ANNÉE 2016

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : BIOLOGIE

Ecole doctorale VAS
Ecole Doctorale Vie Agro Santé

Paul Gatti

Préparée à l'unité de recherche STH
Sciences et Technologies Halieutiques, IFREMER, Brest

Une approche bioénergétique pour la comparaison des traits d'histoire de vie de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne

Thèse soutenue à Rennes
le 16/12/2016

devant le jury composé de :

Cédric BACHER
Cadre de Recherche HDR, IFREMER, *rapporteur*

Denis CHABOT
Professeur, ISMER, *rapporteur*

Frédéric JEAN
Professeur, IUEM, *examinateur*

Olivier LE PAPE
Professeur, AGROCAMPUS-OUEST, *examinateur*

Stelios SOMARAKIS
Senior Researcher, HCMR, *examinateur*

Pierre PETITGAS
Cadre de Recherche HDR, IFREMER, *directeur de thèse*

Martin HURET
Cadre de Recherche, IFREMER, *co-directeur de thèse*

Remerciements

Pour commencer, je tiens à remercier vivement et sincèrement Cédric Bacher et Denis Chabot, en qualité de rapporteurs, ainsi que Frédéric Jean, Olivier Le Pape et Stelios Somarakis, en qualité d'examinateurs, qui ont accepté de prendre sur leur temps pour relire ce manuscrit et de juger les travaux menés dans le cadre de cette thèse.

Je tiens naturellement à remercier mes encadrants, qui m'ont aiguillé et soutenu tout au long de la thèse sur des thématiques très diverses qui m'ont réellement passionnées. Je les remercie d'avoir assuré un cadre de travail qui soit à la fois plaisant mais surtout stimulant et enrichissant. Je les remercie aussi d'avoir bien pensé le sujet en amont et en profondeur. Avec eux j'ai pu apprendre beaucoup de choses et me frotter à des concepts et à des outils très variés, que ce soit derrière mon PC ou sur la Thalassa lors des campagnes.

Je remercie Martin Huret, « encadrant au quotidien ». Le terme est assez juste dans la mesure où on peut probablement compter sur les doigts les jours où t'as pas pu suivre mon boulot. Même s'il me semble que t'es attaché aux feed backs réguliers, t'as surement du faire preuve de patience pour surmonter mes avalanches de questions et ma tendance « légère » à démonter mes propres résultats. Merci de l'intérêt que t'as pu porter au boulot, pour tes critiques toujours constructives et pour m'avoir fait confiance. Bref merci d'avoir été là de A à Z !

Je remercie Pierre Petitgas « encadrant d'un poil plus loin ». C'est sûr qu'on s'est vu moins souvent, ne serait-ce que du fait de la distance géographique. Mais t'as toujours été là quand il fallait. Tout au long de la thèse, tu as vraiment apporté ton recul et ton expertise sur le sujet. Ca a très souvent permis de clarifier, de réorienter ou même de formuler les questions qui parfois faisaient défaut. Merci d'avoir insisté sur ces points et d'avoir fait en sorte de recentrer sur l'essentiel.

En bref j'ai été bien choyé par mes chefs ! Une thèse ça ne se fait surement pas tout seul, et il me reste encore beaucoup de monde à citer. Je pense notamment à tous les cadres, techniciens, ingénieurs, postdocs, thésards ou stagiaires avec qui j'ai pu interagir pendant ces trois ans.

Je tiens à remercier Laure Pecquerie. Merci, d'avoir pris sur ton temps à de nombreuses reprises pour me clarifier le DEB, ses hypothèses, ses équations… Ca a toujours été très utile et plaisant de discuter avec toi.

Merci à Erwan Duhamel, pour ton appui technique sur les otolithes de sardine, les données que tu as toujours su mobiliser, mes diverses questions et ton entrain naturel !

Je remercie Patrick Grellier. Merci d'avoir guidés mes premiers pas dans le monde des otolithes et d'avoir toujours assuré pour les lectures dans des délais records.

Je remercie Sophie Le Mestre et Manuella Rabiller, pour le temps que vous avez investi sur la calo. Je pense aussi aux campagnes, sur lesquelles on a bossé, ça s'est toujours super bien passé !

Je voudrais remercier l'ensemble du personnel du labo, pour votre entrain et votre bonne humeur. Les pauses déjeuner ont toujours été assez animées (un léger euphémisme).

Je tiens à remercier l'équipe « sclérochronologie » du LEMAR : Eric Dabas, Maylis Labonne, Jean Marie Munaron, qui m'ont formé, soutenu et assisté lors de la préparation des otolithes pour la microchimie.

Merci à Karine Heerah, pour tout l'appui et le soutien que t'as pu me donner sur la fin de thèse, notamment sur la rédaction des papiers ou simplement pour avoir partagé ton expérience d'ex-thésarde. Je pense aussi à Dimitrios Politikos et Audric Vigier, anciens acolytes de bureau et de pauses café, autour desquels on pouvait partager nos petits déboires quotidiens de code informatique.

Je remercie les stagiaires avec lesquels j'ai pu travailler de près ou de loin, qui ont tous ardemment œuvré sur la calo ou les otolithes : Onoue Masaya, Estelle Monge, Louise Cominassi, Rafaëlle Holczinger, Thibault Kersaudy et Thomas Guedes, que ce soit sur l'acquisition de la donnée ou encore sur son interprétation.

Je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble des personnes que j'ai pu rencontrer en campagne, qui ont fait en sorte, qu'au-delà du boulot, ce soit toujours agréable et enrichissant, je pense notamment à Paul Bourriau, Francoise Mornet, Aurélie Dessier, Patrick Lespagnol,... Il est évident que j'oublie plein de gens, et je vous prie de m'en excuser.

Je remercie mon entourage, ma famille et mes potes, que j'ai trop souvent oublié, trop obsédé par les poissons (et pas que ceux présentés dans ce manuscrit). Je les remercie de m'avoir soutenu, motivé ou simplement changé les idées. Je tiens à remercier ma copine, Bérengère. T'as toujours été là. Je te dois beaucoup que ce soit pour ton soutien moral ou technique. On a traversé ensemble cette fin de thèse. Je pensais que deux thésards dans le rush du manuscrit ça ne ferait pas bon ménage, et bah je me trompais…Je remercie Nicolas Rabant, ami d'enfance et compagnon de pêche et de chasse aux bestioles en tout genre, pour tes superbes aquarelles d'anchois et de sardine qui ornent fièrement les premières pages de chaque chapitre (https://nicolasrabant.wordpress.com/works/).

Pour finir, je remercie l'ensemble des poissons qui, pendant ces trois ans, ont eu le malheur de croiser mes hameçons ou peut être simplement la gentillesse de se laisser berner.

Avant-propos

Cette thèse s'est déroulée au centre IFREMER de Brest, dans le Laboratoire de Biologie Halieutique (LBH) au sein de l'unité Sciences et Technologies Halieutiques (STH). Cette thèse a été co-financée par IFREMER et par le projet européen SEAMAN (Spatially resolved Ecosystem models and their Application to Marine MANagement) de l'ERA-NET SEASERA, porté l'Université de Bergen et la participation de plusieurs partenaires (HCMR : Hellenic Centre for Marine Research, IFREMER, Institute of Marine Research, Bergen, NERSC : Nansen Environmental and Remote Sensing Center, University of Iceland). Au niveau français le projet a été financé par l'ANR. Les résultats présentés dans le cadre de cette thèse se sont également appuyés sur la collecte d'échantillons assurée dans le cadre du projet CAPTAIN (Connaissances Améliorées à l'aide des Pêcheurs sur la sArdIne et l'ANchois de la façade Atlantique), associant l'IFREMER et les OP Pêcheurs de Bretagne, Vendée et FROM Nord, et financé par l'association France Filière Pêche (FFP).

Dans le cadre de cette thèse, j'ai eu l'occasion d'embarquer sur les campagnes halieutiques PELGAS (du 24/04 au 26/05/14 et du 21/05 au 02/06/15) et EVHOE (31/10 au 16/11/14 et du 17/10-01/11/15), pour participer à la collecte des données nécessaires aux évaluations de stock ainsi que pour de nombreux projets, dont ceux auxquels cette thèse est affiliée. J'ai pu travailler sur différents postes au sein des équipes « Pêche » et « Hydrologie », et ainsi participer au tri et à l'identification des espèces ainsi qu'à de nombreuses opérations d'échantillonnage et de collecte de données hydrologiques et de plancton.

Ces trois ans m'ont également permis de me familiariser avec l'encadrement et le suivi de stages de plusieurs étudiants. J'ai ainsi pu encadrer Onoue Masaya du 15/09/14 au 15/12/14, stagiaire japonais de M1 de l'Université de Kyoto sur des thématiques d'otolithométrie (scléro-chronologie et microchimie). De manière plus informelle, j'ai également pu suivre plusieurs stagiaires entre 2015 et 2016 sur les mesures de densité énergétique de l'anchois et de la sardine, dans l'ordre chronologique : Estelle Monge (M1, UBO), Louise Cominassi (M2, Institut Polytechnique La Salle Beauvais), Rafaëlle Holczinger (M1, UBO), Thibault Kersaudy (2ème année, Intechmer) et Thomas Guedes (Brevet de Technicien Supérieur en Analyses Biologiques et Biotechnologie, ISSAT).

Pendant ces trois ans, j'ai eu l'opportunité de présenter personnellement des résultats intermédiaires lors de trois conférences, dont voici les intitulés des présentations :

- Gatti P, Huret M, Petitgas P, Comparaison des traits d'histoire de vie de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne à travers la théorie DEB, 12ème Colloque Scientifique de l'AFH : « Les écosystèmes dans tous leurs états », **02/07/15, Montpellier, ORAL**

- Gatti P, Huret M, Petitgas P, Comparing anchovy and sardine life history traits in the Bay of Biscay in the context of DEB theory, **DEB symposium, 28/04/15, Marseille, ORAL**

- Gatti P, Huret M, Petitgas P, Migration patterns and population structure of two small pelagic species from otolith microchemistry: European anchovy (Engraulis encrasicolus) and Sardine (Sardina pilchardus) of the Bay of Biscay, **5th International Otolith Symposium (IOS), 24/10/2014, Majorque, ORAL & POSTER**

La microchimie des otolithes

Le présent manuscrit, ne présente pas exhaustivement les travaux menés dans le cadre de cette thèse. En effet, plus d'un an (en cumulé à temps plein) a été consacré à la microchimie des otolithes, si l'on comptabilise l'ensemble des étapes, du travail de laboratoire (extraction, ponçage, analyse microchimique) jusqu'aux analyses numériques sans oublier la bibliographie. Ces analyses lancées en début de première année avaient pour objectif principal de donner des informations sur les schémas de migrations de l'anchois et de la sardine dans le golfe de Gascogne. En effet l'otolithe intègre au fur et à mesure de sa croissance de nombreux éléments chimiques dans sa matrice calcifiée, et peut ainsi être considérée comme une sorte de boite noire renfermant l'histoire de vie du poisson. Malheureusement les traceurs susceptibles d'être les plus pertinents du point de vue géographique, les métaux lourds, se sont avérés difficilement décelables dans la matrice otolithique des deux espèces étudiées avec les technologies actuelles. Les éléments chimiques décelables sont relativement complexes à interpréter, dans la mesure où ils intègrent une combinaison d'effets de l'environnement et de la physiologie de l'individu. Il s'avère relativement difficile de corréler les signaux micro-élémentaires à l'environnement dans la mesure où la dispersion de ces éléments dans le milieu est relativement mal connue. De plus les mécanismes d'intégration des éléments dans la matrice de l'otolithe sont encore mal maîtrisés.

Malgré les difficultés associées à l'interprétation de cette donnée, une méthodologie originale de classification a été développée, pour rassembler des individus qui auraient vécu des « histoires de vie » similaires, au sens physiologique et environnemental, sur la base de trajectoires multi-élémentaires. Des résultats préliminaires ont permis de rassembler des individus dans des groupes relativement homogènes. Ces groupes sont soit caractérisés, pour des poissons de même âge, par des tailles similaires soit par une même zone de capture, mettant notamment en évidence des gradients côte/large ou Nord/Sud dans le golfe de Gascogne. Ces travaux ne sont pas encore tout à fait aboutis et seront probablement repris après la thèse. Pour le manuscrit, j'ai donc fait le choix d'écarter ces travaux, afin de garder un fil conducteur cohérent basé sur la comparaison des stratégies bioénergétiques des deux espèces.

Table des matières

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION 1

1.1 CONTEXTE MONDIAL DES PETITS POISSONS PELAGIQUES 2
1.2 CONTEXTE HALIEUTIQUE DANS LE GOLFE DE GASCOGNE 3
1.2.1 Ecologie et biologie des deux espèces 7
1.2.2 Croissance 8
1.2.3 Reproduction 10
1.2.4 Comportement alimentaire 19
1.3 UNE APPROCHE INTEGREE POUR COMPARER LES DEUX ESPECES : LA BIOENERGETIQUE 24
1.3.1 Mesures de la bioénergétique 24
1.3.2 Modélisation bioénergétique 26
1.4 PROBLEMATIQUE ET APPROCHES MENEES DANS LE CADRE DE LA THESE 29

CHAPITRE 2 : ETUDE DE LA CONDITION BIOENERGETIQUE DE L'ANCHOIS ET DE LA SARDINE DANS LE GOLFE DE GASCOGNE ET EN MANCHE 33

INTRODUCTION 34
RESUME DE L'ARTICLE 38
ABSTRACT 40
2.1 INTRODUCTION 41
2.2 MATERIAL AND METHODS 42
2.2.1 Sampling design 42
2.2.2 Sample processing 43
2.2.3 Statistical Analysis 44
2.3 RESULTS 44
2.3.1 Energy density against dry weight 44
2.3.2 Variation of length, weight and energy density with age 47
2.3.3 Evolution of energy density with length, area and season 49
2.4 DISCUSSIONS 52
2.4.1 Energy density against dry mass 52
2.4.2 Species and season 53
2.4.3 Area 54
2.4.4 Size and age 55
2.5 CONCLUSION 56
ACKNOWLEDGMENTS 57

CHAPITRE 3 : MODELISATION BIOENERGETIQUE DE L'ANCHOIS ET DE LA SARDINE DU GOLFE DE GASCOGNE 59

RESUME DE L'ARTICLE 60
ABSTRACT 62
3.1 INTRODUCTION 63

3.2 MATERIAL AND METHODS 64
3.2.1 Fish data *64*
3.2.2 Model *65*
3.2.3 Calibration *72*
3.2.4 Bioenergetics allocations *75*
3.3 RESULTS 76
3.3.1 Model parameters *76*
3.3.2 Model fit *78*
3.3.3 Bioenergetics allocations *82*
3.4 DISCUSSION 85
3.4.1 Data and model calibration *85*
3.4.2 Parameter values and biological traits *87*
3.4.3 Feeding strategy *89*
3.4.4 Bioenergetics allocations *90*
3.5 CONCLUSION 90
ACKNOWLEDGMENTS 91
APPENDIX A: MODEL IMPLEMENTATION BEFORE EXOGENOUS FEEDING. EARLY LIFE STAGE DEVELOPMENT WITH TEMPERATURE 91
APPENDIX B: DEB FLUXES AND EQUATIONS 92
APPENDIX C: SPAWNING WINDOWS (IN MONTHS) IMPLEMENTED PER SPECIES, SPAWNING SCENARIO AND AGE, WITH EXPECTED NUMBER OF EGG BATCHES SPAWNED DURING THE INDIVIDUAL LIFE CYCLE 93
APPENDIX D: EVOLUTION OF PREY WIDTH RANGE AS A FUNCTION OF TOTAL FISH LENGTH 93
CHAPITRE 4 : SYNTHESE ET PERSPECTIVES 95
4.1 SYNTHESE DES RESULTATS DES TRAVAUX 97
4.1.1 Condition bioénergétique *97*
4.1.2 Modélisation bioénergétique dans le cadre de la théorie DEB *98*
4.2 PERSPECTIVES 100
4.2.1 Perspectives pour palier aux limites des travaux *100*
4.2.2 Perspectives d'applications du modèle *103*
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 107

Liste des acronymes

ANR : Agence Nationale de la Recherche

AZTI : Centro Tecnológico experto en innovación marina y alimentaria

BBM : Bayesian Biomass Model, modèle d'évaluation pour le stock d'anchois du golfe de Gascogne

BIOMAN : campagne d'évaluation de la BIOMasse d'ANchois dans le golfe de Gascogne

CAPTAIN : Connaissances Améliorées à l'aide des Pêcheurs sur la sArdIne et l'ANchois de la façade Atlantique

CUFES : Continuous Underway Fish Egg Sampler

CIEM (ICES) : Conseil International pour l'exploration de la Mer

DCF : Data Collection Framework

DEB : Dynamic Energy Budget

DEPM : Daily Egg Production Method

DF : Daily Fecundity

EVHOE : EValuation Halieutique de l'Ouest de l'europe

FAO : Food and Agriculture Organisation

FFP : France Filière Pêche

GSI : Gonado-Somatic Index

HCMR : Hellenic Centre for Marine Research

IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER

ISEM : International Society for Ecological Modelling

JUVENA : campagne d'évaluation de la biomasse de JUVENiles d'Anchois

LBH : Laboratoire de Biologie Halieutique

PELGAS : campagne d'évaluation des stocks de petits PELagique dans le golfe de GAScogne

PIT Tag : Passive Integrated Transponder, marque individuelle

Ptot : Ponte totale journalière

MTE :Metabolic Theory of Ecology

NERSC : Nansen Environmental and Remote Sensing Center

SEAMAN : Spatially resolved Ecosystem models and their Application to Marine MANagement

SSB : Spawning Stock Biomass

STH : Unité Sciences et Technologies Halieutiques

TAC : Totaux Admissibles des Captures

WGHANSA : Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine

Chapitre 1 : Introduction

1.1 Contexte mondial des petits poissons pélagiques

A l'échelle mondiale les poissons appartenant à la guilde des petits poissons pélagiques participent à près du quart des pêcheries en volume, soit 15 216 439 de tonnes en 2014 (FAO). Nombre de ces espèces appartiennent à la famille des clupéidés. Parmi elles, les différentes espèces d'anchois et de sardine contribuent près 8 683 654 tonnes (FAO). Ces volumes sont largement dominés par la seule pêcherie de l'anchois du Pérou, soit 3 140 029 tonnes (FAO), pêcherie minotière principalement dédiée à l'alimentation animale et notamment pour l'aquaculture. Pikitch et al. (2014) ont évalué que les captures de petits poissons pélagiques au sens large (anchois, sardine, hareng, capelan…) rapportent près de 5,6 milliards de dollars annuellement, et si l'on considère le service écosystémique fourni par ces espèces, en supportant les stocks de leur prédateurs, elles apporteraient chaque année près de 11,3 milliards de dollars supplémentaires.

Les petits poissons pélagiques sont des organismes caractérisés par un niveau trophique intermédiaire, et assurent ainsi le transfert de biomasse depuis le plancton, dont ils se nourrissent, vers leurs prédateurs. Dans les écosystèmes d'upwelling, la communauté des petits pélagiques peut être principalement dominée par une à quelques espèces, alors que les diversités planctoniques et de prédateurs (d'autres poissons, des calamars, des oiseaux ou encore des mammifères marins) peuvent être très importantes. La résilience de ces écosystèmes dits en « taille de guêpe » (« Wasp waist ») (Cury et al., 2000) est largement contrôlée par ces espèces dominantes via des processus de « top-down » exercés sur le compartiment planctonique ou de « bottom up » exercés sur leurs prédateurs. L'altération de l'abondance et de la diversité spécifique de la communauté des petits pélagiques peut entrainer des changements majeurs à l'échelle de l'écosystème, qui pourraient ne revenir à l'équilibre que sur de longues échelles temporelles (Cury et al., 2000).

Anchois et sardines sont à travers le monde très souvent observés en sympatrie, cependant des cycles d'abondance déphasés ont été observés dans le pacifique (Schwartzlose et al., 1999). Il semblerait que ces cycles alternés ne soient pas induits par une compétition entre les deux espèces vis-à-vis de la ressource alimentaire (plancton) (Van der Lingen et al., 2006) ou de l'habitat (Barange et al., 2009). De nombreux auteurs insistent plutôt sur des réponses différentes, inhérentes à la biologie et l'écologie de ces deux espèces, aux mêmes forçages environnementaux. Des différences de stratégies alimentaires pourraient favoriser telle ou telle espèce suivant la composition de la communauté planctonique (Canales et al., 2016; Fiechter et al., 2015; Van der Lingen et al., 2006). En effet l'anchois aurait tendance à cibler des proies plus grosses que la sardine. De plus des affinité distinctes vis-à-vis de la température à des moments clés du cycle de vie ont également été observées, notamment des températures optimales pour la croissance (Takasuka et al., 2007) ou la reproduction (Takasuka et al., 2008). Bertrand et al. (2011) ont également montré que la disponibilité en oxygène n'affecte pas les deux espèces de la même manière, l'anchois étant capable de se développer dans des zones à faible

concentration en oxygène alors que la sardine évite ce type d'environnement. Les besoins respiratoires des deux espèces ainsi qu'une structure planctonique différente suivant les concentrations en oxygène permettraient d'expliquer ces affinités différentes vis-à-vis de l'environnement.

En Europe, les stocks de sardine et d'anchois font également l'objet de pêcheries importantes, notamment dans le golfe de Gascogne, en Méditerranée et en Mer Celtique. Pour l'heure, de telles alternances de biomasses n'ont pas été observées. Néanmoins des signaux contrastés, quant à l'abondance des stocks de ces deux espèces, ont été notés. Dans le golfe du Lion en Méditerranée depuis le début des années 2000, anchois et sardine montrent un faible embonpoint associé à une raréfaction des individus les plus grands et les plus âgés (Brosset et al., 2015a). Les captures de sardine sur la côte atlantique Ibérique ont diminué ces dernières années (ICES, 2016; Martins et al., 2013). Le stock d'anchois du golfe de Gascogne s'est effondré en 2005, mais s'est rétabli depuis 2010 (ICES, 2012). Par ailleurs, ces deux espèces tendent à se développer à des latitudes plus septentrionales. Des débordements du stock d'anchois du golfe de Gascogne vers la Manche ont récemment pu être mis en évidence (ICES, 2016). Enfin depuis le milieu des années 1990, les populations de ces deux espèces se sont largement développées en Mer du Nord, probablement du fait d'un réchauffement des eaux (Alheit et al., 2012) facilitant la fermeture du cycle de vie favorisant ainsi l'essor de ces populations locales (Petitgas et al., 2010).

L'anchois et la sardine sont deux espèces importantes à l'échelle des écosystèmes pélagiques du fait de leur position clé dans le réseau trophique. Ces deux espèces sont également particulièrement importantes d'un point de vue halieutique. Pourtant les mécanismes qui régissent les variations d'abondances de leurs stocks, parfois importantes, sont encore mal connus. Une littérature croissante tend à invoquer des réponses distinctes aux conditions environnementales induites par des différences écologiques et/ou de traits fonctionnels. Dans un contexte de changement climatique, susceptible de modifier de manière significative l'environnement et donc d'affecter les espèces marines. Il apparait donc essentiel d'affiner la connaissance biologique jusqu'à un niveau suffisant permettant de mieux comprendre les réponses respectives de ces deux espèces.

1.2 Contexte halieutique dans le golfe de Gascogne

Les captures totales (toutes pêcheries confondues) d'anchois européens (*Engraulis encrasicolus*) et de sardine (*Sardina pilchardus*), étaient de l'ordre de 123 048 tonnes et 270 320 tonnes en 2014 dans les eaux européennes (FAO). En 2015 en France la sardine était la seconde espèce débarquée en criée après le merlu avec 13 736 tonnes, ce qui en valeur représentait 11,646 millions d'euros, soit la onzième espèce débarquée en valeur (FranceAgriMer, 2016). L'anchois ne représente

qu'un faible volume à l'échelle des pêcheries française mais 3,869 millions d'euros en valeur, soit à la 17ème place (FranceAgriMer, 2016).

