., 1997. Growth of juvenile *Merluccius merluccius* in the Gulf of Lions (NW Mediterranean) based on otolith microstructure and length-frequency analysis. *Fish. Res.*, 30 : 77-85.
- Morales-Nin B., Moranta J., 2004. Recruitment and post-settlement growth of juvenile *Merluccius merluccius* on the western Mediterranean shelf. *Sci. Mar.*, 68 : 399-409.
- Morales-Nin B., Torres G. J., Lombarte A., Recasens L., 1998. Otolith growth and age estimation in the European hake. *J. Fish Biol.*, 53 : 1155-1168.

- Motos L., Alvarez P., Uriarte A., 2000. Hake (*Merluccius merluccius* (L.)) spawning in the Bay of Biscay during winter 1995. *Oceanol. Acta*, 21 (2) : 117-128.
- Murry B. A., Farrell J. M., Teece M. A., Smyntek P. M., 2006. Effect of lipid extraction on the interpretation of fish community trophic relationships determined by stable carbon and nitrogen isotopes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63 : 2167-2172.
- Naudin J. J., Cauwet G., Chretiennot-Dinet M. J., Deniaux B., Devenon J. L., Pauc H., 1997. River discharge and wind influence upon particulate transfer at the land-ocean interaction. Case study of the Rhone River plume. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 45 : 303-316.
- Oelbermann K., Scheu S., 2002. Stable isotope enrichment ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae : Lycosidae) : effects of prey quality. *Oecologia*, 130 : 337-344.
- O'Leary M. H., 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20 : 553-567.
- Oliva-Paterna F. J., Vila-Gisbert A., Torralva M., 2003. Condition of *Barbus sclateri* from semiarid aquatic systems : effects of habitat quality disturbances. *J. Fish. Biol.*, 63 : 1-11.
- Olivar M. P., 1990. Spatial patterns of ichthyoplankton distribution in relation to hydrographic features in the Northern Benguela region. *Mar. Biol.*, 106 : 39-48.
- Olivar M. P., Quílez G., Emelianov M., 2003. Spatial and temporal distribution and abundance of European hake, *Merluccius merluccius*, eggs and larvae in the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fish. Res.*, 60 : 321-331.
- Olive P. J. W., Pinnegar J. K., Polunin N. V. C., Richards G., Welch R., 2003. Isotope trophic-step fractionation : a dynamic equilibrium model. *J. Anim. Ecol.*, 72 (4) : 608-617.
- Oliver P., 1991. Dinamica de la poblacion de Merluza (*Merluccius merluccius* L.) de Mallorca. Reclutamiento, crecimiento y mortalidad. Ph.D. Thesis, Universitat de Illes Balears, : 398pp.
- Oliver P., Massuti E., 1995. Biology and fisheries of western Mediterranean hake (*M. merluccius*). In : Alheit J., Pitcher T. (eds) Hake : Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, p 181-202.
- Orsi-Relini L., Cappanera M., Fiorentino F., 1989. Spatial-temporal distribution and growth of *Merluccius merluccius* recruits in the Ligurian sea, observations on the 0 group. *Cybium*, 13 (3) : 263-270.
- Orsi-Relini L., Papaconstantinou C., Jukic-Peladic S., Souplet A., Gil de Sola L., Piccinetti C., Kavadas S., Rossi M., 2002. Distribution of the Mediterranean hake populations (*Merluccius merluccius smiridus* Rafinesque, 1810) (Osteichthyes : Gadiformes) based on