Dans le golfe de Gascogne les pêcheries de ces deux espèces sont historiquement essentiellement portées par la France et l'Espagne. En 2015, 4 261 et 23 994 tonnes d'anchois et 15 854 et 13 055 tonnes de sardine ont été pêchées dans le golfe de Gascogne respectivement par la France et l'Espagne (Figure 1). L'Espagne dispose de l'essentiel du quota (22 500 sur 25 000 tonnes en 2015) mais en rétrocédait 10% à la France, suivant l'accord de Bilbao, revu à la baisse en 2015 à 5%. Les captures de ces deux espèces montrent une forte variabilité interannuelle en lien avec la variabilité du recrutement. Entre 2002 et 2005 les captures d'anchois ont très fortement chuté, probablement du fait de mauvais recrutements associés à une trop forte pression de pêche sur un stock fragilisé. Un moratoire est alors apparu en 2006 interdisant la pêche de cette espèce jusqu'en 2010. Depuis les captures semblent en nette progression et ont atteint 24 418 tonnes en 2015. Les captures de sardine dans le golfe de Gascogne sont en nette augmentation depuis 2010 et on atteint 28 909 tonnes en 2015.

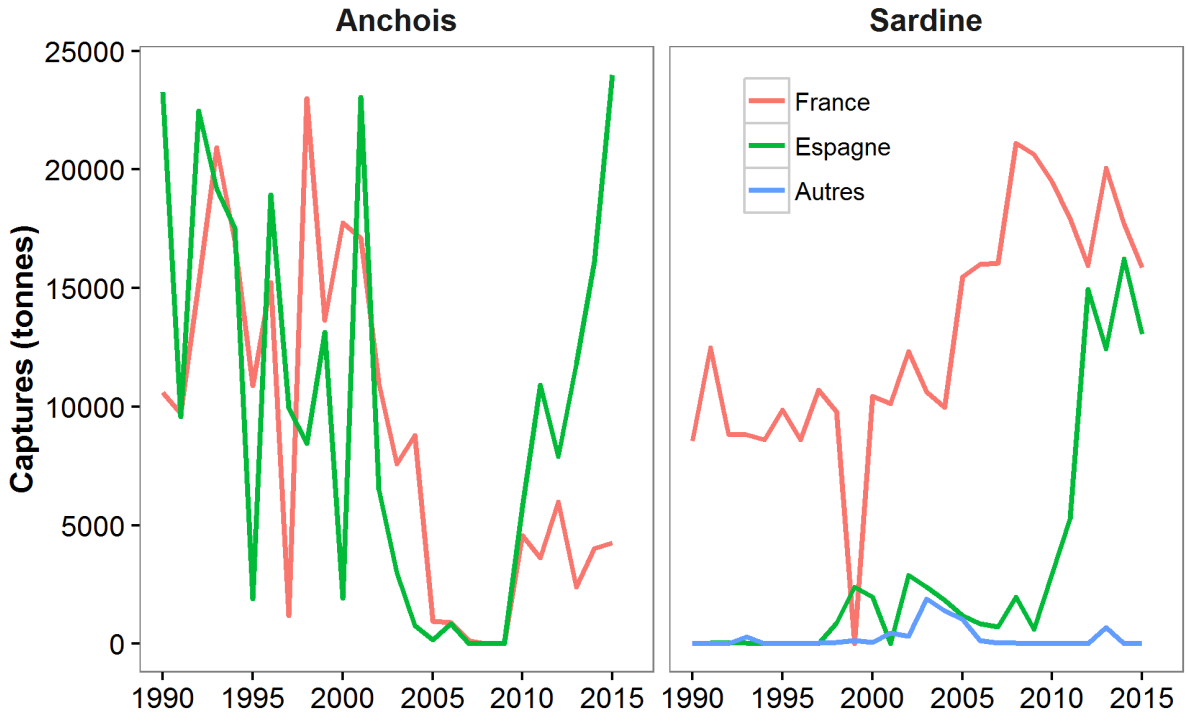


Figure 1. Répartition des captures d'anchois et de sardine dans le golfe de Gascogne (Zone CIEM VIII a, b et c) (ICES, 2016) sur la période 1990-2015

Le stock d'anchois du golfe de Gascogne est évalué au niveau européen par le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) et en particulier par le groupe WGHANSA (Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine). Le WGHANSA sur la base des captures déclarées pour cette espèce ainsi que sur la base de données collectées lors de plusieurs campagnes halieutiques

émet un avis de TAC (Totaux Admissibles des Captures) qui est ensuite négocié au niveau du conseil des ministres. Une première campagne BIOMAN (évaluation de la BIOMasse d'ANchois dans le golfe de Gascogne) menée par l'institut basque espagnol AZTI (Centro Tecnológico experto en innovación marina y alimentaria) a lieu en mai dans le golfe de Gascogne, et fournit un premier indice d'abondance via une estimation de la ponte. Lors de cette campagne de nombreux échantillons de plancton et en particulier d'ichtyoplancton (œufs et larves de poissons) sont prélevés par le biais de filets verticaux (Pairovet). Cet indice DEPM (Daily Egg Production Method) consiste à estimer la ponte totale journalière sur l'ensemble de la zone (Ptot) pour en déduire la biomasse féconde (SSB) par le biais d'une fécondité moyenne (Daily Fecundity : DF). Une seconde campagne, menée par l'IFREMER de fin avril à début juin, la campagne PELGAS (Doray et al., 2014) (évaluation des stocks de petits PELagique dans le golfe de GAScogne) fournit un indice d'abondance par méthode acoustique. Lors de PELGAS de nombreuses pêches d'identification sont réalisées pour associer les biomasses acoustiques aux espèces et aux âges. Alors que ces deux premières campagnes ont lieu aux alentours du pic de ponte de l'anchois, la dernière campagne JUVENA, menée par l'AZTI depuis 2003 se déroule au mois de septembre. La campagne JUVENA a pour but d'estimer l'abondance des juvéniles, la biomasse d'âge 0 née au printemps précédent. Les différents indices fournis par les campagnes associés aux données de captures permettent de renseigner le modèle d'évaluation, BBM (Bayesian Biomass Model, Ibaibarriaga et al., 2008), utilisé en routine par le WGHANSA. Ces différents indices d'abondance montrent des valeurs absolues sensiblement différentes (Figure 2), mais tendent à mettre en évidence une augmentation significative de la biomasse du stock depuis 2010, pour atteindre 147 485 tonnes en 2015, un record depuis le début des années 2000.

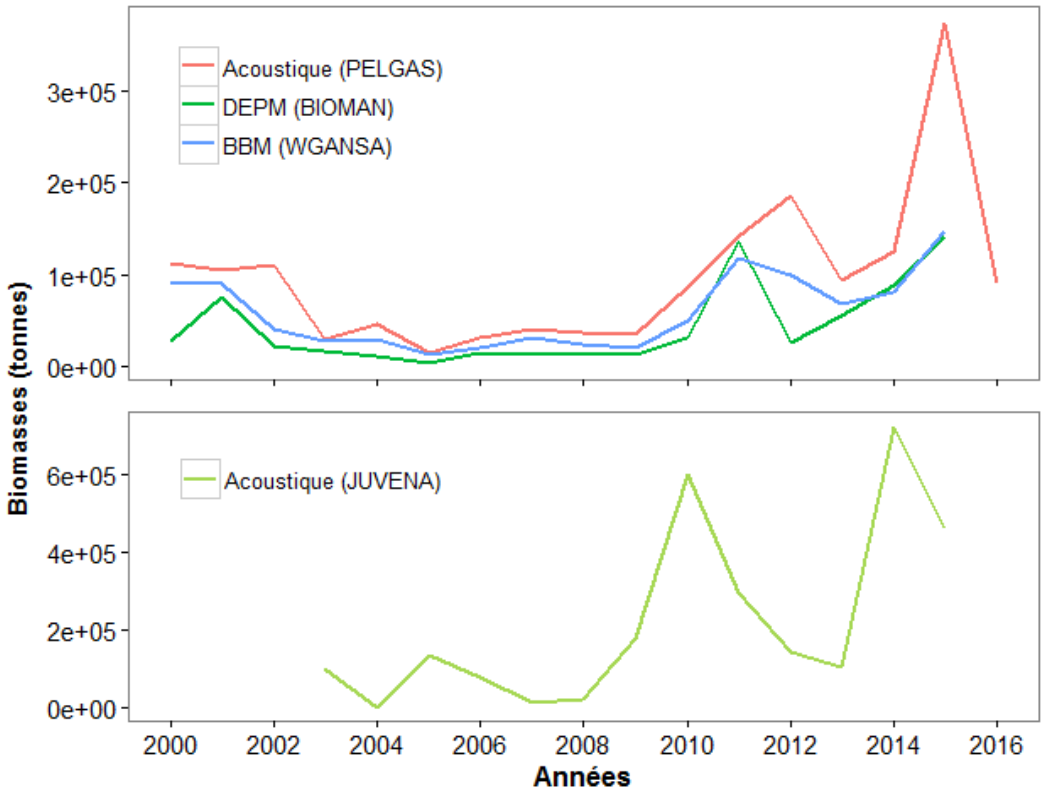


Figure 2. Liste des indices de biomasses d'anchois pour le golfe de Gascogne fournie par le CIEM (WGANSA) (ICES, 2016)

La pêcherie de sardine n'est pour le moment pas soumise à une gestion par TAC et quotas. Néanmoins, les récents signaux observés pour cette espèce en méditerranée, ainsi que sur la côte atlantique du Portugal et de l'Espagne, laissent présager une évaluation plus rigoureuse dans les années à venir. Les campagnes dédiées à l'anchois permettent d'ores et déjà de calculer des indices d'abondance pour cette espèce. Lors de la campagne PELGAS, l'indice de biomasse acoustique disponible pour l'anchois l'est aussi pour la sardine (Figure 3). Depuis 2000, l'emploi du CUFES (Continuous Underway Fish Egg Sampler) permet également de suivre la ponte des deux espèces et sur la campagne PELGAS permet d'aboutir à une estimation de la ponte totale journalière (Ptot) à l'échelle du golfe de Gascogne (Gatti, 2012; Petitgas et al., 2009). Ce dernier indice n'est pour le moment pas intégré dans la procédure d'évaluation du WGHANSA, un effort de validation lors de « Benchmark » serait nécessaire pour permettre son utilisation en routine et comparer les estimations respectives de l'IFREMER et de l'AZTI (Figure 3). Mais à l'avenir cet indice pourrait participer à l'évaluation des stocks d'anchois et de sardine du golfe de Gascogne.

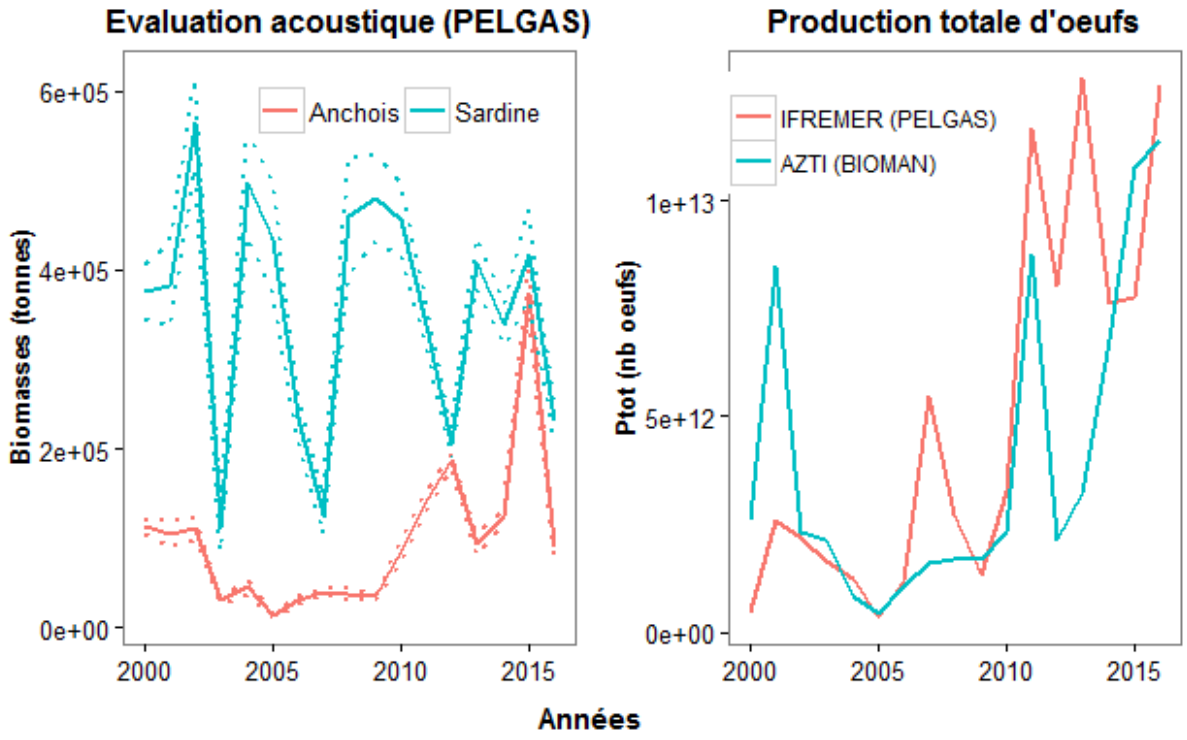


Figure 3. Indices de biomasses pour l'anchois et la sardine du golfe de Gascogne calculés à partir des données de la campagne Ifremer PELGAS (à gauche). Ptot pour l'anchois du golfe de Gascogne calculées suivant les procédures de l'Ifremer et de l'AZTI (à droite).

1.2.1 Ecologie et biologie des deux espèces

L'anchois et la sardine du golfe de Gascogne sont relativement proches du point de vue taxonomique, tous deux membres du sous ordre des clupeoidei (Table 1). Ils se distinguent nettement par leurs aspects morphologiques (Figure 4), l'anchois est marqué par une forme plus allongée et cylindrique, mais surtout par son museau arrondi très caractéristique. La sardine est à la fois plus haute (plus trapue) et plus comprimée sur les flancs. Ces deux espèces se démarquent par bien d'autres aspects, notamment la taille, le poids mais aussi par leur cycle de vie, leur longévité, leurs préférences alimentaires ainsi que leur stratégies de reproduction. Cette partie est dédiée à la description de la biologie de ces deux espèces et notamment à inventorier et comprendre leurs différences.

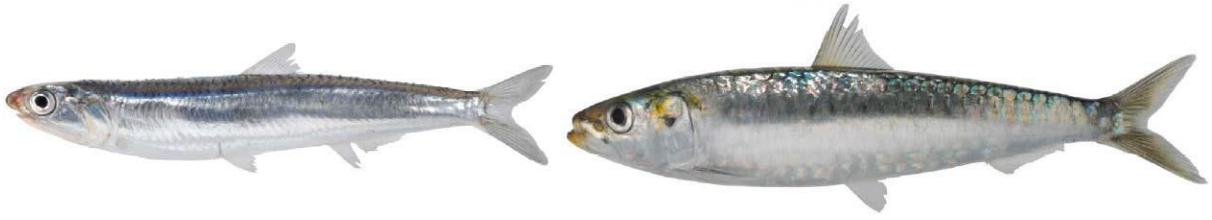


Figure 4. Photographies d'anchois (à gauche) et de sardine (à droite). Photos Samuel Iglésias MNHN (Iglésiais, 2014)

Table 1. Classification de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne

	Anchois	**Sardine**
Règne	Animaux	
Phylum	Chordés	
Subphylum	Vertébrés	
Super-Classe	Gnathostomes	
Classe	Actinoptérygiens	
Ordre	Clupeiformes	
Sous-ordre	Clupeoidei	
Famille	Engraulidae	Clupeidae
Sous-famille	Engraulinae	Alosinae
Genre	*Engraulis*	*Sardina*
Espèce	*encrasicolus*	*pilchardus*

1.2.2 Croissance

La figure 5 représente l'évolution de la longueur totale et du poids des deux espèces mesurées à bord du R/V Thalassa lors des campagnes PELGAS et EVHOE (Duhamel et al., 2014) de 2003 à 2013. La première campagne à lieu au printemps et la seconde, dédiée à l'évaluation des stocks d'espèces démersales, à lieu à l'automne. La sardine est évidemment plus grande, avec une taille maximale de 28 cm contre 21 cm pour l'anchois, et plus lourde, avec un poids maximal de 140 g contre 75 g pour l'anchois, mais montre également une plus grande longévité. L'anchois a en effet un cycle de vie très court, et aucun individu de plus de 5 ans n'est observé. La biomasse du stock d'anchois du golfe de Gascogne est ainsi très largement dominée par des individus de 2 ans et moins, rassemblant 97 % de la biomasse et des effectifs (ICES, 2016). Au contraire il est courant d'observer dans le golfe de Gascogne des sardines ayant jusqu'à 10 ans. Pour l'anecdote, la plus vieille sardine recensée à ce jour dans le golfe de Gascogne, avait 14 ans. L'anchois montre également une croissance très rapide et a réalisé l'essentiel de sa croissance à 2 ans, alors qu'il faut de 3 à 4 ans à la sardine pour faire de même. Néanmoins il s'agit de deux espèces à croissance très rapide, notamment durant leurs premières années de vie.

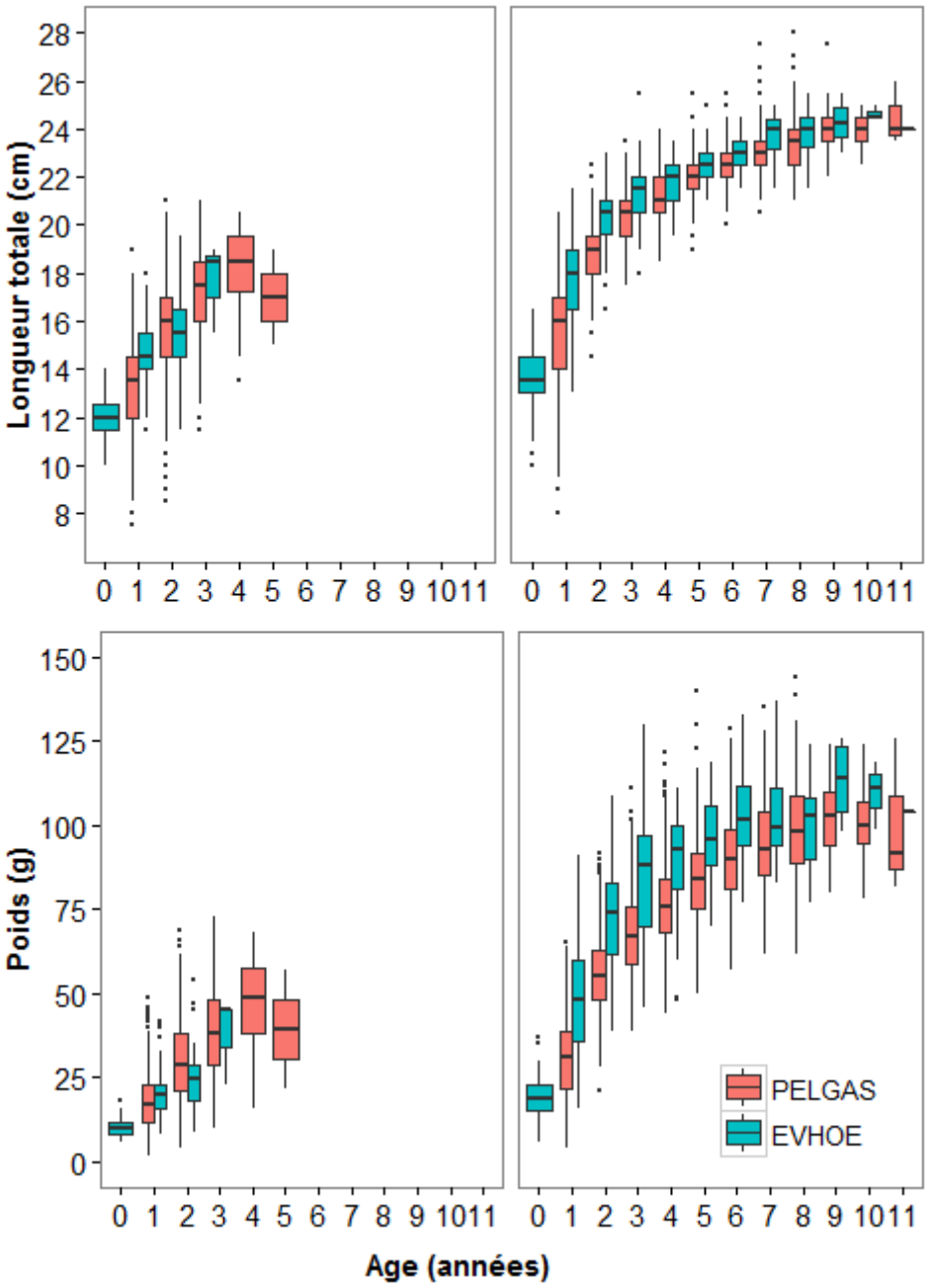


Figure 5. Taille et poids aux âges de l'anchois (à gauche) et la sardine (à droite) observés lors des campagnes IFREMER PELGAS et EVHOE dans le golfe de Gascogne

Les deux campagnes ne montrent pas rigoureusement les mêmes schémas de croissance en longueur. Les protocoles de collecte des deux campagnes se distinguent du fait de leurs objectifs respectifs, mettant en œuvre un chalut pélagique dans le cadre de PELGAS et un chalut de fond dans le cadre d'EVHOE. L'anchois est connu pour son comportement nycthéméral, évoluant près du fond la journée et plus en surface durant la nuit, du printemps à l'automne (Massé, 1996), alors qu'en hiver il semble rester proche du fond (Fage, 1911). Un biais d'observation dû au protocole peut ainsi être partiellement écarté, au moins pour l'anchois. Toutefois les petits pélagiques ne sont pas spécifiquement ciblés lors d'EVHOE et le nombre d'échantillons est bien moindre qu'au printemps. En effet sur la série

2003-2013 5 337 anchois et 7 813 sardines ont été mesurés lors des campagnes PELGAS contre 301 anchois et 697 sardines à l'automne. La représentativité des échantillons collectés lors d'EVHOE peut ainsi être remise en cause. Néanmoins cette dernière campagne permet de collecter des juvéniles, individus d'âge 0, nés au printemps et qui de ce fait ne pourraient être observés lors de PELGAS. Pour la sardine, les tailles aux âges se démarquent nettement entre les deux campagnes, les individus d'automne étant plus grands, et ce jusqu'à environ deux ans. Passé deux ans, les tailles observées à l'automne d'une année n sont en moyenne sensiblement égales à celles observées au printemps de l'année n+1. Ce pattern est également observé chez l'anchois mais s'avère bien plus flou. Le printemps et l'été sont caractérisés par une grande abondance de nourriture, notamment de zooplancton, contrairement à l'hiver. La croissance de ces deux espèces est donc principalement supportée par ces périodes productives. Le poids montre une évolution similaire avec l'âge, mais l'écart saisonnier reste plus marqué. La productivité printanière et estivale permet à ces espèces d'assurer leur croissance mais aussi de stocker des réserves de gras, la condition corporelle (ou embonpoint) de ces petits poissons pélagiques est donc meilleure à l'automne. De plus l'hiver, l'abondance de nourriture diminue très fortement, les poissons sont ainsi contraints de puiser dans leurs réserves pour palier à ce manque, ce qui induit une perte de poids entre l'automne et le printemps. Encore une fois cette observation s'avère moins claire chez l'anchois, ce qui est probablement dû au nombre d'échantillons pour cette espèce ainsi qu'à son cycle de vie très court ne permettant pas d'observer de réelles tendances.

1.2.3 Reproduction

1.2.3.1 Phénologie de la ponte

En routine lors des campagnes halieutiques et des mesures biologiques en criée (échantillonnage commercial pour la DCF, Data Collection Framework), de nombreuses dissections sont réalisées pour estimer qualitativement l'état sexuel des deux espèces. Ces estimations de la maturité sexuelle sont basées sur la nomenclature définie par le CIEM (ICES, 2008). Six stades de maturités sont ainsi décrits : « 1 immature ou au repos », « 2 en développement », « 3 ponte », « 4 en ponte », « 5 post-ponte partielle », « post-ponte ». Les stades 1, 2 et 6 sont considérés comme non actifs (ou non matures) alors que les stades 3 à 5 sont dits actifs ou matures. La figure 6 illustre ainsi la fraction mensuelle d'individus montrant des stades de maturité sexuelle 3, 4 ou 5.

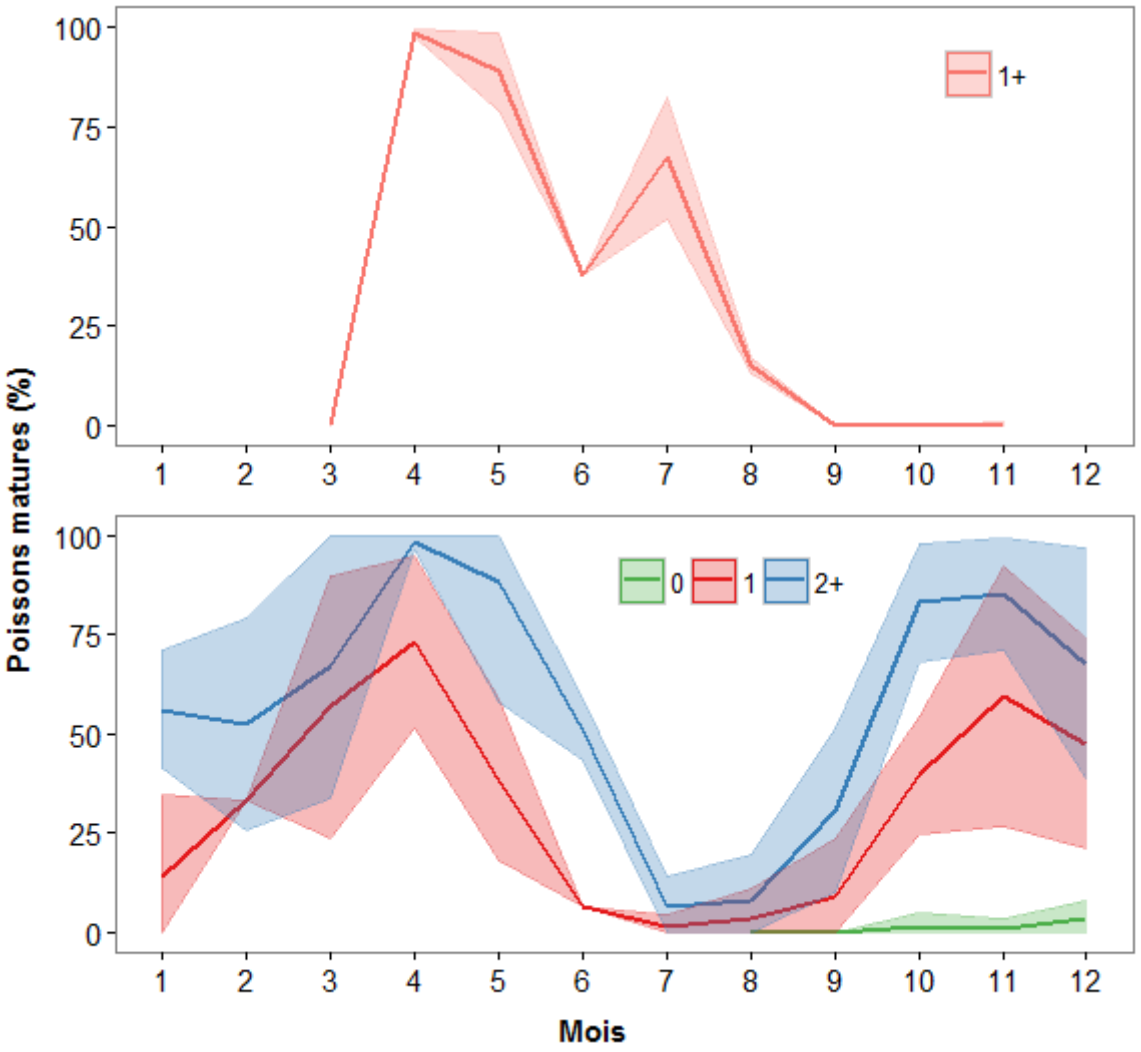


Figure 6. Evolution mensuelle de la fraction d'individus matures chez l'anchois (en haut) et la sardine (en bas)

La saison de ponte de l'anchois débute en avril et s'étend jusqu'à août, avec un pic entre mai et juin (Motos, 1996). L'anchois est mature dès l an, et montre dès lors une période sensiblement équivalente à celle des individus plus vieux. La sardine montre une période de ponte bien plus large, couvrant presque toute l'année à l'exception de la période estivale (juillet-août), l'activité de reproduction aurait toutefois tendance à diminuer durant l'hiver aux mois de janvier et février. Cette dernière observation est toutefois à prendre avec précaution en lien avec le faible nombre d'échantillons à cette période, non couverte par les campagnes. La sardine est également mature dès un an mais ces jeunes individus se reproduisent durant une période plus restreinte que les individus de deux ans et plus. Nunes et al. (2011) ont montré une évolution très similaire de la maturité sexuelle pour la sardine du Portugal, en se basant sur des indices quantitatifs que sont les indices gonado-somatiques (GSI, ratio entre la masse des gonades et celle de l'individu). Ces auteurs ont notamment décrit une évolution de la maturité sexuelle distinguant les individus d'âge 1 et 2 des d'individus de 3 ans et plus. Par ailleurs ils n'observent pas d'arrêt de la ponte en hiver mais une reproduction en continu de septembre-octobre

jusqu'à avril-mai, par contre ils observent un arrêt de la ponte plus précoce entre juin et juillet. Ces décalages de ponte entre le golfe de Gascogne et l'ouest du Portugal sont très probablement dus à un décalage dans le cycle saisonnier en température lié à la latitude. En effet le signal en température semble être l'origine du contrôle de la phénologie de la reproduction (Coombs et al., 2006; Planque et al., 2007; Stratoudakis et al., 2007). La plupart des auteurs se sont attachés à décrire la ponte en fonction de la température de surface, à l'exception de Planque et al. (2007), qui ont notamment montré l'importance de la température de fond pour l'anchois. Coombs et al. (2006) a décrit une gamme de températures optimales pour la ponte de sardine comprise entre 14.7 et 16.5°C, ce qui a été confirmé par les travaux de Stratoudakis et al. (2007), ajoutant que des températures en dessous de 12 et au-delà de 16°C sont généralement évitées. Les observations de Planque et al. (2007) tendent pourtant à montrer que pour la sardine la gamme de température de surface favorable à la ponte est plutôt de l'ordre de 12.5°C à 15°C. Dans le cas de l'anchois, les œufs sont observées, suivant les auteurs, à des températures de surface comprises entre 14.5°C et 19°C (Planque et al., 2007) ou entre 14°C et 18°C (Motos, 1996).

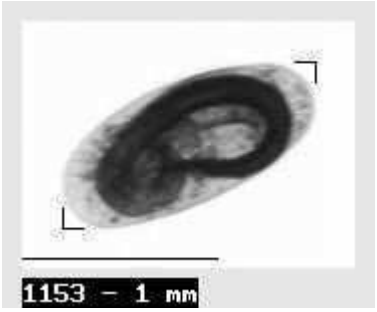
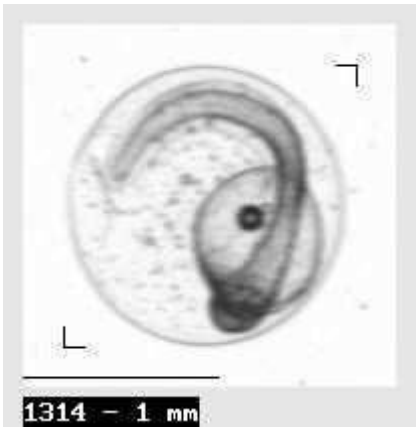
L'anchois et la sardine pondent plusieurs fois pendant la saison de ponte. Ces deux espèces sont qualifiées de « multiple egg batch spawner », soit littéralement de pondeurs par lots multiples. La fréquence des lots (batch frequency) est de 0,4 pontes par jour pour l'anchois du golfe de Gascogne et 0,11 pontes par jour pour la sardine ibérique (Ganias, 2014), soit un intervalle entre les pontes de l'ordre de deux à trois jours pour l'anchois, pouvant varier de 2 à 5 jours (Motos, L., 1996), et de neuf jours environ pour la sardine. La fécondité par ponte de ces espèces est très fortement corrélée à la masse corporelle (Nunes et al., 2011), de sorte qu'elle est souvent exprimé par rapport à la masse de l'individu (fécondité relative). La fécondité relative est de l'ordre de 478,9 œufs par gramme pour l'anchois et 384 œufs par gramme pour la sardine (Ganias, 2014). Ces paramètres, que sont la fréquence de ponte et la fécondité relative, sont traditionnellement évalués dans le cadre des campagnes halieutiques en vue notamment de la DEPM, mais peuvent être sujets à de fortes variations interannuelles ou suivant les zones (Nunes et al., 2011). Zwolinski et al. (2001) ont également montré une évolution de la fécondité relative de la sardine au cours de la saison de ponte, suivant une augmentation jusqu'à un optimum puis une décroissance, en lien avec la condition du poisson. L'intervalle entre les pontes peut également varier suivant la température (Yoneda et al., 2014).

Le nombre d'évènements de ponte est déterminé à la fois par les réserves énergétiques accumulées par les individus avant le démarrage de la saison de ponte, ainsi que par l'énergie qu'ils captent via la nourriture, pendant cette même période de ponte. De plus, dans l'ovaire pendant la saison de ponte des ovogonies se différencient continuellement pour donner des ovocytes. On parle de ponte indéterminée. Il est donc difficile de quantifier la fécondité absolue de ces deux espèces, en se basant sur une seule observation (dissection et observation microscopique des ovaires et des stades de maturité des ovocytes). L'allocation énergétique pour la reproduction chez les poissons peut être classée selon un gradient : « Income-Capital Spawner », les premiers profitant de l'énergie acquise pendant la période

de reproduction (Income) et les seconds mobilisant des réserves énergétiques accumulées (Capital) avant cette période de reproduction (McBride et al., 2015). Il s'agit là d'une échelle continue plus que d'une classification exclusive. Du fait de leur stratégie de reproduction anchois et sardine adoptent une combinaison des deux stratégies. Néanmoins la sardine est plutôt dite « Capital » alors que l'anchois est plutôt dit « Income » (Ganias et al., 2007). En effet l'anchois pond au printemps lors du bloom de zooplancton, et peut donc mettre à profit cet apport énergétique directement pour la ponte alors que la sardine pond plus tôt dans la saison (fin d'hiver début de printemps) et est donc sujette à puiser dans ses réserves. Toutefois cette stratégie ne semble pas associé à un genre taxonomique mais plus au décalage entre phénologie de la ponte et bloom zooplanctonique (McBride et al., 2015), l'anchois du japon (*Engraulis japonicus*) est ainsi un « income breeder » alors que l'anchois de Californie (*Engraulis mordax*) est plutôt un « capital breeder » (Hunter and Leong, 1981; McBride et al., 2015).

Les œufs des deux espèces se distinguent aisément notamment par leur taille (Table 2). L'œuf d'anchois a une forme très caractéristique de pseudo-ellipsoïde, et le vitellus représente environ 90%. L'œuf de sardine est plus gros et sphérique marqué par un vitellus plus restreint (environ 20% du volume) et un globule lipidique. Le contenu énergétique ainsi que la taille des œufs semblent très variables et sont notamment influencés par la température ou la disponibilité en nourriture de l'environnement dans lequel évoluent les femelles matures (Yoneda et al., 2014).

Table 2. Œufs d'anchois et de sardine

	Anchois	**Sardine**
Photographies faites par le Zoocam durant PELGAS 2015		
Diamètre (mm) (Huret et al., 2016)		1,608
Diamètre du vitellus (mm)		0,964
Diamètre d'une sphère de volume équivalent (mm)	0,855	
Diamètre du grand axe (mm)	1,428	
Diamètre du grand axe (mm)	0,662	
Energie densité ($J.œuf^{-1}$)*	0,66	1,11

* Estimations explicités dans le Chapitre 3

1.2.3.2 Distribution spatiale de la ponte

La distribution spatiale de la ponte au printemps pour les deux espèces est suivie en routine depuis 2000 (Figure 7 et 8), et se démarque pour les deux espèces suivant les années. La ponte de l'anchois s'étend principalement sur le plateau continental du sud du golfe de Gascogne jusqu'au 47ème parallèle, les plus grosses concentrations d'œufs étant traditionnellement observées aux alentours du panache estuarien de la Gironde et proche des accores (rupture du plateau continental) du plateau des landes. La ponte de la sardine couvre l'essentiel du golfe et probablement plus au Nord. Au sud les œufs de sardine sont essentiellement concentrés sur le plateau continental alors que passé le 45ème parallèle on observe deux patchs, un premier très côtier et un second plus restreint sur les accores. Bien qu'il y ait des variations interannuelles et que ces deux patchs ne soient pas systématiquement démarqués, ce schémas est assez récurrent.

A l'automne, durant la campagne EVHOE, le CUFES a été mis en œuvre en 2014 et 2015. La ponte a principalement lieu à la côte, à des profondeurs inférieures à 100 m, et en particulier au sud de la Gironde. Ici encore le protocole d'EVHOE, est susceptible de masquer certains aspects. La mise en œuvre du CUFES est faite de manière plus opportuniste, contrairement aux radiales PELGAS inchangées d'une année sur l'autre, au gré des coups de chaluts sélectionnés aléatoirement par strate de profondeur (plan aléatoire stratifié) dans le golfe de Gascogne. La couverture spatiale est nettement moins bonne au nord à la côte et de manière générale la distribution des stations ne permet pas d'observer de potentiels gradients bathymétriques. D'autre part les pontes observées sont loin d'égaler en absolu celles du printemps (Figure 9), au maximum 20 contre 3 000 œufs par 10 m^3 d'eau de mer filtrée par le CUFES. Aucun œuf d'anchois n'a été observé lors de ces deux campagnes.

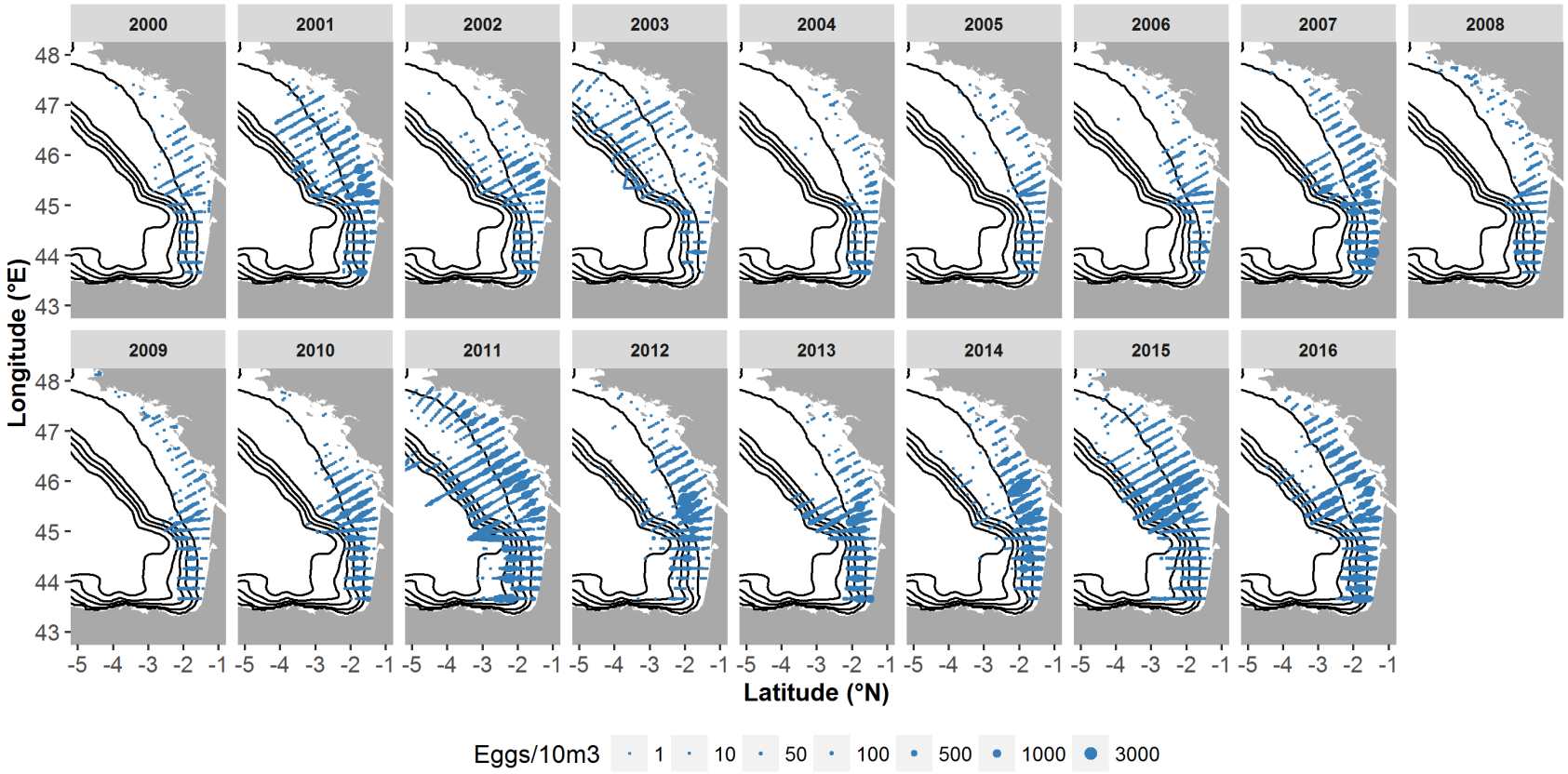


Figure 7. Cartographie de la ponte d'anchois observée lors de la campagne PELGAS par le biais du CUFES sur la série 2000-2016.

Les lignes noires représentent les isobathes de 100 à 500 m.

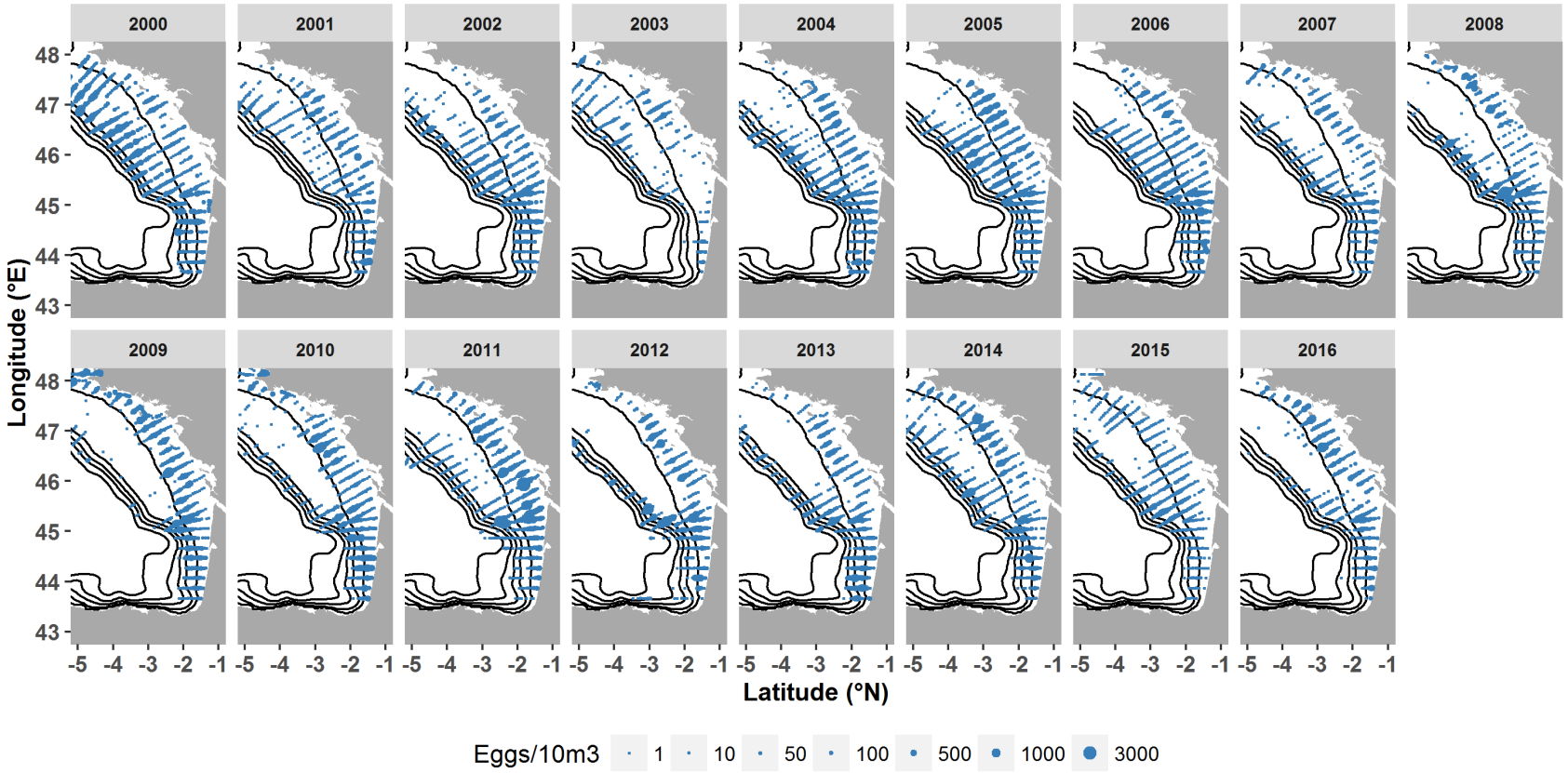


Figure 8. Cartographie de la ponte de sardine observée lors de la campagne PELGAS par le biais du CUFES sur la série 2000-2016

Les lignes noires représentent les isobathes de 100 à 500 m.