- six years monitoring by trawl surveys : some implications for management. *Sci. Mar.*, 66 (Suppl.2) : 21-38.
- Ostrom P. H., Fry B., 1993. Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. In : Engel M. H., Macko S. A. (eds) *Organic Geochemistry*. Plenum Press, New York, pp 785-798.
- Owens N. J. P., 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.*, 24 : 389-451.
- Paine R. T., 1988. Food webs : roads maps of interactions or grist for theoretical development. *Ecology*, 69 : 1648-1654.
- Pangle K. L., Sutton T. M., 2005. Temporal changes in the relationship between condition indices and proximate composition of juvenile *Coregonus artedii*. *J. Fish. Biol.*, 66 : 1060-1072.
- Papaconstantinou C., Caragitsou E., 1987. The food of hake (*Merluccius merluccius*) in Greek seas. *Vie Milieu*, 37 : 77-83.
- Pederson T., Jobling M., 1989. Growth rates of large, sexually mature cod, *Gadus morhua*, in relation to condition and temperature during an annual cycle. *Aquaculture*, 81 : 161-168.
- Peragon J., Barroso J. B., Garcia-Salguero L., de la Higuera M., Lupianez J. A., 1994. Dietary protein effects on growth and fractionation protein synthesis and degradation rates in liver and white fish muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 124 : 35-46.
- Pereiro F. J., Sánchez F., Fontenla J., 1991. Hake recruitment in the southern stock (ICES Divisions VIIIc and IXA). ICES Doc. CM 1991/52, 17 pp.
- Pérez N., Pereiro F. J., 1985. Aspectos de la reproducción de merluza (*Merluccius merluccius* L.) de la plataforma gallela y cantábrica. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 2 : 39-47.
- Perga M. E., Gerdeaux D., 2005. 'Are fish what they eat' all year round ? *Oecologia*, 144 : 598-606.
- Perry R. L., Neilson J. D., 1988. Vertical distributions and trophic interactions of age-0 Atlantic cod and haddock in mixed and stratified waters of Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 49 : 199-214.
- Peterman R. M., Bradford M. J., Lo N., Methot R., 1988. Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 : 8-16.
- Petersen C. W., Warner R. R., Cohen S., Hess H. C., Sewell A. T., 1992. Variable pelagic fertilization success : Implications for mate choice and spatial patterns of mating. *Ecology*, 73 : 391-401.

- Peterson W. T., Ausubel S. J., 1984. Diets and selective feeding by larvae of Atlantic mackerel *Scomber scombrus* on zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17 : 65-75.
- Peterson B. J., Fry B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18 : 293-320.
- Pillar S. C., Wilkinson I. S., 1995. The diet of Cape hake *Merluccius capensis* on the south coast of South Africa. *South Afr. J. Mar. Sci.*, 15 : 225-239.
- Pinheiro J. C., Bates D. M., 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. New York : Springer-Verlag.
- Pinnegar J. K., Polunin N. V. C., 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues : implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*, 13 : 225-231.
- Pinnegar J. K., Polunin N. V. C., 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia*, 122 : 399-409.
- Pinnegar J. K., Trenkel V. M., Tidd A. N., Dawson W. A., Du Buit M. H., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability ? *J. Fish. Biol.*, 63 (A) : 197-212.
- Polunin N. V. C., Morales-Nin B., Pawsey W. E., Cartes J. E., Pinnegar J. K., Moranta J., 2001. Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 220 : 13-23.
- Pitcher T., Alheit J., 1995. What makes a hake ? A review of the critical biological features that sustain global hake fisheries. In : Alheit J., Pitcher T. (eds) Hake : Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, p 1-14.
- Plounevez S., Champalbert G., 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol. Acta*, 23 (2) : 175-192.
- Post D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods and assumptions. *Ecology*, 83 : 703-718.
- Post D. M., Layman C. A., Arrington D. A., Takimoto G., Quattrochi J., Montaña C. G., 2007. Getting to the fat of the matter : models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152 : 179-189.
- Raimbault P., Durrieu de Madron X., 2003. Research activities in the Gulf of Lion (NW Mediterranean) within the 1997-2001 project. *Oceanol. Acta*, 26 : 291-298.
- Rätz H. J., Lloret J., 2003. Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and implications for their management. *Fish. Res.*, 60 : 369-380.