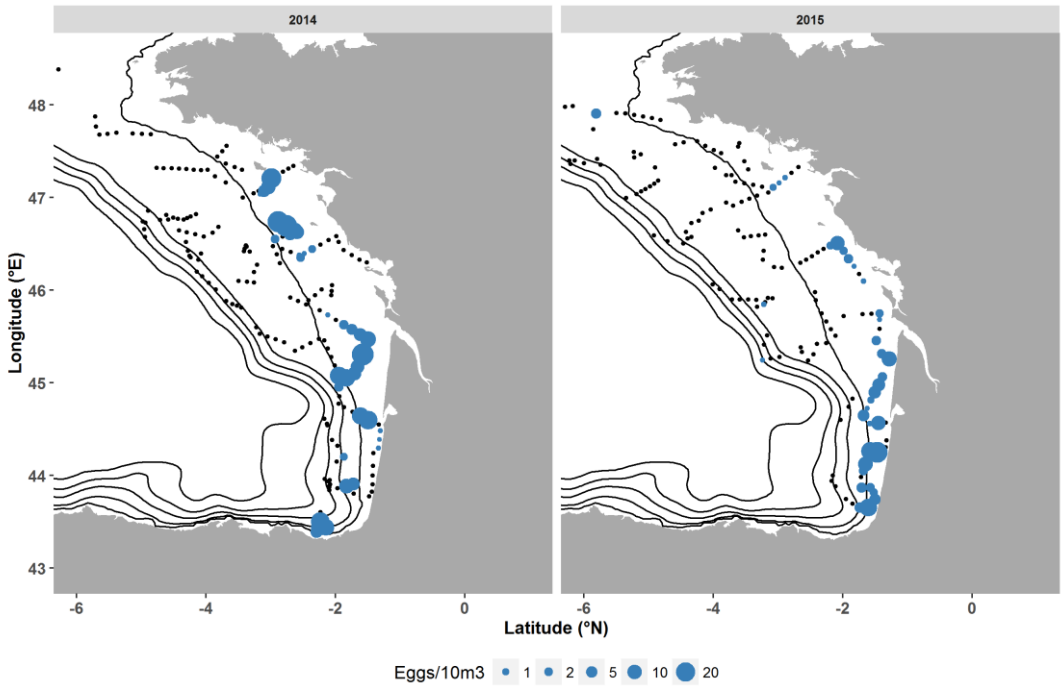


Figure 9. Cartographie de la ponte de sardine observée lors de la campagne EVHOE par le biais du CUFES en 2014 et 2015. Les lignes noires représentent les isobathes de 100 à 500 m.

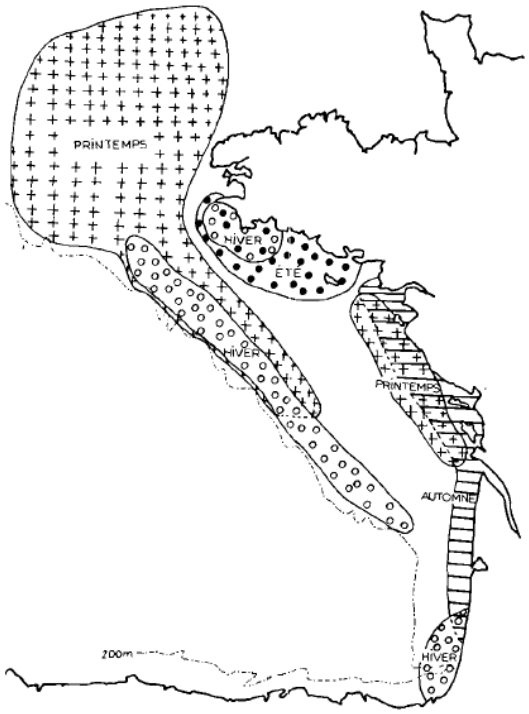


Figure 10. Distribution de la ponte de sardine observée par prélèvement verticaux (filet Hensen) (Arbault et Lacroix, 1971)

Arbault et Lacroix (1971) avaient déjà décrit la distribution de la ponte de sardine et son évolution saisonnière (Figure 10). Toutefois, cette dernière carte date d'il y a plus de 40 ans, la distribution de la ponte a pu évoluer depuis. Bellier et al. (2007) ont notamment montré une expansion vers le nord des aires de ponte entre 1967–72 et 2000–2004. Néanmoins, les observations de PELGAS et EVHOE sont relativement cohérentes avec le schéma proposé par Arbault et Lacroix (1971). On retrouve notamment l'occurrence de deux patchs au printemps, un premier à la côte et un second aux accores. La ponte à l'automne reste très côtière et s'étend de l'estuaire de la Loire jusqu'au Sud du golfe de Gascogne.

1.2.4 Comportement alimentaire

Anchois et sardines se nourrissent de plancton et en particulier de méso-zooplancton, une grande variété d'organismes ont ainsi pu être recensés dans leurs estomacs : copépodes, cladocères, mysidacés, euphasiacés, œufs et larves de poissons (cannibalisme parfois), larves de décapodes, appendiculaires, ciliés, cirripèdes, gastéropodes, vers polychaetes, chaetognathes ainsi que des organismes phytoplanctoniques, notamment des diatomées et dinoflagellés (Bachiller et Irigoien, 2013, 2015, Costalago et al., 2014, 2015, 2015; Garrido et al., 2008; Nikolioudakis et al., 2012, 2014, Plounevez and Champalbert, 1999, 2000; Tudela et al., 2002). Cette liste n'est d'ailleurs probablement pas exhaustive. Malgré cette grande diversité, les copépodes, tous stades de développement confondus (œufs, larves, copépodites et adultes), semblent dominer largement le régime alimentaire de ces deux espèces. En effet les copépodes peuvent constituer plus de 80 à 90% du régime alimentaire de l'anchois et de la sardine, que ce soit en nombre ou en apport de carbone (Nikolioudakis et al., 2012, 2014). Plusieurs auteurs ont montré une forte variabilité saisonnière du régime alimentaire (Costalago et al., 2014, 2015; Garrido et al., 2008; Nikolioudakis et al., 2011, 2012, 2014) en lien avec la phénologie du plancton.. De même la zone géographique impacte le régime alimentaire de ces deux espèces (Costalago et al., 2015; Rumolo et al., 2016). Les œufs de poissons, riche en lipides, participent parfois très fortement au régime alimentaire, notamment aux apports en carbone, comme c'est le cas en hiver sur la côte ibérique (Costalago et al., 2015; Garrido et al., 2008). Cette forme de prédation intraguilde (Bachiller et al., 2015) pourrait être invoquée comme une forme de rétrocontrôle des populations de petits pélagiques, la prédation par la sardine exercée sur les œufs d'anchois pouvant représenter jusqu'au tiers de la mortalité de ces derniers. La contribution du phytoplancton est généralement négligée. En effet, bien qu'étant très souvent observé dans les contenus stomacaux et pouvant surpasser largement en nombre les autres proies, il ne participe que de manière très faible aux apports en carbone (Costalago et al., 2014; Nikolioudakis et al., 2012). Les organismes figurant au menu des petits poissons pélagiques ne sont pas équivalents en terme d'apports énergétiques, les récents travaux conduits dans le cadre de la thèse d'Aurélie Dessier ont permis de montrer une forte variabilité du contenu énergétique de différents taxons planctoniques dans le golfe de Gascogne (Dessier, 2015). De manière plus globale, la ration journalière

ingérée par ces deux espèces est, suivant les auteurs, de l'ordre de 2 à 4% de leur masse corporelle (Nikolioudakis et al., 2011, 2014; Plounevez et Champalbert, 2000).

Ces deux espèces sont connues pour adopter deux modes d'alimentation que sont le « filter feeding » et le « particulate feeding ». Le premier mode alimentaire correspond à une activité de filtration peu sélective, l'animal ingérant, en nageant bouche ouverte, presque passivement les organismes planctoniques qui se trouvent sur son chemin. Le second mode est actif et plus sélectif, et est notamment consacré à la capture de proies plus grosses. Après avoir repéré visuellement une proie le poisson s'en empare. L'utilisation de ces deux modes d'alimentation est vraisemblablement régie par la nature et la disponibilité des proies. Les travaux de Van der Lingen et al. (2006), portant sur l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, et la sardine, *Sardinops sagax*, du Benguela, ont pu mettre en évidence une utilisation différenciée de ces deux modes d'alimentation en lien avec la taille des proies disponibles. La sardine se nourrit principalement par « filter feeding » et ne passe à un mode de « particulate feeding » que lorsque les proies disponibles dépassent les 1 200 µm alors que l'anchois utilise principalement le second mode d'alimentation et ne se nourrit par filtration que lorsque la taille des proies est en deçà de 700 µm (Van der Lingen et al., 2006).

Anchois et sardines se distinguent par leurs caractéristiques morphologiques et notamment leur appareil buccal. L'anchois est caractérisé par un très fort ratio entre sa taille et l'ouverture de sa bouche comparé aux autres espèces de petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne (Bachiller and Irigoien, 2013). La sardine dispose d'une capacité d'ouverture bien plus faible. Les deux espèces disposent de cinq arcs branchiaux munis de branchiospines, elles même ornées de denticules (Figure 11). Le nombre de branchiospines augmente avec la taille de l'individu, mais conduit à un chevauchement plus fort chez la sardine lui offrant ainsi une plus grande finesse de filtration et donc une plus grande efficacité vis-à-vis de la capture de petites proies (Van der Lingen et al., 2006).

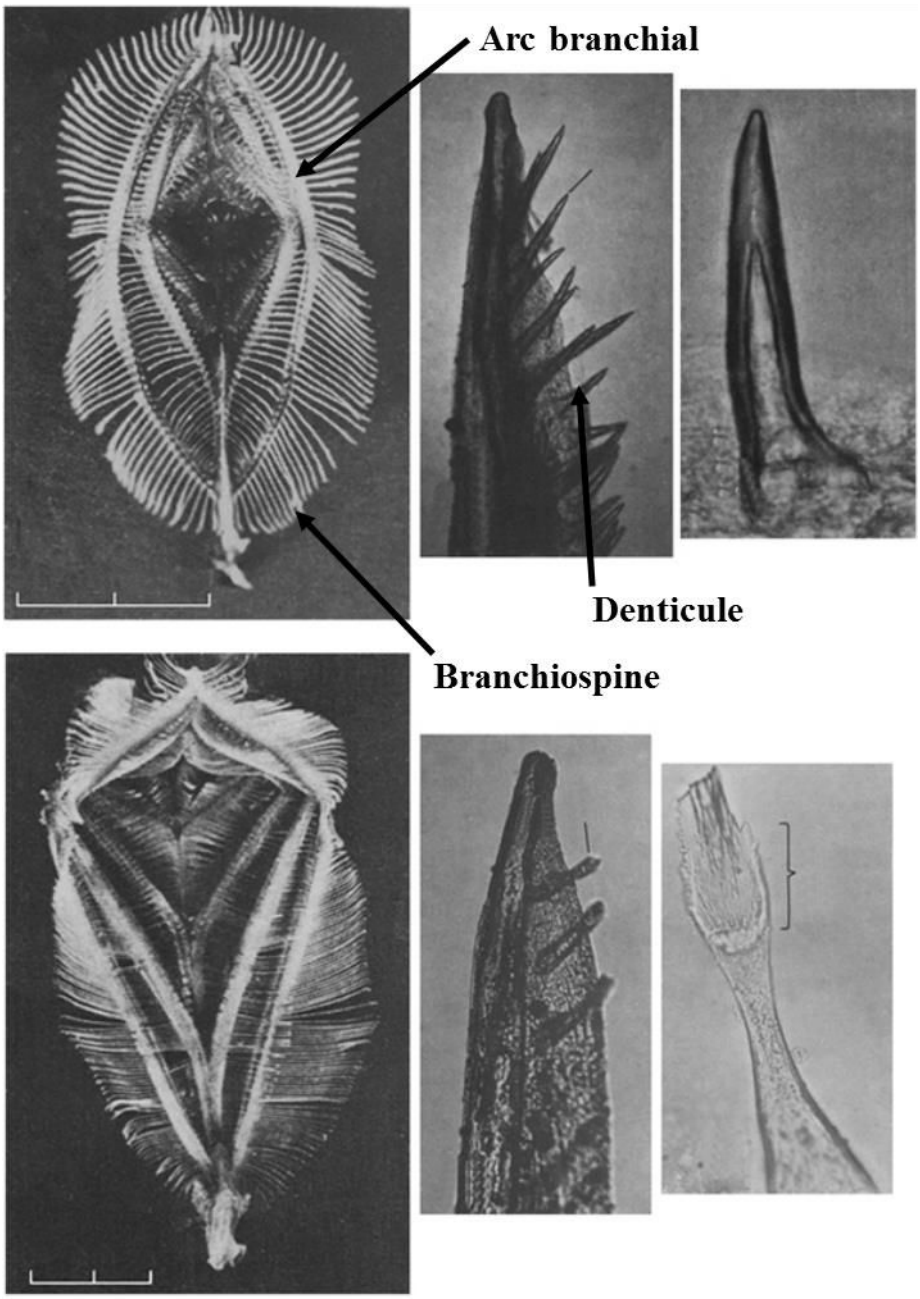


Figure 11. Illustration de la structure de l'appareil branchial de l'anchois (en haut) et de la sardine (en bas) du Benguela (King and Macleod, 1976; Van der Lingen et al., 2006)

Van der Lingen et al., (2006) ont également apportés des indices hydrodynamiques montrant que la sardine est plus efficace, du point de vue énergétique, pour adopter une mode d'alimentation par filtration, du fait d'une bouche plus petite et donc d'une résistance plus faible au milieu ainsi que d'une trainée diminuée par sa plus grande taille.

Le régime alimentaire des deux espèces est ainsi largement influencé par leur morphologie, ce qui explique les variations observées entre les différents stades du cycle de vie. Le développement de l'appareil buccal ainsi que la vélocité de nage induisent une évolution de la gamme de taille des proies

ingérées au cours de la vie de ces deux espèces. Plusieurs auteurs (Bachiller and Irigoien, 2013; Caldeira et al., 2014; Morote et al., 2010; Munuera Fernandez and Gonzalez-Quiros, 2006) ont ainsi pu mettre en évidence cette évolution en fonction de la taille de l'individu (Figure 12), sur la base d'expériences en laboratoire sur les larves ou via l'analyse d'échantillons de juvéniles et d'adultes collectés en mer.

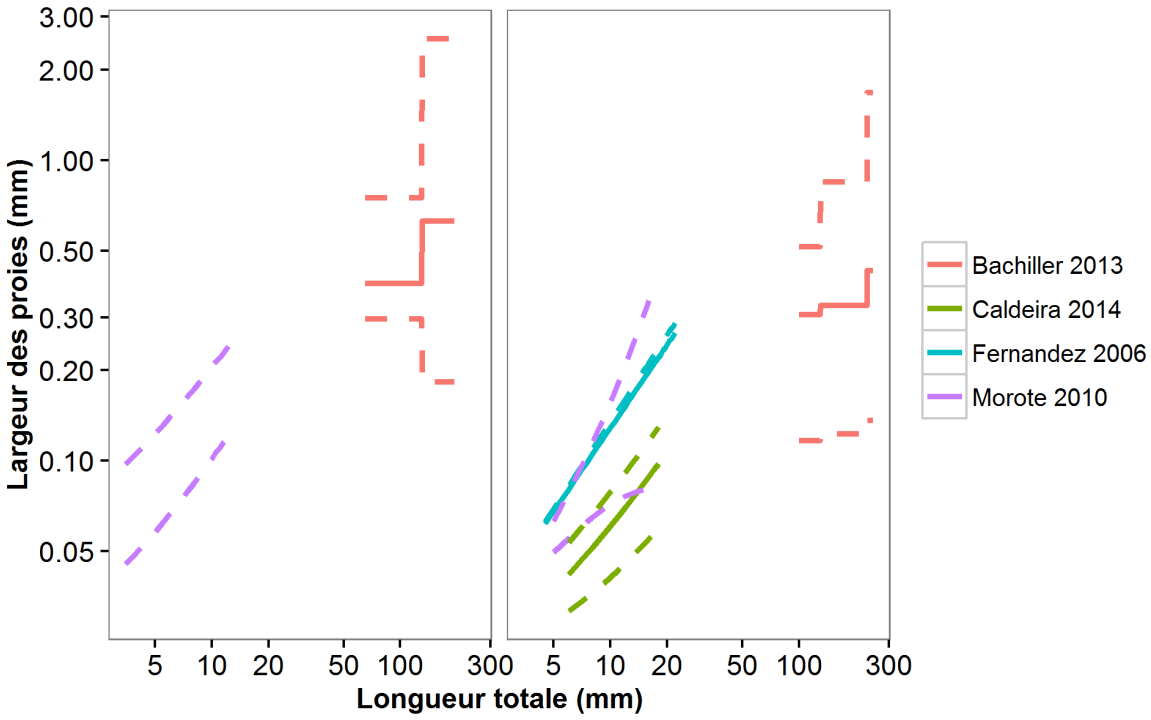


Figure 12. Evolution de la taille moyenne (trait plein) et de la gamme de taille (tiret) des proies ciblées par l'anchois (à gauche) et la sardine (à droite) en fonction de la longueur totale du poisson.

Bien que la gamme de taille de proies potentiellement capturées augmente avec celle du prédateur, l'évolution de celle des proies effectivement ingérées semblent plus complexe. La plupart des analyses portant sur le régime alimentaire de ces deux espèces sont largement dérivées d'études portant sur le contenu stomacal et s'attachent à décrire la diversité spécifique des proies notamment en effectif et parfois en biomasse. Ces études sont limitées par la digestion. En effet, les différentes proies ne sont pas décomposées à la même vitesse suivant leur composition biochimique. Les organismes phyto-planctoniques sont susceptibles d'être digérés trop vite pour être comptabilisés lors des analyses de contenus stomacaux. Certains auteurs (Bode et al., 2003, 2004, Chouvelon et al., 2014, 2015; Rumolo et al., 2016) ont décrit le régime alimentaire de l'anchois et de la sardine via une méthode indirecte mais probablement plus complexe du point de vue de l'interprétation, l'analyse des isotopes stables. Les travaux de Bode et al. (2004, 2003) ont mis en évidence un changement progressif du régime alimentaire des sardines de plus de 18 cm, les plus grands individus se focalisant sur de plus petites proies. Ces

auteurs ont attribués ce changement de régime alimentaire à une importance croissante du mode d'alimentation par filtration.

Malgré des stratégies alimentaires distinctes, les gammes de taille de proies sélectionnées par les deux espèces montrent un fort chevauchement. Ce serait la taille et à la disponibilité des proies qui régiraient dans le golfe de Gascogne, le régime adopté par l'individu plus que son appartenance à telle ou telle espèce (Bachiller and Irigoien, 2013, 2015). D'autre part anchois et sardine semblent relativement plastiques du point de vue trophique. Une étude récente (Costalago et al., 2015) a notamment mis en évidence une adaptation morphologique distincte pour *Sardina pilchardus* entre la Méditerranée et la côte atlantique ibérique. Les sardines atlantiques disposent d'un nombre plus élevé de branchiospines, leur permettant ainsi de cibler des proies de plus petite taille.

La Table 3 résume les grandes différences énoncées précédemment dans le texte.

Table 3. Fiche récapitulative des grandes différences observées entre anchois et sardine. (Pour les références s'en référer au texte)

	Anchois	**Sardine**
Taille max	~21 cm	~28 cm
Poids max	~75 g	~140 g
Longévité max	5 ans	14 ans
Reproduction		
Période de reproduction	Avril-Aout (pic en Mai-Juin)	Octobre à Juin
Fréquence de ponte	2 à 3 jours	9 à 10 jours
Fécondité relative	~480 œufs.g^{-1}	~390 œufs.g^{-1}
Alimentation		
Mode	Principalement « particulate feeder »	Principalement « filter feeder »
Proies	Meso-zooplancton	Meso-zooplancton & micro-zooplancton

1.3 Une approche intégrée pour comparer les deux espèces : la bioénergétique

Anchois et sardine se démarquent sur de nombreux aspects de leur cycle de vie, notamment par leur schéma de croissance, taille maximale, longévité, alimentation et leur investissement reproductif, à la fois en absolu à chaque évènement de ponte, mais également à l'échelle d'une saison du fait de fréquences et de périodes de pontes distinctes. Ces éléments nous permettent déjà d'envisager des stratégies différentes en termes d'acquisition et de future allocation de l'énergie. Il s'agit maintenant de trouver un cadre d'étude permettant d'intégrer ces différentes fonctions physiologiques qui œuvrent à des échelles différentes, que ce soit du point de vue temporel ou à différentes échelles du vivant : la cellule, l'organe ou encore l'organisme. Cela constitue le domaine de la « bioénergétique ».

> "The basic principle of bioenergetics (…) can be stated as follows; all energy acquired through the ingestion of food is ultimately lost as wastes in faeces or by excretion, used in metabolic processes or deposited as new body tissue (growth or energy gain)." Jobling (1993)

Cette discipline vise donc à quantifier les flux d'énergie qui se propagent au sein d'un organisme, depuis l'assimilation de la ressource énergétique (l'alimentation) jusqu'à la dépense de cette énergie assimilée (allocation entre différentes grandes fonctions). Cette discipline faisait initialement surtout appel à des outils de modélisation sur la base d'un équilibre de masse (Brandt and Hartman, 1993), toutefois cette discipline a beaucoup évolué, et, aujourd'hui, on peut probablement parler d'approche bioénergétique dans un sens plus large. Dans les deux sections suivantes je présenterai différentes méthodes, sous la forme d'une liste non exhaustive, qui permettent de mesurer et modéliser la bioénergétique chez les organismes marins et en particulier les poissons.

1.3.1 Mesures de la bioénergétique

Jørgensen et al. (2016), dans le cadre d'une récente revue bibliographique, ont mentionné les principales méthodes utilisées pour mesurer la bioénergétique des poissons. Ces méthodes s'appuient essentiellement sur des expériences de laboratoire, pendant lesquelles la respiration d'un individu est mesurée. Certaines expériences visent à quantifier la consommation d'oxygène d'un individu immobile et à jeun de manière à évaluer le taux métabolique standard (TMS), un proxy du métabolisme basal (Chabot et al., 2016a; Krogh, 1914). Le métabolisme basal traduit l'activité métabolique minimale assurant la survie d'un organisme : pas d'activité musculaire volontaire ni d'activité digestive. D'autres expériences visent à quantifier la consommation d'oxygène induite par une forme d'activité, notamment de nage. On pourrait étendre cette liste à la « specific dynamic action » (SDA). La SDA correspond à l'augmentation postprandiale de la consommation d'oxygène (Chabot et al., 2016b) et traduit ainsi les coûts métaboliques associés à la digestion.

Ces mesures recensées par Jørgensen et al. (2016) s'attachent à caractériser des instantanés du métabolisme ou du moins décrivent l'activité métabolique sur une courte échelle temporelle. D'autres types de données permettent d'apprécier indirectement le bilan des flux d'énergie à l'échelle de l'organisme et ce à des échelles de temps plus importantes. Les indices de condition, bien que ne renseignant pas à proprement parler sur la bioénergétique, permettent d'appréhender l'état nutritionnel ou physiologique du poisson. Les indices de condition sont fréquemment utilisés comme des proxy du niveau de réserve énergétique stocké par l'individu (McPherson et al., 2010). Ce type d'indice est largement utilisé en halieutique en appui aux indices d'abondance dans le cadre de l'évaluation des stocks. Il existe une multitude de ces indices, tantôt basés sur des relations entre la taille et le poids, comme par exemple l'indice de Fulton ($poids/taille^3$), tantôt basés sur une évaluation qualitative ou quantitative des lipides dans le mésentère, dans le muscle ou dans le foie. Les premiers peuvent s'avérer largement biaisés par des aspects de forme du poisson : en effet, un poisson plus trapu pourrait ainsi montrer un plus fort indice de condition, qui ne traduirait pas nécessairement une meilleure condition physiologique. Les seconds n'offrent généralement qu'une vision partielle des réserves lipidiques du poisson. Les réserves énergétiques sont essentiellement constituées de lipides chez le poisson (Black et Love, 1986; Cargnelli et Gross, 1997) et sont stockés suivant les espèces dans le foie, le mésentère ou les muscles. Pour estimer correctement le niveau de réserve de l'organisme, il est donc important de considérer le taux global de lipides de l'organisme. Le contenu énergétique (ou densité énergétique), mesuré par le biais d'une bombe calorimétrique, permet d'évaluer directement le niveau d'énergie d'un organisme, qui est par ailleurs très fortement corrélé au taux de lipides (Anthony et al., 2000; Rosa et al., 2010; Spitz et al., 2010). Le poisson est composé sur le plan biochimique d'eau, de protéines, de lipides et de cendres. L'eau et cendres sont nulles sur le plan énergétique, la densité énergétique est ainsi une fonction des contenus en protéines et lipides, respectivement caractérisés par des densités énergétiques de 23,6 $kJ.g^{-1}$ et 39,7 $kJ.g^{-1}$ en poids sec (Winberg et Duncan, 1971). La densité énergétique est la donnée clé, qui pourtant fait souvent défaut, pour calibrer les modèles bioénergétiques (Hartman et Brandt, 1995). Cette donnée offre une intégration à courts ou moyens termes (notamment à l'échelle saisonnière) des gains ainsi que des dépenses énergétiques de l'individu. De nombreux facteurs peuvent affecter cet indice de condition, notamment l'espèce, la zone, la taille, l'ontogénie, la disponibilité alimentaire ou encore la reproduction (Anthony et al., 2000; Pedersen and Hislop, 2001; Rosa et al., 2010; Spitz and Jouma'a, 2013). Cet indice de condition, qu'on qualifiera de bioénergétique, semble donc une première approche intéressante pour comparer nos deux espèces afin d'appréhender de manière intégrée leurs différences de traits fonctionnels.

1.3.2 Modélisation bioénergétique

Il existe un grand nombre d'approches de modélisation dites « bioénergétiques ». Parmi elles, on retiendra celles susceptibles d'offrir un cadre ou un formalisme qui permettent de considérer nos deux espèces sur une base commune. Les plus connues, chez le poisson, sont probablement la MTE, le modèle Wisconsin, le modèle de production nette et le modèle DEB.

L'approche de la MTE (Brown et al., 2004), Metabolic Theory of Ecology, vise à prédire l'évolution des taux métaboliques en fonction de la taille de l'organisme et de la température. Bien que température et taille soient très clairement des facteurs à prendre en compte pour comparer les deux espèces, comme nous avons pu le voir précédemment, il manque ici la prise en compte de la reproduction. Ce manque, souligné par (Jørgensen et al., 2016), est susceptible d'induire de nombreux biais, sachant que cette fonction induit de larges dépenses énergétiques. De plus, l'objectif est ici de choisir un modèle susceptible de reproduire l'ensemble du cycle de vie d'un organisme, sa croissance ou encore son investissement reproductif.

Le modèle Wisconsin (Hewett and Johnson, 1992), initialement développé pour reproduire le cycle de vie de poissons lacustres Nord-américains, permet de prédire la croissance en masse d'un poisson sur la base d'un bilan de masse ou d'énergie. Ce modèle a été largement appliqué sur des espèces marines et notamment des petits pélagiques, comme le hareng (Megrey et al., 2007) ou encore l'anchois (Politikos et al., 2015; Politikos et al., 2011). Ce modèle prend en compte l'ensemble des flux d'énergie depuis l'ingestion, la respiration jusqu'à l'excrétion. Le bilan permet ainsi de déduire l'énergie disponible à la croissance (au gain de masse). Ce modèle s'articule autour de l'équation suivante :

$$\frac{dW}{dt} = [C - (R + SDA + EX + EG)]\frac{Ed_{prey}}{Ed_{fish}} - Egg$$

Dans cette équation les différents termes représentent : $\frac{dW}{dt}$ le gain de masse, C la consommation (ingestion) de proies, R la respiration, SDA l'action dynamique spécifique (pertes énergétiques associées à la digestion), EX l'excrétion (perte via l'urine), EG les pertes associées aux fèces, Egg les œufs et enfin Ed_{prey} et Ed_{fish} les densités énergétiques des proies et du poisson. Dans le cadre de cette thèse, je ne disposais pas de mesure du métabolisme des deux espèces étudiées notamment pour paramétrer les termes suivant $R,\ SDA,\ EX,\ EG$, et je n'ai donc pas retenu cette approche par la suite.

Dans le cadre des modèles de production nette (Lambert et al., 2003; Van Winkle et al., 1997) l'ensemble des coûts énergétiques associés à la maintenance est prélevé en premier. Le différentiel entre l'énergie assimilée et l'énergie dédiée à la maintenance est ensuite allouée aux autres fonctions (croissance, accumulation de réserve ou reproduction). Ce type de modèle requiert également des données de respiration et ne considère pas les coûts respiratoires associés à la croissance (Pecquerie, 2007), et n'a donc pas été retenu.

La théorie DEB (Kooijman, 2010), Dynamic Energy Budget, permet également de prédire le cycle de vie d'un organisme sur la base d'un bilan entre différents flux d'énergie. Cette théorie se veut universelle et est ainsi censée pouvoir s'appliquer à l'ensemble du vivant. De nombreuses applications couvrant l'ensemble des taxons ont vu le jour, nombre d'entre elles sont disponibles sur le site « Add my Pet » (http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/). L'objectif de cette théorie est en particulier de mettre en place un cadre commun pour comparer les espèces ou même des échelles taxonomiques plus larges et faire émerger de grands principes à l'échelle du vivant. En effet, d'une espèce à l'autre, seuls les paramètres du modèle sont censés varier, servant ainsi d'indicateur de la biologie et physiologie de chaque espèce (Kooijman and Lika, 2014; Lika et al., 2011). Cette approche a été largement appliquée pour prédire le cycle de vie des poissons. Les paramètres de 64 espèces de poissons (ce nombre est d'ailleurs en perpétuelle augmentation) sont d'ores et déjà disponibles sur le site « Add my Pet » et ont fait l'objet d'une première méta-analyse (Kooijman and Lika, 2014). Parmi ces espèces ont compte plusieurs applications sur les petits pélagiques et en particulier deux applications publiées pour *Engraulis encrasicolus :* une première dans le golfe de Gascogne (Pecquerie et al., 2009) et une seconde dans le golfe du Lion (Pethybridge et al., 2013). Pour le moment, aucune application concernant la sardine n'a été publiée. Le DEB permet de considérer des effets sur la physiologie liés à l'échelle de taille, via le « body scaling relationship » (Pecquerie et al., 2011), à la température (Freitas et al., 2010; Teal et al., 2012) ou encore en lien avec le comportement alimentaire (Kooijman, 1998; Lavaud et al., 2014).

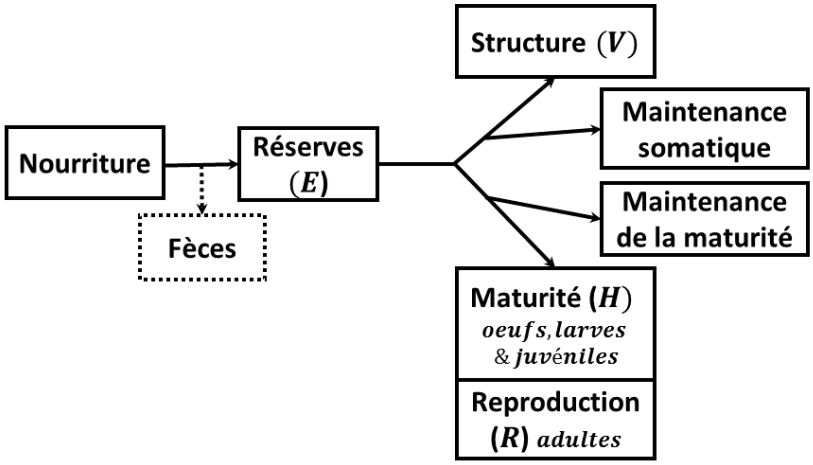


Figure 13. Représentation schématique du modèle DEB

Je ne détaillerai pas ici les équations du DEB, par ailleurs explicitées dans les annexes du troisième chapitre, mais on présentera succinctement les grands principes associés à cette théorie. Le DEB s'articule autour de plusieurs compartiments entre lesquels surviennent des flux d'énergie. Ces différents compartiments (Figure 13) sont R (les réserves), S (la structure), et H/R (la maturité/réserves de reproduction en fonction du stade de développement). Les flux d'énergie associés à des

transformations biochimiques sont affectés par des efficacités de transfert traduisant le coût énergétique de ces transformations. De plus la cinétique des flux est affectée par la température.

L'énergie captée via l'alimentation est d'abord stockée dans le compartiment des réserves. Ensuite l'énergie des réserves est allouée soit au soma soit à la maturité ou à la reproduction. La règle régissant l'allocation de cette énergie est une hypothèse centrale du DEB : « the Kappa rule », qui induit une allocation constante entre ces deux puits énergétiques. Une première fraction, Kappa (K), de l'énergie assimilée est allouée à la croissance somatique (accumulation dans la structure) et à la maintenance corporelle (maintenance de la structure), dont les coûts énergétiques sont prélevés en priorité. Le reste (1-K) est alloué au développement de l'organisme, soit à la reproduction ainsi qu'à une autre forme de maintenance, celle des acquis du développement. L'énergie allouée à ce compartiment est tout d'abord accumulée sous forme de maturité, traditionnellement notée H, traduisant un ensemble de développements ontogéniques de fonctions et organes (le système digestif, le système immunitaire ou encore l'appareil reproducteur). Une fois la maturité sexuelle atteinte cette énergie est allouée aux réserves dédiées à la reproduction, c'est-à-dire accumulée dans R. Ce dernier compartiment est quelque peu abstrait au premier abord, du fait de ses deux fonctions découplées dans le temps et en particulier de la maturité H. Toutefois le DEB offre ainsi une manière de quantifier le coût énergétique du développement. C'est aussi ce qui permet d'appliquer le modèle à l'ensemble du cycle de vie. En effet plusieurs seuils de maturités peuvent ainsi être définis pour chaque stade du cycle de vie (embryon, juvénile et adulte), chaque fois qu'un seuil de maturité est atteint l'individu « passe » au stade de développement suivant. Pour résumer, la « Kappa rule » traduit une allocation énergétique différenciée entre la croissance somatique et le développement de la complexité de l'organisme ou la reproduction.

La calibration du modèle DEB ne nécessite pas de données de respiration, contrairement aux modèles Wisconsin ou de production nette, même si ce type de donnée peut toutefois être intégré. L'allocation de l'énergie entre les différentes fonctions est relativement simple et basé sur un unique paramètre Kappa, ce qui facilite d'autant son interprétation ou la comparaison d'espèces. Les coûts énergétiques associés à la maintenance sont toujours prioritaires, comme dans le cas des modèles de production nette, mais sont également plus étroitement associés aux différentes fonctions. De plus le DEB est à l'heure actuelle la seule approche qui, dans sa version standard, répartisse à la fois l'énergie entre les fonctions physiologiques et différents compartiments. Les différents compartiments (E, S et R) sont caractérisés par des densités énergétiques distinctes. La répartition d'énergie entre ces différents compartiments varie à l'échelle saisonnière et du cycle de vie de l'individu, induisant ainsi une variabilité du contenu énergétique de l'organisme, qui peut être interprétée comme indicateur de la condition du poisson.

Cette approche de modélisation présente donc de multiples avantages. Fort de précédentes applications sur l'anchois, je propose ici de développer un modèle en suivant cette théorie pour l'anchois

et la sardine, en actualisant l'existant notamment sur la base d'un jeu de donnée étoffé par des mesures de densité énergétique.

1.4 Problématique et approches menées dans le cadre de la thèse

Bien que très proches du point de vue taxonomique, l'anchois et la sardine du golfe de Gascogne montrent des caractéristiques biologiques et écologiques bien distinctes. Dans ce premier chapitre, nous avons notamment pu voir que les deux espèces se distinguent sur de nombreux aspects de leur cycle de vie, notamment leurs stratégies de croissance, d'alimentation et de reproduction. Ces différences portent à la fois sur des aspects qualitatifs, par exemple le choix des proies, quantitatifs comme par exemple l'investissement reproductif à l'échelle saisonnière ou encore des aspects spatio-temporels (phénologie et distribution de la ponte) et de cinétique (vitesse de croissance et fréquence de ponte). Toutes ces différences sont susceptibles d'induire des variations majeures quant à leurs réponses vis-à-vis de l'environnement et en particulier leur résilience dans un contexte de changement climatique.

Nous avons pu voir que les différents genres de sardine et d'anchois montrent à l'échelle mondiale des tendances contrastées en termes d'abondance. Bien qu'à l'échelle européenne, il n'y ait pas eu d'observation d'alternance entre ces deux espèces, de forts signaux de fragilité ou de variabilité ont pu être constatés. Fort de l'expérience apportée par de nombreuses études à travers le monde, il apparait que les signaux distincts en termes d'abondances des stocks de ces deux espèces sont induits par des réponses différentes aux forçages environnementaux, induites par des traits biologiques et des traits d'histoire de vie spécifiques. Il est donc essentiel pour pouvoir appréhender et éventuellement anticiper les évolutions futures de ces stocks, de bien maîtriser la biologie de ces deux espèces et en particulier ce qui les distingue.

Comparer les traits biologiques et d'histoire de vie de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne

Pour pouvoir considérer les différents facteurs susceptibles d'affecter ces espèces et éventuellement entrainer des réponses distinctes, il convient de mettre en œuvre des approches intégratrices, ayant la capacité d'appréhender cette problématique dans sa globalité. Pour ce faire il faut considérer la physiologie de ces deux espèces, pour pouvoir intégrer les processus que sont la croissance, l'alimentation et la reproduction. Ces différents processus sont susceptibles d'agir à différentes échelles au sein de l'organisme (cellule, organe, individu) ou même temporelle. Nous avons, dans ce premier chapitre, présenté des méthodes dites « bioénergétiques » qui s'attachent notamment à quantifier l'état physiologique du poisson et les flux d'énergie alloués aux fonctions vitales de l'organisme. Ces méthodes sont relativement diverses, on pourra néanmoins distinguer parmi elles deux grandes approches : des approches basées sur des données métaboliques ou de condition énergétique et des

méthodes prédictives faisant appel à des outils de modélisation. Anchois et sardine du fait de leurs différences de schémas de croissance, de stratégie alimentaire et de stratégie de reproduction, sont en effet susceptibles de montrer des stratégies d'acquisition, de stockage et d'allocation énergétique différentes.

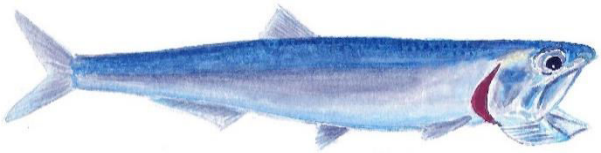
Par le biais d'une approche bioénergétique

Dans le cadre de cette thèse je propose de comparer la biologie des deux espèces par le biais d'approches intégratrices basées sur la bioénergétique et de répondre aux questions suivantes :

- En quoi se distinguent les stratégies bioénergétiques de l'anchois et de la sardine ?
- Quels sont les liens entre les traits biologiques et d'histoire de vie et les stratégies bioénergétiques de ces deux espèces ?

Dans un premier temps j'aborderai l'état physiologique des deux espèces, par le biais d'un indice de condition : la densité énergétique. Dans ce second chapitre j'analyserai la variabilité spécifique de cet indice de condition en lien avec la variabilité saisonnière et l'effet de la taille. Dans un second temps, j'analyserai les stratégies bioénergétiques de nos deux espèces d'intérêt dans le cadre de la théorie du Dynamic Energy Budget (DEB). Au travers de ce troisième chapitre nous analyserons la signification des paramètres estimés lors de la calibration ainsi que les prédictions de ce modèle quant aux stratégies d'allocation énergétique des deux espèces.

Chapitre 2 : Etude de la condition bioénergétique de l'anchois et de la sardine dans le golfe de Gascogne et en Manche



Introduction

Dans ce second chapitre, je propose d'étudier la condition bioénergétique de l'anchois et de la sardine. La Figure 1 présente l'évolution du taux de matière sèche de la sardine suivie par la conserverie familiale JFF (Jean François Furic) basée à St Guénolé. Les échantillons collectés proviennent essentiellement de Bretagne Sud. Le taux de matière sèche est fortement corrélé au taux de lipides chez les poissons, c'est donc une donnée particulièrement intéressante pour un conserveur dans le cadre d'une approche de qualité de maitriser la composition biochimique et organoleptique de sa matière première. Le taux de matière sèche est également très fortement corrélé à la densité énergétique (Hartman and Brandt, 1995; Pedersen and Hislop, 2001).

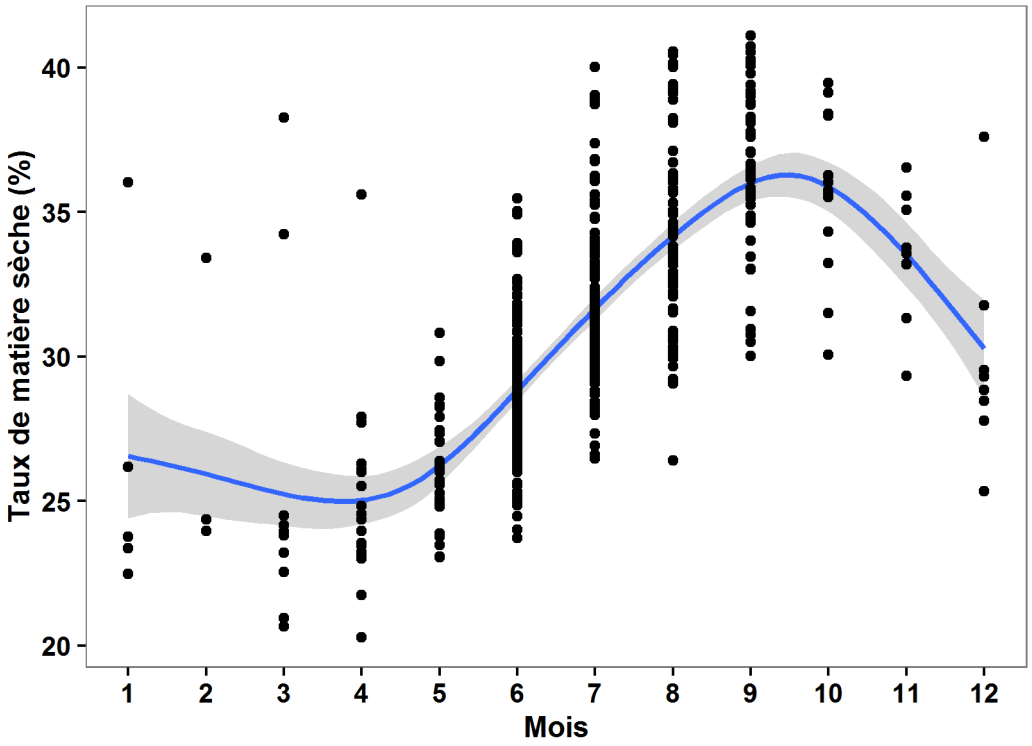


Figure 1. Evolution mensuelle du taux de matière sèche chez la sardine, origine de la donnée : JFF : conserverie Jean François Furic, Saint Guénolé. La ligne bleue représente l'évolution mensuelle lissée du taux de matière sèche, la zone grisée représente l'incertitude associée à cette moyenne mobile.

Le taux de matière sèche peut ainsi être considéré comme un proxy de la densité énergétique, soit de la condition bioénergétique du poisson. L'évolution saisonnière du taux de matière sèche est très marquée. De janvier à avril, il décroit doucement mais régulièrement jusqu'à 25 % puis montre une forte augmentation jusqu'à 35% en septembre-octobre, puis décroit à nouveau mais de manière plus brutale. La condition bioénergétique de la sardine est donc minimale à la sortie d'hiver (ou au début du printemps) et maximale à l'automne. Cette évolution est à mettre en lien avec le cycle saisonnier en température et production du plancton ainsi qu'avec la phénologie de la reproduction. En effet les fortes

biomasses de phytoplancton sont principalement observées, à partir des images satellites de « couleur de l'eau », dans le golfe de Gascogne de mars à octobre (Figure 2).

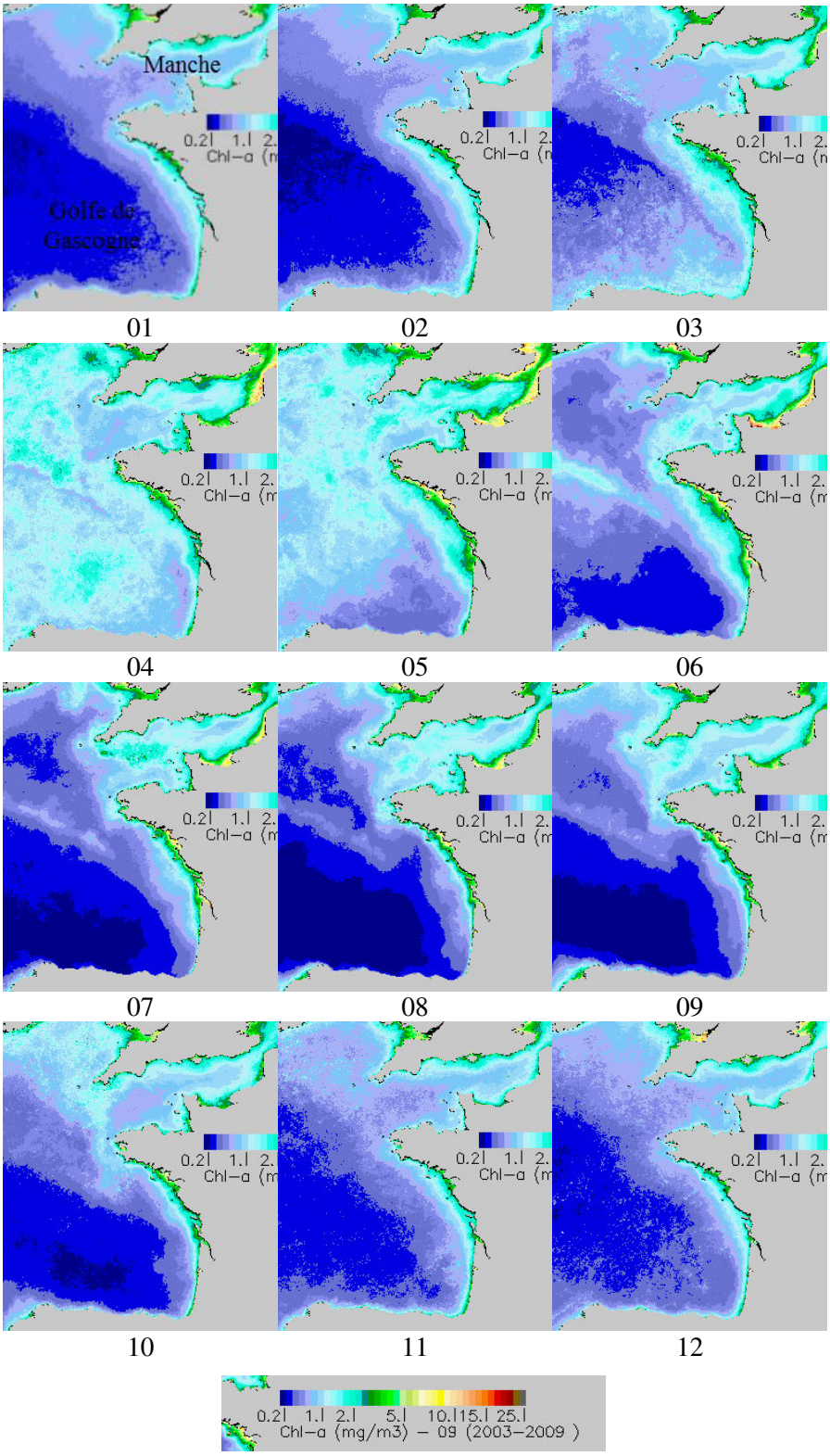


Figure 2. Evolution mensuelle de la concentration moyenne de chlorophylle-a observée par satellite dans l'Atlantique Nord-Est (Gohin et al., 2010). Climatologies mensuelles réalisées sur la période 2003-2009.

Ces cartes n'offrent qu'une vision de surface, qui plus est du phytoplancton et non du zooplancton, nourriture privilégiée par l'anchois et la sardine. Néanmoins, elles donnent une vision saisonnière intéressante de la disponibilité en énergie du milieu, à une échelle couvrant l'ensemble de la zone d'étude. La disponibilité en phytoplancton s'estompe relativement vite à partir d'octobre et ne réapparaitra qu'au printemps suivant.