- Rau G. H., Teyssie J. L., Rassoulzadegan F., Fowler S. W., 1990. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size-fractionated marine particles : implications for their origin and trophic relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59 : 33-38.
- Recasens L., 1992. Dinamica de poblacions i pesqueria del lluc (*Merluccius merluccius*) al Golfo de Lleó i la mar Catalana. Ph.D. Thesis, Universitat de Barcelona : 398pp
- Recasens L., Lombarte A., Morales-Nin B., Torres G. J., 1998. Spatiotemporal variation in the population structure of the European hake in the NW Mediterranean. *J. Fish Biol.*, 53 : 387-401.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In : Hill M. N. (ed) *The sea*, vol. 2. John Wiley, New York, p. 26-27.
- Riera P., 1995. Origine et devenir de la matière organique dans un écosystème estuarien à vocation conchylicole. Utilisation du traçage isotopique naturel. Thèse : Univ. Bordeaux I. 214 pp.
- Riera P., Richard P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 42 : 347-360.
- Rolff C., Elmgren R., 2000. Use of riverine organic matter in plankton food webs of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 197 : 81-101.
- Rönkkönen S., Ojaveer E., Raid T., Viitalaso M., 2004. Long-term changes in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) growth in the Gulf of Finland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61 : 219-229.
- Rose C. J., 1989. Relationship between relative weight (W_r) and body composition in immature walleye. M. S. Thesis, Texas A&M University, College Station.
- Rosecchi E., Nouaze Y., 1987. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 49 (3 et 4) : 111-123.
- Roussiez V., Aloisi J. C., Monaco A., Ludwig W., 2005. Early muddy deposits along the Gulf of Lions shoreline : A key for a better understanding of land-to-sea transfert of sediments and associated pollutant fluxes. *Mar. Geol.*, 222-223 : 345-358.
- Rowe S., 2002. Population parameters of American lobster inside and outside no-take reserves in Bonavista Bay, Newfoundland. *Fish. Res.*, 56 : 167-175.
- Sabatès A., 1990. Distribution patterns of larval fish populations in the Northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59 : 75-82.

- Sakano H., Fujiwara E., Nohara S., Ueda H., 2005. Estimation of nitrogen stable isotope turnover rate of *Oncorhynchus nerka*. *Environ. Biol. Fish.*, 72 : 13-18.
- Salen-Picard C., Darnaude A. M., Arlhac D., Harmelin-Vivien M. L., 2002. Fluctuations of macrobenthic populations : a link between climate variability, run-off and coastal fisheries. *Oecologia*, 133 : 380-388.
- Sánchez F., Gil J., 2000. Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in the southern Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.*, 57 : 152-170.
- Sartini M., Belcari P., De Ranieri S., 2002. Occurrence of eggs and larvae of European hake *Merluccius merluccius* (L. 1758) in the northern Tyrrhenian Sea. *Biol. Mar. Med.*, 9 : 358-365.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 208 : 229-248.
- Schmitt R. J., Holbrook S. J., 1996. Local-scale patterns of larval settlement in a planktivorous damselfish. Do they predict recruitment ? *Mar. Freshwat. Res.*, 47 : 449-463.
- Searcy S. P., Eggleston D. B., Hare J. A., 2007. Is growth a reliable indicator of habitat quality and essential fish habitat for a juvenile estuarine fish ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64 : 681-691.
- Sempéré R., Charrière B., Van Vambeke F., Cauwet G., 2000. Carbon inputs of the Rhône River to the Mediterranean Sea : Biogeochemical implications. *Global Biogeochem. Cycles*, 14 : 669-681.
- Shulman G. E., Love R. M., 1999. The biochemical ecology of marine fishes. In: Southward A. J., Tayler P. A., Young C. M. (eds) *Adv. Mar. Ecol.*, vol. 36. Academic Press, London.
- Smith B. N., Epstein S., 1971. Two categories of $^{13/12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Pl. Physiol.*, 47 : 380-384.
- Somero G. N., Siebenaller J. F., Hochachka P. W., 1983. Physiological adaptations of deep-sea animals. In : Rowe G. T. (ed) *Deep-sea biol.*, Vol. 8, The sea. John Wiley and Sons, New York, p 261-330.
- Stephens D. W., Krebs J. R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- Stergiou K. I., Karpouzi V. S. 2002. Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 11 : 217-254.