Pour analyser la condition bioénergétique de l'anchois et la sardine, de nombreux échantillons ont été collectés en 2014 lors de trois campagnes halieutiques : PELGAS, EVHOE et CAMANOC ainsi que par le biais d'un partenariat avec des pêcheurs professionnels. Les campagnes PELGAS et EVHOE ont lieu annuellement dans le golfe de Gascogne, la première au printemps (d'avril à juin), la seconde à l'automne d'octobre à novembre. La dernière campagne, CAMANOC (Travers-Trolet and Verin, 2014), s'est déroulée en Manche en septembre 2014. Bien que les travaux menés dans le cadre de cette thèse soient dédiés à l'étude de l'anchois et de la sardine dans le golfe de Gascogne, intégrer des échantillons provenant de la Manche a permis d'étoffer les résultats en considérant des conditions environnementales différentes. En effet, la période de production(en chlorophylle-a) est à la fois plus intense et plus restreinte dans le temps en Manche et s'étend d'avril à septembre (Figure 2). En Manche Ouest la production est plus faible et plus côtière qu'en Manche Est. De plus on observe un décalage du cycle saisonnier en température selon un gradient Nord / Sud (Figure 3). Les eaux du Sud du golfe de Gascogne tendent à se réchauffer dès le mois d'avril atteignant 13 à 14°C. Ce réchauffement se propage au cours du mois de mai au Nord du golfe de Gascogne. Les eaux de la Manche n'atteignent 13 à 14 °C qu'à partir du mois de juin. Ensuite les eaux continuent de se réchauffer dans l'ensemble de la zone. Une zone plus froide persiste à l'extrémité de la Manche Ouest à partir de la Mer d'Iroise. Un refroidissement se propage à partir de cette zone au mois d'octobre et atteint la Manche Est au mois de novembre et le Sud du golfe de Gascogne au mois de décembre. La Manche est ainsi caractérisée par des températures globalement plus fraiches à l'échelle de l'année et une période chaude estivale plus restreinte dans le temps. On peut également noter un comportement particulier du fond du Sud du golfe de Gascogne, caractérisé par la persistance d'une poche d'eau plus chaude de juin à octobre.

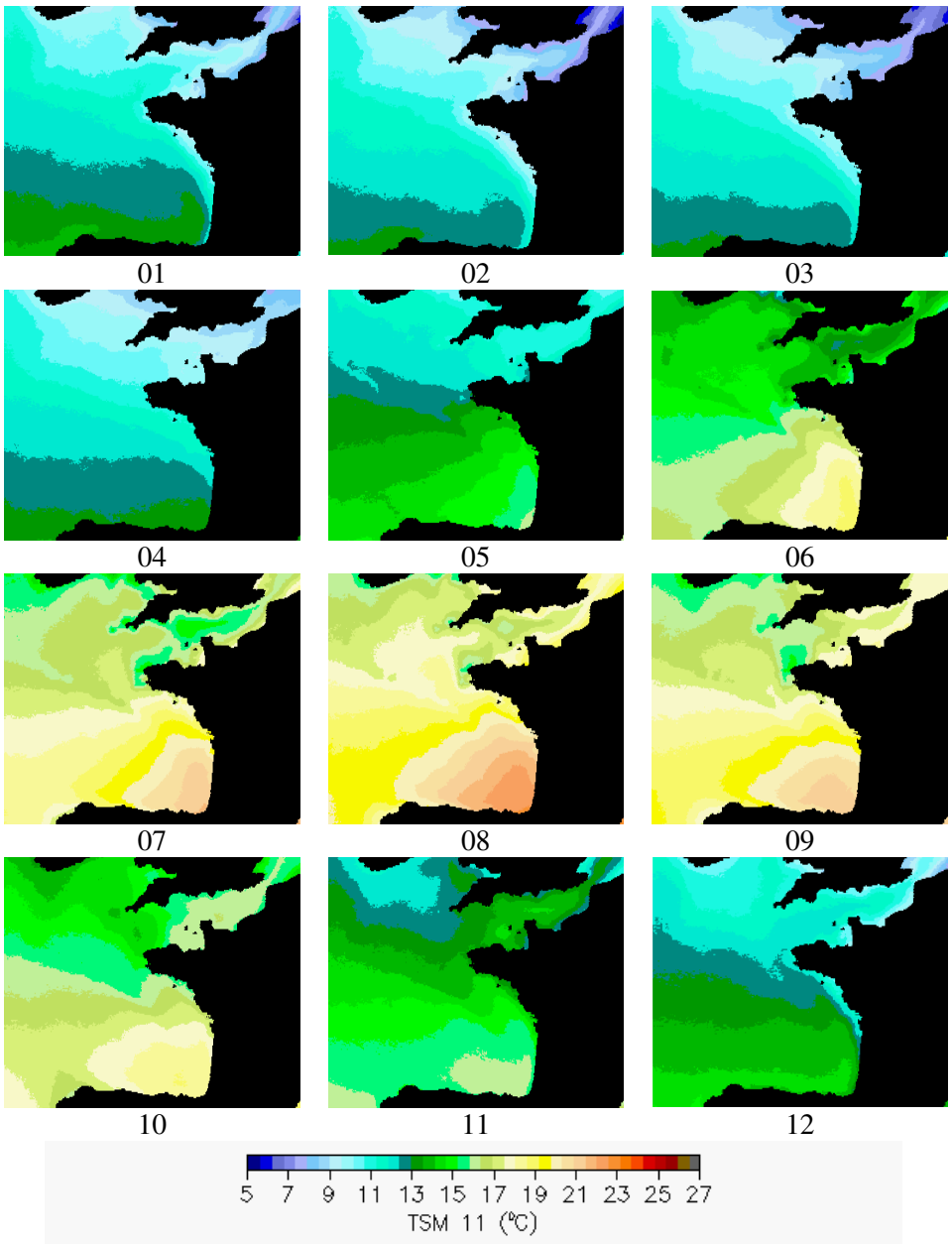


Figure 3. Evolution mensuelle de la température moyenne de surface observée par satellite dans l'Atlantique Nord-Est (Gohin et al., 2010). Climatologies mensuelles réalisées sur la période 1986-2009.

La reproduction est un facteur déterminant vis-à-vis de la densité énergétique (Pedersen and Hislop, 2001; Rosa et al., 2010). Les conditions environnementales distinctes des deux zones, Manche et Gascogne, induisent probablement des schémas de ponte différents (Coombs et al., 2006; Stratoudakis et al., 2007), qui pourraient se traduire par des conditions bioénergétiques différentes. La ponte de sardine a fait l'objet d'un suivi opportuniste en Manche en septembre 2014 et 2015, dans le cadre des campagnes CAMANOC et CGFS (Figure 4). Aucun œuf d'anchois n'a pu être observé lors de ces deux campagnes. La vision qu'offrent ces deux campagnes sur la distribution de la ponte de sardine en

Manche en septembre est pour l'heure limitée par leur couverture spatiale, mais laisse présager que les sardines se reproduisent sur l'ensemble de la zone. Les effectifs observés sont bien moindres que ceux mesurés au printemps dans le golfe de Gascogne (lors de la campagne PELGAS), mais également nettement supérieurs à ceux observés dans le golfe lors de la campagne EVHOE à l'automne (Figure 7, 8 et 9 du Chapitre 1).

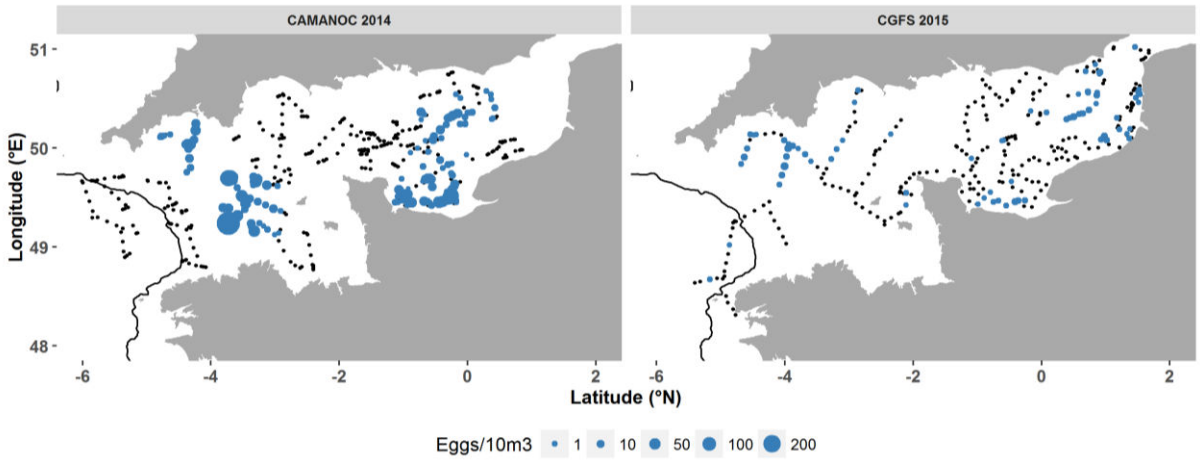


Figure 4. Cartographie de la ponte de sardine observée lors des campagnes CAMANOC et CGFS en Manche en 2014 et 2015

Les résultats de ce second chapitre sont présentés sous la forme d'un premier article, qui sera soumis courant novembre dans la revue Progress in Oceanography pour un numéro spécial sur les campagnes écosystémiques.

Résumé de l'article

L'analyse de la densité énergétique a pu mettre en évidence les effets de plusieurs facteurs que sont : l'espèce, la saison, la zone géographique ou encore la taille.

La forte corrélation entre le taux de matière sèche et la densité énergétique a pu être validée pour le golfe de Gascogne et la Manche, pour les deux espèces. L'étude de cette relation a mis en évidence que la forme log linéaire est sans doute préférable du fait de sa capacité à intégrer progressivement l'accroissement de la capacité à stocker des réserves associé à la croissance et à l'ontogénie. De plus cette relation est véritablement spécifique à l'espèce et semble valable en interannuel et dans différentes zones.

La condition bioénergétique se montre très variable selon les individus et ce pour les deux espèces. Toutefois l'impact de la saison est véritablement déterminant, les deux espèces montrent en effet une meilleure condition à l'automne (en moyenne 6,8 $kJ.g^{-1}$ pour l'anchois et 7,9 $kJ.g^{-1}$ pour la

sardine) qu'au printemps (en moyenne 5,7 $kJ.g^{-1}$ pour l'anchois et 5,9 $kJ.g^{-1}$ pour la sardine) en lien avec la production planctonique printanière et estivale. Alors que les deux espèces montrent des conditions bioénergétiques très similaires au printemps, la sardine est nettement plus riche en énergie à l'automne que l'anchois. La sardine est donc à même de stocker plus d'énergie par unité de masse, notamment sous la forme de lipides. Considérant que les niveaux énergétiques printaniers sont similaires, cela signifie également que la sardine dépense plus d'énergie au cours de l'hiver, surement du fait d'une ponte plus précoce.

La condition bioénergétique en Manche n'a pas pu être déterminée au printemps, du fait de l'absence de campagne halieutique ou d'échantillon collecté par les pêcheurs professionnels, ce qui limite les interprétations pour cette zone. Par contre les valeurs automnales de densité énergétique sont nettement plus fortes en Manche (en moyenne 9,8 $kJ.g^{-1}$ pour l'anchois et 10,5 $kJ.g^{-1}$ pour la sardine) que dans le golfe de Gascogne. Cette observation doit être mise en lien avec notamment des tailles et poids aux âges plus élevés ainsi qu'un cycle de production et de température décalé susceptible de sélectionner des individus à plus forte croissance que dans le golfe de Gascogne.

La densité énergétique augmente avec la taille chez les jeunes individus, jusqu'à un certain seuil, et ce plus fortement chez la sardine, ce qui traduit encore une fois sa plus grande capacité à stocker des lipides par unité de masse. Les analyses ont également mis en évidence une décroissance de la condition énergétique chez les plus grands (et les plus vieux) individus, en particulier chez la sardine. Cette dernière observation est quelque peu contre intuitive, mais pourrait s'expliquer par une altération du métabolisme du fait d'un vieillissement, un changement de stratégie alimentaire ou encore un investissement reproductif accru. Il est encore trop tôt pour valider ou écarter telle ou telle hypothèse.

Bioenergetics condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel in 2014

Authors: Paul Gatti, Louise Cominassi, Erwan Duhamel, Patrick Grellier, Hervé Le Delliou, Sophie Le Mestre, Pierre Petitgas, Manuella Rabiller, Jérôme Spitz, Martin Huret

Keywords: Energy density, calorimetry, biometry, small pelagic fish, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, Bay of Biscay, English Channel

Abstract

There is a growing interest in monitoring body condition of marine organisms in the context of global change. Fish condition is under the influence of environment variability at seasonal scale, but also on longer timescales and represents consequently a good candidate as indicator of change in habitat quality. However, the source of variability in fish condition need to be accurately understood, as well as the significance of currently used indices correctly assessed. Here, we measured the energy density, an accurate and integrated indicator of fish bioenergetics condition for anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay and the English Channel. First, we investigated the well-known relationship between percent dry mass and energy density as a first approach to assess fish condition. To integrate the effect of size and ontogeny this relationship has to be considered in its log-linear form. We showed that such relationship is species specific but consistent across years and eco-regions. Second, we observed distinct energetic patterns in bioenergetics condition between anchovy and sardine. Both species display similar minimum values at size or age but maximum are significantly higher in case of sardine, reflecting a higher energy storage capacity scaling more significantly with size. Third, we confirmed the large seasonal variability in energy density. In the Bay of Biscay, energy density values for anchovy and sardine (older than age 1) are 5.7 and 5.9 $kJ.g^{-1}$ in spring and 6.8 and 7.9 $kJ.g^{-1}$ in autumn, respectively. Our results revealed that fish from the English Channel display significantly higher energy densities values in autumn (9.8 $kJ.g^{-1}$ for anchovy and 10.5 $kJ.g^{-1}$ for sardine) than those from the Bay of Biscay. When combined with size and weight at age it appears clearly that, after age 1, fish from the northern region display larger growth and energy reserves. This likely results from a higher zooplankton productivity in the English Channel, even if we cannot reject the hypothesis of a selection pressure towards faster growing individuals. Finally, we described a dome shaped evolution of energy density with fish body size. This latter pattern is particularly clear for sardine, in link with its larger size and longer lifespan. Increase with size has been well documented but not the decrease at largest sizes. Several mechanisms may explain such a pattern, i.e. ageing, increasing investment in spawning, shift in diet or a metabolic trade-off between temperature and food availability, with regard to maintenance requirements.

2.1 Introduction

Fish condition is increasingly applied in the context of fisheries and stock assessments as indicators of the state of fish stock in addition to biomass indices (Brosset et al., 2015a; Hartman and Brandt, 1995; McPherson et al., 2010; Rosa et al., 2010; Spitz and Jouma'a, 2013; Van der Lingen and Hutchings, 2005). Small pelagic fish occupy a key position in trophic webs (Cury et al., 2000), thus monitoring their condition provides highly relevant information on the state of the whole pelagic ecosystem, as this both reflects their own health in relation with prey availability, as well as their own quality as prey for numerous predators from larger fishes up to marine birds and mammals (Anthony et al., 2000; Payne et al., 1999; Rand et al., 1994; Spitz and Jouma'a, 2013). Lipid content, a condition index among others, is of particular interest for the industry of human consumption (Albrecht-Ruiz and Salas-Maldonado, 2015; Hale, 1984; Marin et al., 2010; Simat and Bogdanovic, 2012) and fish meal. Energetic condition indices such as energy density are also of large interest for bioenergetics modeller (Pecquerie et al., 2009).

There are numerous ways to assess the condition of fish. Morphological indices such as the Fulton index are among the most implemented due to their ease of application onboard during fisheries surveys or a posteriori calculation from length at age data (McPherson et al., 2010), but more accurate indicators based on qualitative (Van der Lingen and Hutchings, 2005) or quantitative assessment of lipid content (Brosset et al., 2015b) are also increasingly applied and especially for small pelagic fish. Condition indices are often defined as a measure of stored energy (McPherson et al., 2010). McPherson et al. (2010) argued that before using condition indices to monitor fish condition, their actual meaning should be well defined and validated, as some indices are "only surrogates of physiological status".

Fish proximate composition is based on water, protein, lipid and ash (Elliott, 1976). Energy density is the amount of energy per unit of mass. As ash and water have null energetic potential, energy density is simply an average of protein and lipid energy densities weighted by their relative content. Lipid is the storage compound for fish (Black and Love, 1986; Cargnelli and Gross, 1997) and the main driver of fish energy density (Anthony et al., 2000; Rosa et al., 2010; Spitz et al., 2010). Lipids are stored in the leaver, in the mesentery or in the muscle, the predominant storage compartment varying according to the species. As energy density is the measure of energy of the whole fish divided by its mass, it gathers contribution from each storage compartment. Thus energy density is a proper assessment of energy reserves and integrates small to medium time scale balance between energetic expenses and gain from food. The effects of numerous factors affecting this bioenergetics index have been reported, e.g. species, season, area, food availability, spawning phenology, size or ontogeny (Anthony et al., 2000; Pedersen and Hislop, 2001; Rosa et al., 2010; Spitz and Jouma'a, 2013).

In the Bay of Biscay energy density of small pelagic fish and in particular anchovy and sardine have already been partially explored. Dubreuil and Petitgas (2009) described variations of energy density of

anchovy with size class and season, and explored the relationship between energy density and dry mass content. Spitz and Jouma'a (2013) studied variation in energy density in the guild of small pelagic species observed in the Bay of Biscay and also showed effects of size class and season. In this paper we aim at updating previous studies and to investigate further the sources of variability in energy density. Based on a large sampling effort in 2014 over the Bay of Biscay - English Channel area and subsequent energy density measurements on numerous individual samples, we propose to analyse the effect of age, size, species, region and season for anchovy and sardine.

2.2 Material and methods

2.2.1 Sampling design

Juveniles and adults of anchovy and sardine were caught in 2014 during three fisheries surveys, i.e. PELGAS (Doray et al., 2014), and EVHOE (Duhamel et al., 2014) in the Bay of Biscay and CAMANOC (Travers-Trolet and Verin, 2014) in the English Channel. Few additional samples were collected by the mean of commercial sampling and in a partnership with professional fishermen. PELGAS (April 24th to June 5th) and EVHOE (October 17th to December 1st), are designed for the assessment of small pelagic species in spring and of demersal species in autumn, respectively. Small pelagic fish samples were mainly caught during the first leg of EVHOE (i.e. the first fifteen days of the survey). CAMANOC (September 16th to October 10th) was designed to acquire knowledge on the Western English Channel ecosystem. Fish were caught using a pelagic trawl during PELGAS and demersal trawl during CAMANOC and EVHOE. These surveys were not designed for small pelagic species, but they still provide samples in most of the size ranges of both species. There is no survey in spring in the English Channel and no additional samples from the profession could be collected. The abundance and spatial distribution of anchovy and sardine in the English Channel in spring remain poorly known. In turn these three surveys provided samples from two regions and two contrasted seasons for the Bay of Biscay in terms of past environmental conditions (i.e. temperature and food availability) likely resulting in contrasted fish conditions. A total of 172 anchovies and 249 sardine samples from 2014 were processed (Table 1.). The sampling onboard was opportunistic and driven by the availability of the two targeted species, as well as the occurrence of wide ranges of fish size in each trawl haul. Sampling locations covered most of the areas and were representative of spatial distributions of these species (Figure 1), except maybe for anchovy in the Channel.

Table 1. Sampling design

Survey	Area	Season - Months	Anchovy	Sardine
PELGAS	Bay of Biscay	Spring April -June	78	81
EVHOE	Bay of Biscay	Autumn October-November	59	60
CAMANOC	English Channel	Autumn (early) September-October	28	68
Other*			7	40
Total			172	249

* Commercial sampling and partnerships with fishermen.

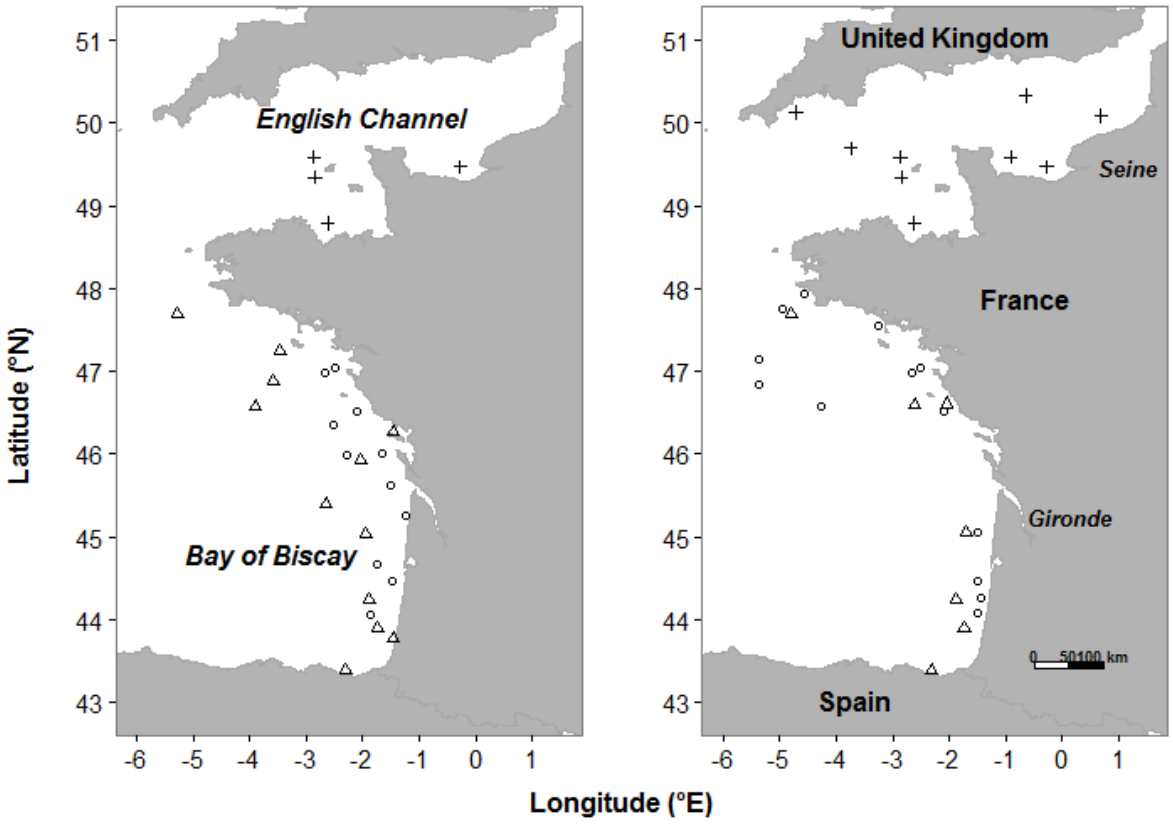


Figure 1. Sampling locations in the Bay of Biscay and English Channel, for anchovy (left) and sardine (right) and for surveys PELGAS (circle), CAMANOC (cross) and EVHOE (triangle).

2.2.2 Sample processing

Energy density, i.e. the amount of energy per mass unit, was measured following the protocols of Dubreuil and Petitgas (2009) and Spitz and Jouma'a (2013). Fish length and weight were recorded to the nearest 0.5 cm and 1 g, respectively, on board or latter in laboratory. Fish were then individually

frozen until lab processing. Otolith were extracted for latter age reading (in year) by experienced readers, following the ICES guidelines (ICES, 2011, 2009). The whole fish was then grinded and freeze-dried during 48 hours. Dry weight was recorded. Fish were again grinded to obtain a fine homogeneous powder. Two subsamples of fish powder were placed in an adiabatic bomb calorimeter (IKA C-4000 adiabatic bomb calorimeter, IKA-WerkeGmbh & Co. KG) for energy measurements. If the coefficient of variation between the two measurements exceeded 3% a third measurement was made and finally a mean among the several subsamples was calculated and assigned to each individual fish.