- Stoner A. W., Zimmerman R. J., 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fish. Bull.*, 86 : 543-551.
- Sutton S. G., Bult T. P., Haedrich R. L., 2000. Relationships among Fat Weight, Water Weight, and Condition Factors in Wild Atlantic Salmon Parr. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 129 : 527-538.
- Suzuki K. W., Kasai A., Nakayama K., Tanaka M., 2005. Differential isotopic enrichment and half-life among tissues in Japanese temperate bass (*Lateolabrax japonicus*) juveniles : implications for analysing migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62 : 671-678.
- Sweeting C. J., Barry J., Barnes C., Polunin N. V. C., Jennings S., 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 340 : 1-10.
- Sweeting C. J., Polunin N. V. C., Jennings S., 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 20 : 595-601.
- Swick R. W., Benevenga N. J., 1977. Labile protein reserves and protein turnover. *J. Dairy Sci.*, 60 : 505-515.
- Swingle W. E., Shell E. W., 1971. Tables for computing relative conditions of some common freshwater fishes. Alabama Agricultural Experiment Station, Auburn University, circular 183.
- Takai N., Mishima Y., Yorozu A., Hoshika A., 2002. Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses. *Limnol. Oceanogr.*, 47 (3) : 730-741.
- Tanasichuk R. W., 1999. Interannual variation in the availability and utilization of euphausiids as prey for Pacific hake (*Merluccius productus*) along the south-west coast of Vancouver Island. *Fish. Oceanogr.*, 8 (2) : 150-156.
- Tanasichuk R. W., 2002. Implications of interannual variability in euphausiid population biology for fish production along the south-west coast of Vancouver Island : a synthesis. *Fish. Oceanogr.*, 11 (1) : 18-30.
- Tesi T., Miserocchi S., Goñi M.A., Langone L., 2007. Source, transport and fate of terrestrial organic carbon on the western Mediterranean Sea, Gulf of Lions, France. *Mar. Chem.*, 105 : 101-117.
- Thill A., Moustiera S., Marneria, J. M., Estournel C., Naudin J. J., Bottero J. Y., 2001. Evolution of particule size and concentration in the Rhône river. *Cont. Shelf Res.*, 21 : 2127-2140.

- Tieszen L. L., Boutton T. W., Tesdahl K. G., Slade N. A., 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues : implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57 (1-2) : 32-37.
- Trueman C. N., McGill R. A. R., Guyard P. H. 2005. The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 19 : 3239-3247.
- Tyler A. V. 1972. Food resource division among northern marine demersal fishes. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29 : 997-1003.
- Valdés L., Lago de Lanzós A., Solá A., Franco C., Sánchez P., Álvarez P., 1996. Hake, mackerel and horse mackerel distribution of eggs and larvae in relation to geostrophic circulation in the Bay of Biscay. *ICES CM 1996/S* : 16, 15 pp.
- Vanderklift M. A., Ponsard S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment : a meta-analysis. *Oecologia*, 136 (12) : 169–182.
- Van der Veer H. W., Leggett W. C., 2005. Recruitment. In : Gibson R. N. (ed) Flatfishes : Biology and exploitation. Blackwell Science, London.
- Vander Zanden M. J., Cabana G., Rasmussen J. B., 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54 : 1142-1158.
- Vander Zanden M. J., Rasmussen J. B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation : Implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.*, 46 : 2061-2066.
- Van Pelt T. I., Piatt J. F., Lance B. K., Roby D. D., 1997. Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comp. Bioch. Phys. Ser. A*, 118A : 1398.
- Varela M., Alvarez-Ossorio M. T., Valdés L., 1990. Método para el estudio cuantitativo del contenido estomacal de la sardina. Resultados preliminares. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 6 (1) : 117-126.
- Velasco F., Olaso I., 1998. European hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea : seasonal, bathymetric and length variations. *Fish. Res.*, 38 : 33-44.
- Vinagre C., Salgado J., Costa M. J., Cabral H. N., sous presse. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal) : A stable isotope approach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*
- Vogel J. C., 1980. Fractionation of the carbon isotopes during photosynthesis. Springer, Berlin Heidelberg New York.

- Ward J. H., 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 58 : 236-244.
- Webb S. C., Hedges R. E. M., Simpson S. J., 1998. Diet quality influences the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of locusts and their biochemical components. *J. Exp. Biol.*, 201 : 2903-2911.
- Werner E. E., Gillian J. F., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 15 : 393-425.
- Werner E. E., Hall D. J., 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55 : 1042-1052.
- Witting D. A., Chambers R. C., Bosley K. L., Wainright S. C., 2004. Experimental evaluation of ontogenetic diet transitions in summer flounder (*Paralichthys dentatus*), using stable isotopes as diet tracers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61 : 2069-2084.
- Wollast R., 1991. The coastal organic carbon cycle : fluxes, sources and sinks. In : Mantoura R. F. C., Martin J. M., Wollast R. (eds) *Ocean Margin Processes in Global Change*. Wiley, New York.
- Wood S. N., Augustin N. H., 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecol. Model.*, 157 : 157-177.
- Wootton R. J., 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London, 404 pp.
- Yamamura O., Inada T. Shimazaki K., 1998. Predation on *Euphausia pacifica* by demersal fishes : predation impact and influence of physical variability. *Mar. Biol.*, 132 : 195-208.