2.2.3 Statistical Analysis

We first explored, with our dataset and additional measurements from Spitz and Jouma'a (2013), the classical relationship between energy density and dry weight (Hartman and Brandt, 1995). Regressions were drawn respectively from samples caught during scientific surveys and by professional fishermen in 2014 for both the Bay of Biscay and the English Channel, and in 2010 for the Bay of Biscay only with data from Spitz and Jouma'a (2013). Since both data sets were build following similar protocols we expected to investigate the robustness of this relationship with year and area. Regressions were fitted with linear and log-linear models, the latter being likely to better integrate size or ontogenetic effects on this relationship. Underlying assumptions of normal distribution were a posteriori checked (not shown).

Energy density can be affected by several factors and in particular by species, size, season and region. Evolution of energy density with size does not follow a monotonous but rather a dome shaped trend (see results). Thus classic linear relationship were not appropriate in such a case. To explore the combined effect of size, area and season, generalised additive model (GAM) were fitted for each species using the R library ***mgcv***. We assumed that the data were normally distributed, which was confirmed by investigating the distribution of residuals (not shown). To account for the effects of region and season we considered the survey. The factorial design is not complete, but offers a view at two seasons in the Bay of Biscay, i.e. spring and autumn, and in early autumn in the English Channel. The GAM model was built to integrate the factor survey (combined area and season) and the effect of length smoothed by each modality of survey. The following equation: $Ed \sim survey + s(size, by = survey)$, in R computing language, describes the structure of the model. The first effect $survey$ is the average energy density value (Ed) for each survey on the whole size range. The second effect, i.e. $s(size, by = survey)$, is the smoothed survey specific variation of energy density with size around the previous average (i.e. first effect in the model).

2.3 Results

2.3.1 Energy density against dry weight

All coefficients are highly significant and R^2 are high, ranging from 0.90 to 0.95 (Table 2). R^2 are generally higher for sardine. Log linear models generally slightly improves the fit as compared to the

classic linear models, except for anchovy in 2010. Predicted relationship highly overlap between the two datasets, for anchovy and even more for sardine (Figure 2). This reflects that year and areas do not significantly affects this relationships. This is even more obvious in case of log linear relationship. Predicted relationships are largely overlapping for anchovy and even more for sardine. Whatever the model, linear or log linear, predictions for anchovy and sardine display large divergences (Figs 2 & 3). Sardine displays a steeper slope than anchovy, meaning that for each additional gram of dry mass the gain of energy is higher for sardine (Figure 3). For log linear model, even if the slope remain steeper for sardine, intercepts or starting point are more similar, likely reflecting that both species display similar minimum energy density values but diverge significantly in maximum values.

Table 2. Coefficients of regression models between energy density ($kJ.g^{-1}$ wet mass) and dry mass (%). Pvalues (not shown) were systematically below $2e^{-16}$.

		Species	Nb	R^2	Coef.	Estimates	Std. error
Linear	**2014**	**Anchovy**	171	0.903	**intercept**	-3.471	0.239
					slope	0.336	0.008
		Sardine	249	0.937	**intercept**	-5.38	0.209
					slope	0.412	0.007
	2010	**Anchovy**	244	0.947	**intercept**	-2.478	0.125
					slope	0.31	0.005
		Sardine	161	0.936	**intercept**	-4.344	0.207
					slope	0.378	0.008
Log-linear	**2014**	**Anchovy**	171	0.914	**intercept**	0.036	1.127
					slope	1.532	0.036
		Sardine	249	0.943	**intercept**	0.02	1.096
					slope	1.715	0.027
	2010	**Anchovy**	244	0.935	**intercept**	0.054	1.082
					slope	1.422	0.024
		Sardine	161	0.943	**intercept**	0.028	1.108
					slope	1.616	0.031

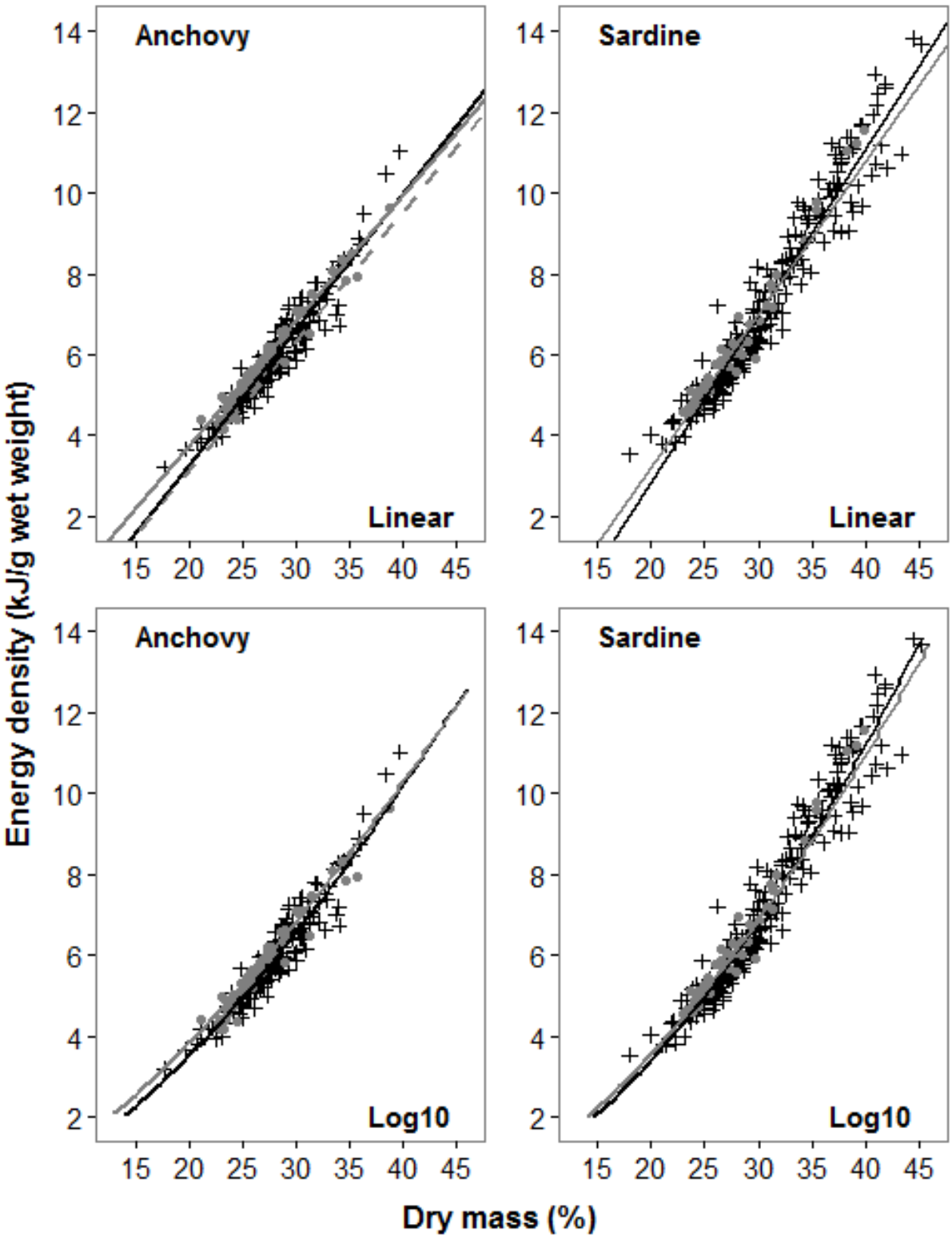


Figure 2. Energy density (kJ.g^{-1} wet mass) against dry mass content (%). Data and predictions form the present study and from Spitz and Jouma'a (2013) are plotted in black and grey, respectively. On the first plot the grey dashed line represent the relationship fitted for Adriatic anchovy by Tirelli et al. (2006).

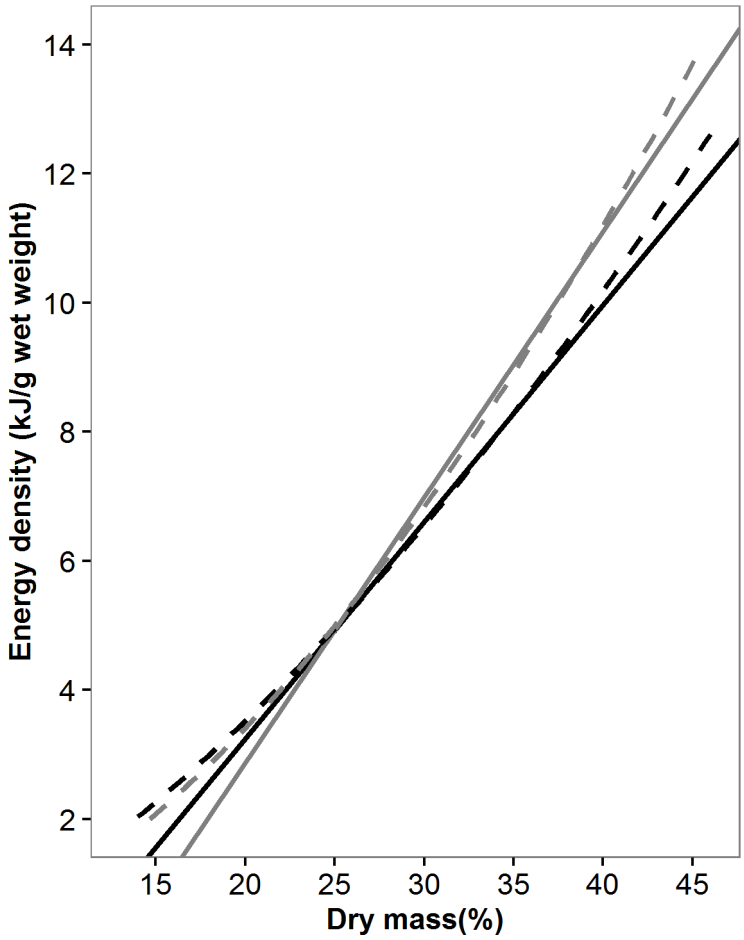


Figure 3. Energy density (wet mass) against dry mass. Predictions for anchovy (black) and sardine (grey) for the 2014 dataset, linear and log linear models are plotted in straight and dashed lines respectively.

2.3.2 Variation of length, weight and energy density with age

For anchovy, individuals caught in the English Channel display larger averaged values in both total length and wet weight at age than individuals from the Bay of Biscay caught either in spring or autumn (Figure 4). This has to be taken cautiously as no anchovy of more than 1 year old have been found in our samples from the English Channel (CAMANOC survey). For sardine this pattern is also observed from age 1. At age 0 (juvenile) sardine in the Bay of Biscay are larger and heavier than in the English Channel. This could be attributed to different birth dates or slightly younger ages (in days) if assuming similar birth dates due to the lag between surveys. When considering fishes from the Bay of Biscay different length and weight at ages are observed between spring and autumn, but average deviations decrease with age and length and weight values tend to converge. Spring and autumn surveys are separated in time by a productive period associated with a significant growth. As absolute growth decrease with age, observed differences between season in length or weight tend to fade with age.

For both species in the Bay of Biscay, energy density of fish caught in spring show significantly lower values than those caught in autumn. Energy density values observed in autumn in the English Channel are systematically larger than in the Bay of Biscay for both season, except at age 0 probably in link with length and weight at age 0. From age 1, sardine displays larger energy density values in autumn than anchovy, both in the Bay of Biscay and in the English Channel, but similar values in spring in the Bay of Biscay. Sardine average energy density values show an increase with age (and thus likely with size) until ages 2 or 3 and a regular decrease later on.

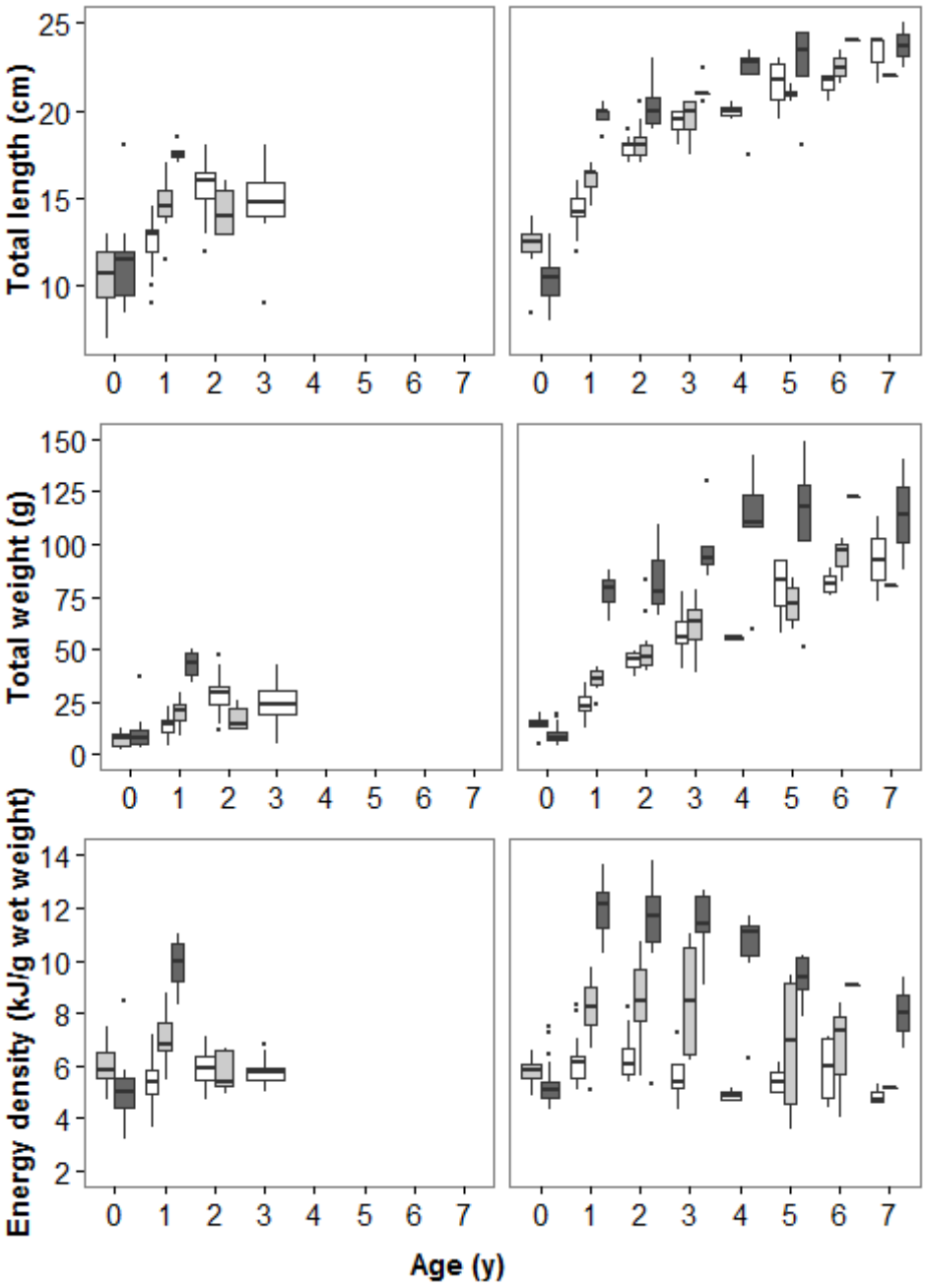


Figure 4. Variation of length (top panel), weight (middle panel) and energy density (in wet weight, bottom panel) at age, of anchovy (left) and sardine (right) observed in the Bay of Biscay in spring (survey PELGAS, white), in the Bay of Biscay in autumn (survey EVHOE, dark grey) and in the English Channel in autumn (survey CAMANOC, lightgrey).

2.3.3 Evolution of energy density with length, area and season

Table 3. GAM summaries: estimates, associated standard errors and significance. Sp and Au refer to spring and autumn, respectively.

		Anchovy			Sardine		
Effect		**Estimate**	**Std. error**	**Pvalue**	**Estimate**	**Std. error**	**Pvalue**
Average effects	**Bay of Biscay Sp**	20.46	0.15	$2.e^{-16}$	21.05	0.27	$2.e^{-16}$
	Bay of Biscay Au	21.94	0.16	$2.e^{-16}$	23.20	0.28	$2.e^{-16}$
	English Channel Au	21.21	0.24	$2.e^{-16}$	25.65	0.41	$2.e^{-16}$
Smoothed length effects	**Bay of Biscay Sp**			$4.97e^{-3}$			0.47
	Bay of Biscay Au			$2.e^{-16}$			$2.e^{-16}$
	English Channel Au			$2.e^{-11}$			$4.94.e^{-11}$
R^2			**0.636**			**0.709**	
Number of samples	**Bay of Biscay Sp**		77			81	
	Bay of Biscay Au		59			60	
	English Channel Au		28			68	

Quality of the fit of generalised additive models are satisfying with an explained variance of 0.64 and 0.71 for anchovy and sardine, respectively (Table 3). Most effects are highly significant. Only the length effect for sardine in spring in the Bay of Biscay is not significant, but it is likely to be due to the absence of sardine smaller than 12 cm in our dataset for this combination of season and area. Averages estimates confirm previous observations that energy density is higher on average for sardine for each combination of area and season, i.e. by 0.5, 1.3 and 4.3 $kJ.g^{-1}$ for the Bay of Biscay in spring, in autumn and in the English Channel in autumn, respectively. For both species, energy density values in spring are lower than values in autumn. Also interestingly the scatter of autumn values is higher than in spring, minimum values in autumn being close to averaged values in spring for both species. In autumn values for the Bay of Biscay are lower than in the English Channel. In the Bay of Biscay the seasonal magnitude in energy density is 1.5 and 2.1 $kJ.g^{-1}$ for anchovy and sardine, respectively. Also differences in autumn between the Bay of Biscay and the English Channel are more pronounced for sardine (2.4 $kJ.g^{-1}$) than for anchovy (-0.5 $kJ.g^{-1}$). The fact that, for anchovy, lower averages energy density values are observed in the English Channel in comparison with the Bay of Biscay is certainly due to the length distribution of samples from the English Channel, towards smaller sizes.

For anchovy in the Bay of Biscay, energy density increases until approximately 15-16 cm in total length for autumn and spring respectively and then follows a slight decrease (Figure 5). In case of anchovy from the English Channel no such pattern is observed but rather a steep increase in energy density with length. The gap in length distribution between 14 and 16 cm could prevent us from observing any potential inflexion in Ed increase. For sardine a similar but more obvious pattern is observed. Energy density, in autumn, increases with size until 18 and 19 cm for the Bay of Biscay and the English Channel, respectively, then decreases following a quasi-exponential trend (Figure 6). For sardine in spring in the Bay of Biscay we still observe two phases, a first increase followed by a decrease, but the pattern is very flat. No individual below 12 cm were found in the Bay of Biscay in spring, this lack of data for the smallest sizes is likely to prevent the first increase in energy density with length to be observed.

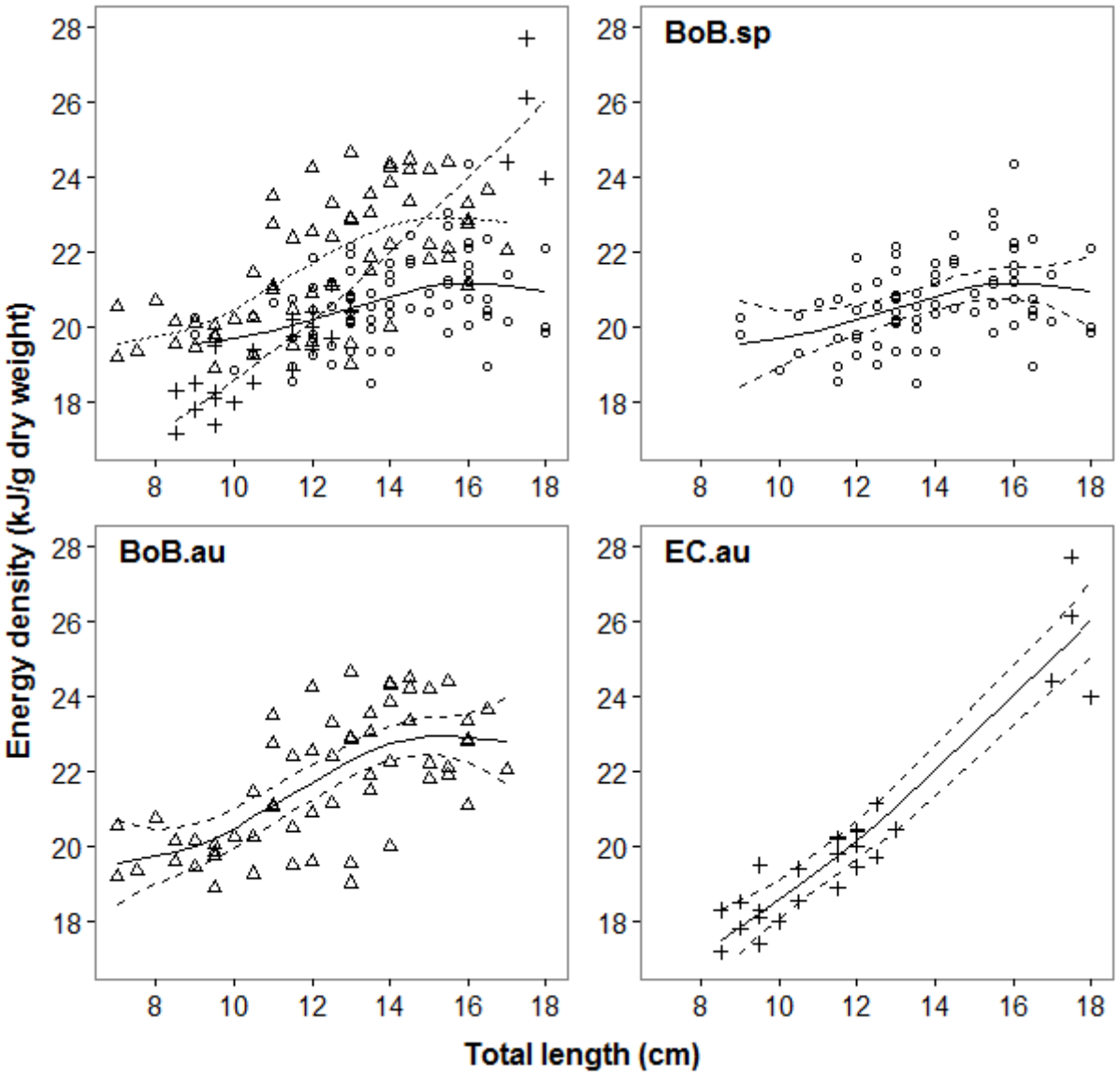


Figure 5. Predicted Ed values by the GAM against observations for anchovy. Top left panel displays all data and fit per combined modality of season and area. Data and fitted values for the Bay of Biscay in spring (circle), the Bay of Biscay in autumn (triangle) and the English Channel in autumn (cross). Other panels display the model fit for each combination, with average predictions (continuous lines) and average +/- 2 standard deviation (dashed lines).

In spring in the Bay of Biscay, both species tend to follow the same trend in energy density but also very similar values, according to the GAM predictions (Figure 6), which is particularly clear for fully grown fishes but likely hidden at smallest sizes by the length distribution of sardine samples. In autumn, predicted values for the smallest sizes are also very close but diverge strongly as size increases.