Le merlu européen (*Merluccius merluccius*) est une espèce d'importance commerciale et écologique dans le golfe du Lion. Les juvéniles sont localisés principalement sur le plateau continental, et l'abondance des individus < 15 cm est maximale au printemps essentiellement dans les zones situées au large. La densité, le facteur de condition relative, les ressources alimentaires et la structure des réseaux trophiques des juvéniles de merlu (5 à 24 cm) ont été étudiés dans quatre secteurs du plateau continental (répartis selon la profondeur : côte-large, et la distance à l'embouchure du grand Rhône : Rhône-Agde) au cours de trois printemps (2002-2003-2004). Des changements du type de ressources alimentaires exploitées par les juvéniles de merlu ont été identifiés avec la taille des individus, ainsi que des variations spatio-temporelles importantes chez les merlus < 15 cm. Malgré la diversité des proies des juvéniles de merlu, leurs réseaux trophiques reposent en majorité sur la même source de matière organique : la production marine phytoplanctonique. La densité élevée des merlus de 5 à 19 cm et la meilleure condition des individus de 15 à 24 cm dans la zone du Rhône par rapport à celle éloignée de son embouchure suggèrent une influence indirecte des apports dissous du Rhône sur la biologie des juvéniles de merlu dans la partie du plateau continental à proximité du fleuve. L'étude des variabilités inter-annuelles de la densité, de la condition et des ressources alimentaires des merlus < 15 cm dans les zones de nurricerie du large a mis en évidence le rôle clé de l'alimentation sur la qualité de leurs habitats. Les crustacés suprabenthiques (euphausiacés et mysidacés) sont des proies particulièrement favorables à la croissance et à la survie des juvéniles de merlu lors de leurs premiers mois de vie, et influencent indirectement les pêcheries du golfe du Lion, le merlu représentant l'espèce démersale la plus importante des débarquements commerciaux.

Trophic ecology of juvenile hake (*Merluccius merluccius*) in the Gulf of Lions : Biological consequences of food resources variability in nursery areas

European hake (*Merluccius merluccius*) is a commercial and ecological important species in the Gulf of Lions. Juveniles are mainly located on the continental shelf, and abundance of smaller individuals (< 15 cm) is highest during spring in deeper areas principally. Juvenile hake (5 to 24 cm) density, relative condition factor, food resources and food web structure were investigated in four locations of the continental shelf (distributed with depth : shallow-deep, and distance from the Rhone river mouth : Rhone-Agde) during three springs (2002-2003-2004). Changes of food resources were identified with hake length, spatio-temporal variations were also observed for smaller juveniles (< 15 cm). Despite of hake prey diversity, the same organic source is at the base of their food web : phytoplanktonic marine production. High density of 5 to 19 cm hake and best condition of 15 to 24 cm individuals in Rhone location relative to the more distant one suggest that Rhone dissolved inputs affect juvenile hake biology indirectly in the continental shelf part located near the river. Inter-annual variability study of smaller hake (< 15 cm) density, condition and food resources in deep nursery areas highlight key role of feeding on their habitat quality. Suprabenthic crustaceans (euphausiids and mysids) are specially suitable prey for juvenile hake growth and survival during their early life stage, and affect fisheries of the Gulf of Lions, hake being the most important demersal species of commercial landings.

SPÉCIALITÉ : Fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés

MOTS-CLÉS : golfe du Lion, *Merluccius merluccius*, juvéniles, ressources alimentaires, facteur de condition relative, isotopes stables, réseau trophique, zone de nurricerie

LABORATOIRE DE RATTACHEMENT : Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, IFREMER Laboratoire Ressources Halieutiques, Avenue Jean Monnet, BP 171, 34 203 Sète cedex.