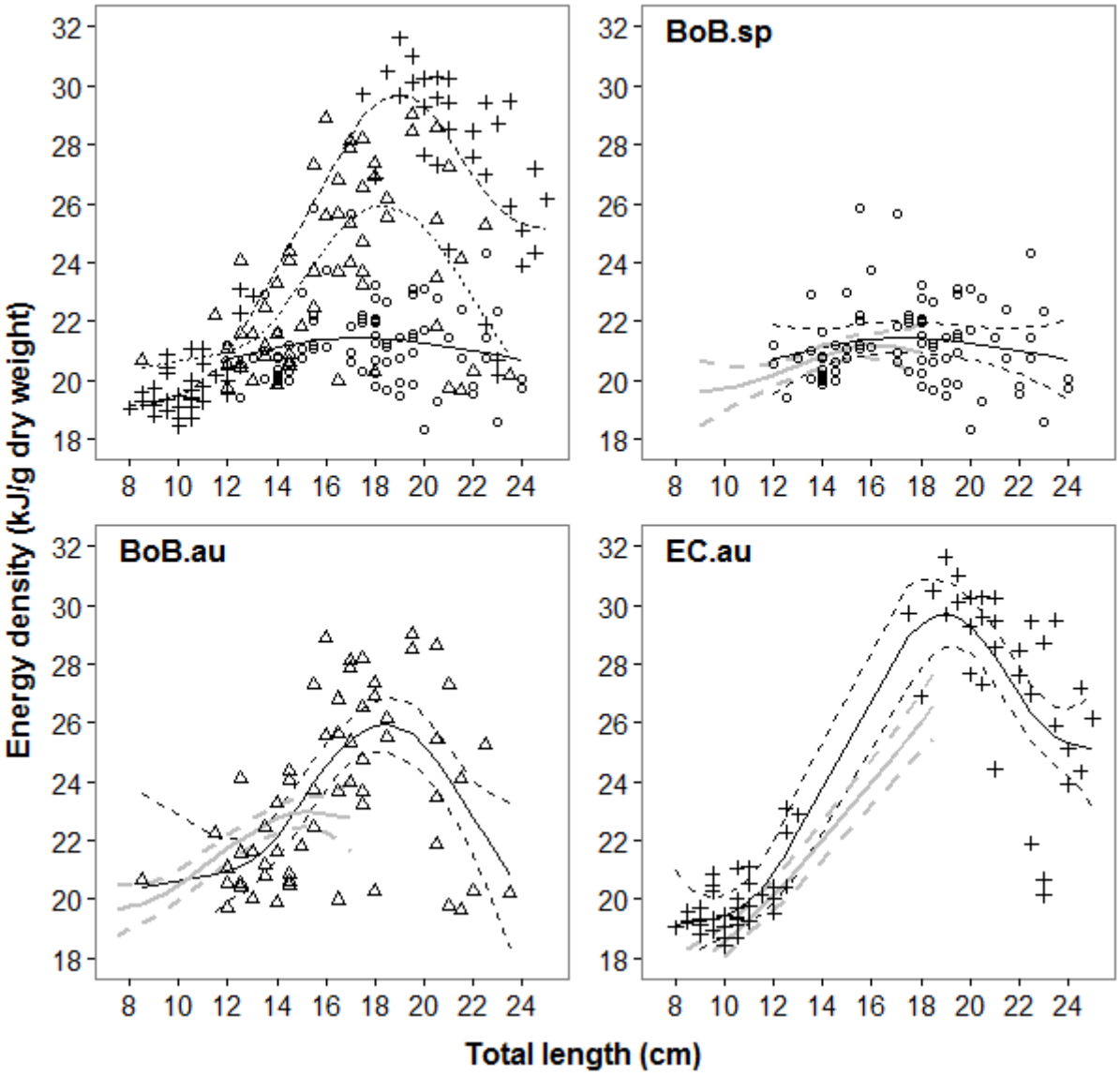


Figure 6. Predicted Ed values by the GAM against observations for sardine. Top left panel displays all data and fit per combined modality of season and area. Data and fitted values for the Bay of Biscay in spring (circle), the Bay of Biscay in autumn (triangle) and the English Channel in autumn (cross). Other panels display the model fit for each combination, with average predictions (continuous lines) and average +/- 2 standard deviation (dashed lines), as well as predictions of the model for anchovy (grey lines).

2.4 Discussions

Our results show how different factors affect the energetic condition of anchovy and sardine, obviously species and season but also region and body size, the latter in a surprisingly non monotonic allometric way. A large number of samples were processed to draw these results and they all have been caught in 2014. This in one hand prevents generalisation of some of the results before more years are available, but in the other hand prevents any interaction of the effects assessed with some potential interannual effects. The dataset gathers fish over a large range of age, especially in the case of sardine, thus it is unlikely that patterns observed on several annual cohorts (up to 8) would disappear with an extended dataset.

2.4.1 Energy density against dry mass

The linear and log-linear relationships between energy density and percent dry mass displayed strong fit, i.e. with R^2 values being systematically above 0.9. These relationships are generally strong for numerous species (Hartman and Brandt, 1995). These authors fitted a linear relationship for several clupeid species, intercept and slope values were -2.5 and 0.33, respectively. This slope is in agreement with the anchovy slopes that we found. Nevertheless we found that estimates of intercept and slopes are significantly different for both species, leading to the conclusion that such relationships are species specific. Moreover Tirelli et al. (2006) found the following relationship: Ed=0.321*%DM-3.317 for *engraulis encrasicolus* in the Adriatic Sea. Predictions of this latter relationship are particularly close to our own predictions. We thus postulate that the regression between energy density in wet mass and dry mass is barely insensitive to the area but is truly species specific. Despite of this, the previous regression published for anchovy in the Bay of Biscay by Dubreuil and Petitgas (2009) is not in total agreement, we suspect that this discrepancy is mainly due to differences in the protocols as these authors used energy density measurements on group of fishes according to length class instead of individual measurements. We still have slight differences in linear estimates when comparing the dataset of Spitz and Jouma'a (2013) and the present study, but this differences appear of poor significance when considering the fits of predicted relationships from both datasets. The regressions drawn from the present study include observation in the English Channel, i.e. largest values leading to sharper slope. Log linear models lead to a good agreement between both datasets. Log linear models are likely to be more effective in dealing with extremum values, explaining why including large energy values from the English Channel in one dataset do not change dramatically regression coefficients. Wuenschel et al (2006) suggested that linear relationships between energy density (or lipid) and dry mass content are strongly affected by ontogeny and should be stage specific. Log linear shape enables to describe an exponentially increasing pattern (of lipid content per unit of mass) and thus can better deal with an increase in energy density with body size and ontogenetic effects occurring between juvenile and fully grown adults. Zenitani and Kono (2012) also described an exponential allometry between lipid content (both phospholipids and triglycerides) and body size for sardine larvae from Eastern Japan. We thus could

consider in the future the integration of larval data in this log linear relationship. Hartman and Brandt (1995) showed that even gathering numerous species in a single relationship can still lead to a strong fit in case of a log linear model. This is certainly due to the effect of size which would override interspecific differences in regressions coefficients when gathering wide body size ranges across numerous species. But as we found truly distinct relationships between both species through linear and log linear models, for two related species (clupeids) we argue that this relationship is very strong but should remain species specific. In the future, freeze drying only could be an option to facilitate the application of the methodology to estimate energy density in routine, as a reliable fish condition index, as suggested by Hartman and Brandt (1995) and Pedersen and Hislop (2001).

2.4.2 Species and season

Our results concurred to display species specific effects on energy density. Energy density increase more sharply with both body size and percent dry mass in case of sardine. This certainly reflect different energy storage capacity, sardine being able to store more energy, i.e. more lipid, per unit of mass as it grows. Log linear and gam models also highlighted similar minima of energetic condition for both the smallest sizes and lower values of dry mass content.

Clupeidae are among the most energy rich forage fish species in the Bay of Biscay, among this family sardine displays the largest values and variability in energy density (Spitz and Jouma'a, 2013). Spitz and Jouma'a (2013) reported that energy density, in wet weight, is on average equal to 5.5 and 5.8 in spring and to 6.4 and 8.8 $kJ.g^{-1}$ in autumn, for anchovy and sardine, respectively. Our results are in agreement with these values. Rosa et al. (2010) showed that energy density of sardine off Portugal display a minimum in March/April and a peak in September/October. Spring and autumn energy density average values are thus minimum and maximum thresholds exhibited by these species at the seasonal scale. Despite of a potential lag in seasonal cycle in productivity and temperature between the English Channel, the Bay of Biscay and Portugal, due to latitude, we also likely captured these extremum values according to our sampling design. Results from Spitz and Jouma'a (2013) and ours agreed in the observation of similar energy values in spring for fully grown individual of both species. Considering that spring describes a minimum threshold, anchovy and sardine emerge from overwintering with a similar energetic condition. Rosa et al. (2010) showed that for sardine minimum energy density values in February/March were consistent across years irrespectively of previous energetic or environmental conditions. The larger seasonal magnitude and variability in energy density again suggest that storage capacity of sardine are significantly larger than for anchovy but could also express larger energetic expenses between autumn and the following winter. The seasonal variability in bioenergetics condition is resulting from a combination of the seasonal cycle in plankton productivity (food availability) and the spawning phenology (Pedersen and Hislop, 2001; Rosa et al., 2010). Anchovy is known to spawn in spring/summer (Motos, L., 1996) whereas sardine is expected to spawn from autumn to spring (Coombs et al., 2006; Stratoudakis et al., 2007). Sardine is thus likely to gather more energy, to store more lipids

during productive month (from spring to autumn) to ensure its larger spawning expenses in the following winter.

2.4.3 Area

In autumn, except at age 0, fishes from the English Channel display larger length at age than fishes from the Bay of Biscay. Smaller sizes at age 0 are likely to result from differences in birth dates, juveniles in the English Channel being younger. These observations are less clear for anchovy as the dataset contain only few old individual for this species, which is likely to be due to its very short lifespan. ICES (2016) reported that in 2015 in the Bay of Biscay age 1 and 2 gather 53 and 44%, respectively, of the total number of individual of the stock (44 and 53% in biomass, respectively). Larger length and weight at age could be due to a higher zooplankton productivity in the English Channel. Also Silva et al. (2008) showed a decrease in sardine growth pattern from the English Channel to Morocco following a latitudinal trend in temperature and zooplankton productivity. Populations at Northern latitude tend to express larger growth performance in link with size related overwintering survival of juveniles (Conover, 1992; Conover and Present, n.d.). Larger individual of a species are expected to better endure winter starvation (Cargnelli and Gross, 1997). Silva et al. (2006) described a similar pattern in length at first maturity. This could be a consequence of the latitudinal growth pattern or could also highlight a delayed spawning strategy. Delayed spawning could favour energetic allocation in growth to quickly reach largest sizes and sufficient energy storage capacity to overwinter, as larger fish are more resilient to such stress (Cargnelli and Gross, 1997). Instead of regional differences in growth patterns a size related migration to the North was hypothesized by Furnestin, (1943) and Silva et al. (2008), based on the decrease in abundance of young and small sardine with latitude. However we did catch and analyse juveniles of sardine and anchovy in the English Channel (age 0) below 10 cm in length, most of them in coastal western areas or in the Bay of Seine to the east. It seems unlikely that such small fishes actively migrated from the Bay of Biscay. Then a passive drift during early life stages could be considered, but Petitgas et al. (2012) demonstrated low egg and larval connectivity between the Bay of Biscay and the English Channel in case of anchovy. Drift simulations made in their study described a potential connectivity in early spring (until mid-May) between the northern Bay of Biscay and the English Channel. Negligible anchovy spawning is observed in this area Petitgas et al. (2012) but Coombs et al. (2005) described the occurrence, at the border between the northern Bay of Biscay and the English Channel, of sardine spawning in March. Considering the earlier spawning phenology of sardine and a similar drift pattern to anchovy for this species, connectivity between sardine populations from the northern Bay of Biscay and the English Channel could be hypothesised. ICES (2016) also reported some evidence of expansion of the Bay of Biscay stock of anchovy, arguing that most of anchovy catches in the English Channel mostly occurred in its western part close to the border with the Bay of Biscay. But in case of the eastern English Channel, anchovies likely belong to local populations as shown by Petitgas et al. (2012) for the anchovies in the North Sea. We do not dispose of enough reliable inputs to conclude

on any population structure between the Bay of Biscay and the English Channel, but we believe that distinct environments (both temperature and zooplankton abundance and phenology) may lead to distinct growth, spawning and bioenergetics strategies.

2.4.4 Size and age

Effects of age and size are strongly and naturally interlinked via growth and thus display similar patterns. We showed that energetic condition of anchovy and sardine, in both the Bay of Biscay and the English Channel, strongly increases between age 0 and 1, then reach an optimum between age 2 or 3 and finally decreases since then. Results of Brosset et al. (2015a) highlighted a similar pattern for these species in the Gulf of Lion with a morphometric index. These authors also argued that the decrease at oldest ages is more dramatic in case of years of non-favourable environmental condition, in particular food availability or quality.

The effect of size on energy density has been reported for many fish species (Anthony et al., 2000), energy reserves being positively associated with size (Cargnelli and Gross, 1997). Pedersen and Hislop (2001) noticed that the effect of size is not always linear. Indeed, in our cases this effect is not a simple allometric relationship as energy density first shows an increase with size until an optima, and then a steep decrease. Increase in energy density for juveniles and young adults is likely due to a relative decrease in water content and a parallel increase of energy reserves, i.e. lipid content (Wuenschel et al., 2006). Tirelli et al. (2006) described, for anchovy in the Adriatic Sea, a linear relationship between energy density and size until 9.0 cm and a more variable pattern for larger sizes. To our knowledge decrease in energetic condition has not been documented for fish at largest sizes. This pattern can be attributed to some decrease in energy acquisition or increase in energetic expenses, or a combination of both. Decrease in energetic gain could be either attributed to some change in diet or to a decrease in digestion or assimilation efficiency, while an increase in energetic expenses could be related to an increase in metabolic rates (e.g. respiration or cellular maintenance) or energetic allocation to reproduction. Anchovy and sardine are planktivorous species feeding mainly on copepods (Bachiller and Irigoien, 2015; Plounevez and Champalbert, 1999). Bode et al. (2003) showed that the sardine diet in Northern Spain from 18 cm progressively shifts to smaller prey items, both smaller zooplankton organisms and phytoplankton cells, as a result of an increased filter feeding mode. Smaller zooplankton items are likely to be less energy rich and especially phytoplankton cells are generally thought to poorly contribute as a carbon input in the diet of sardine (Costalago et al., 2014; Nikolioudakis et al., 2012). Our results showed optimum values in energy density around this size for the Bay of Biscay and at a slightly larger size for the English Channel, i.e. around 19 cm. These slight differences in optimal size for energetic condition could be related to the latitudinal growth pattern described by Silva et al. (2008), who showed that sardine from the English Channel have a greater length at age of 2 cm than fish from the Portugal or Northern Spain. Though no such pattern in anchovy diet has been reported yet in the literature, our analysis still indicated a slighter but similar decrease in energy density at larger sizes in

the Bay of Biscay both in spring and autumn. Lower energetic gain could also be explained by a loss of predation capacity, which seems unlikely as swimming speed is expected to be largely driven by size. Digestion or assimilation efficiency could also decrease with age. The largest energetic expenses for fish are generally described as maintenance (Kooijman, 2013) and spawning (Jørgensen et al., 2016; McBride et al., 2015), two processes highly correlated with size. We previously discussed a potential trade-off between food availability and temperature, in sustaining maintenance requirements which is depending on fish size. The English Channel is known to be more productive than the Bay of Biscay, with lower temperatures on average even if locally and seasonally this may not hold. The English Channel may then be able not only to support faster growth and higher cumulated energy reserves in autumn, but also result in a better trade-off in the environmental conditions allowing maximum energy reserves at bigger size. Rosa et al (2010) showed that the seasonal cycle of energy density is largely driven by spawning expenses. Silva et al (2006) described an increase in length at first maturity with latitude in the North Eastern Atlantic for sardine. Thus sardine from the English Channel could reach their ultimate spawning capacity at slightly larger size than in the Bay of Biscay, this would explain that the decrease of energy density occurs at slightly larger size in the English Channel. Larger fish are expected to invest more in spawning as they display wider period of active spawning period (Nunes et al., 2011), thus energetic investment in spawning is likely to critically scale with length. Moreover Coombs et al (2006) and Stratoudakis et al (2007) described a latitudinal gradient of spawning phenology for sardine in European waters associated with the temperature gradient. Sardine spawns from autumn to late winter/early spring in Portuguese waters (Nunes et al., 2011), in early spring plus a residual spawning event in autumn in the Bay of Biscay, and finally around late spring to summer in the English Channel (Stratoudakis et al., 2007). There is approximately one month lag between autumn surveys in the Bay of Biscay and the English Channel. Spawning then occurs earlier (in autumn) in the English Channel, thus mobilising energy reserves of largest sardine earlier or largest individual recovering later from spawning in this area. Instead of an earlier restart of spawning, a latter recovery from previous spawning period could be envisaged for larger fish due to their higher energetic investment in that function. Even if a latter recovery from spawning can be hypothesized for anchovy at largest sizes, this species is known to spawn during a more restricted period centred in May and ending in July/August in the Bay of Biscay (Motos 1996) , and no spawning has been described in the English Channel. Then spawning seems less appropriate to explain the decrease in energy density for largest sizes considering anchovy spawning patterns.

2.5 Conclusion

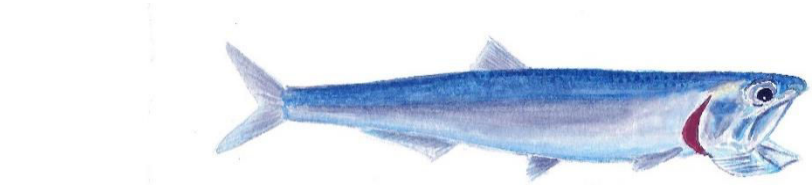
We first confirmed the validity of linear regression between energy density and dry mass, for anchovy and sardine, and argue that this relationship is likely to be only species specific and is not affected neither by region or year. We also support the consideration of log linear models to integrate size and ontogenetic evolution in this relationship. In looking for a reliable index of fish (bioenergetics) condition

we encourage a preliminary assessment of its seasonal changes. Sardine and anchovy show similar energy density values in spring reflecting a minimum energetic threshold. Rosa et al. (2010) showed a consistent value in late winter for sardine in Portuguese waters whatever the previous history in food availability. Maximum values of energy density, observed in autumn at the end of the productive season, are more variable across individuals and thus more likely to integrate environmental conditions histories and especially feeding histories. Thus assessing fish condition should preferentially be based on autumn surveys for anchovy and sardine. We encourage further work to take cautiously into account the associated effects of size and season when planning experimental design. We finally highlighted the surprising, strong and dome shaped effect of size on the bioenergetics condition of anchovy and sardine. We discussed the decrease pattern of energy density for larger and older fishes with reported patterns of spawning phenology and feeding behaviour as well as a potential ageing effect. We are unable at this stage to conclude on any of these hypothesis or combination of them. Further investigations with extended datasets are needed.

Acknowledgments

The authors wish to thank surveys' chief namely Michelle Salaun, Mathieux Doray and Morgane Travers-Trollet, as well as technicians directly involved in the sampling at sea during surveys: Coline Lazare, Rachel Ignacio-Cifre, Nicolas Caroff and Hervé Barone. This work was supported by a PhD grant from the project SEAMAN, founded by the ANR (French National Research Agency) and EU FP7 ERA-NET SEASERA, as well as the Captain project founded by FFP (France Filière Pêche).

Chapitre 3 : Modélisation bioénergétique de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne



Les résultats de ce troisième chapitre sont également présentés sous la forme d'un article scientifique, soumis au journal Ecological Modelling le 14 septembre 2016, dans le cadre du numéro spécial associé à la conférence de l'ISEM (International Society for Ecological Modelling) de mai 2016.

Résumé de l'article

L'objectif de ces travaux était de comparer les deux espèces sur le plan bioénergétique avec une approche de modélisation basée sur la théorie DEB. Les données de densité énergétique permettent d'apprécier la condition bioénergétique du poisson, mais ne permettent pas d'appréhender les stratégies d'allocation énergétique. Alors que l'approche de modélisation par le DEB permet de prédire à la fois la condition bioénergétique et l'allocation de l'énergie aux différentes fonctions, et permet ainsi de comparer les stratégies des deux espèces. Le modèle DEB a été calibré pour l'anchois et la sardine du golfe de Gascogne. Pour ce faire, un important jeu de donnée a été rassemblé : - des données de taille et poids aux âges collectées au printemps et à l'automne lors des campagnes halieutiques menées dans le golfe de Gascogne, notamment PELGAS et EVHOE sur la période 2000-2014, - ainsi que les données de densité énergétique présentées lors du chapitre précédent. La densité énergétique est une donnée clé pour contraindre les modèles bioénergétiques (Hartman and Brandt, 1995) pourtant cette donnée est encore peu mise à profit dans le cadre de la calibration de ce type de modèle, notamment dans le cas du DEB.

L'estimation des paramètres a été faite par le biais d'une méthode basée sur le principe des stratégies évolutives. Cette méthode permet d'estimer un jeu de paramètres relativement imposant (jusqu'à 16 paramètres dans le cadre de ces travaux). Lors d'une première itération une « population » de jeux de paramètres est initialisée aléatoirement, les prédictions de chaque jeu de paramètres sont ensuite évaluées. Seuls les jeux de paramètres offrant les meilleures prédictions sont conservés. Ce processus rappelle ainsi la sélection naturelle. Les jeux de données sélectionnés sont ensuite mélangés et subissent des variations aléatoires de leurs valeurs de paramètres, selon des processus qui rappellent la reproduction sexuée ou encore les mutations génétiques. La nouvelle population est soumise à la sélection et le processus se répète ainsi jusqu'à ce que la population de jeux de paramètres s'homogénéise. Bien que lourde sur le plan calculatoire, cette méthode est particulièrement robuste et permet de faire face à des contraintes mathématiques induites par des minima locaux, auxquels les méthodes d'estimation de paramètres plus classiques, telles que les approches basées sur « la descente de gradient » ou le simplex, sont particulièrement sensibles.

Pour comparer les deux espèces, les aspects les plus marquants de leurs cycles de vie et de leurs traits biologiques ont été identifiés, à savoir leurs tailles ainsi que leurs stratégies alimentaires et de reproduction. Ces différences majeures ont servi à l'élaboration d'une approche par scenarii. Un premier

modèle a été calibré pour l'anchois, qui a ainsi servi de référence, compte tenu du fait que l'écologie de cette espèce est probablement mieux connue à l'heure actuelle, du moins dans le golfe de Gascogne, que celle la sardine. Ensuite plusieurs scénarii de modèle « Sardine » ont été calibrés en partant du modèle anchois et en intégrant progressivement dans le modèle les différences marquantes entre les deux espèces, préalablement énumérées. L'analyse s'est ensuite basée sur l'interprétation des paramètres, considérés comme indicateurs des stratégies bioénergétiques des deux espèces, et sur l'analyse des prédictions des différents modèles en termes de stratégies d'allocation énergétique entre les compartiments du modèle DEB (notamment entre réserves, réserves de reproduction et structure) et les différentes fonctions physiologiques (maintenance, croissance ou encore reproduction).

L'analyse des paramètres a permis de mettre en évidence des besoins énergétiques, des coûts et cinétiques métaboliques plus élevés pour l'anchois que pour la sardine, ainsi qu'une capacité de réserves plus développée chez la sardine, qui est une caractéristique de l'espèce plutôt que liée au différentiel de taille. Les prédictions d'allocation énergétique ont montré qu'en proportion à l'échelle du cycle de vie la sardine investit plus d'énergie dans la reproduction. Anchois et sardine se reproduisent selon un schéma dit « indéterminé », c'est-à-dire que leur investissement reproductif ne peut être estimé avant leur saison de ponte effective. En effet, l'énergie mobilisée pour la reproduction est à la fois prélevée dans les réserves de l'individu et extraite de l'environnement lors de la saison de ponte. L'analyse de l'allocation énergétique à la reproduction et notamment des sources d'énergie mobilisées pour cette fonction, a montré que la reproduction de la sardine est majoritairement soutenue par ses réserves alors que chez l'anchois cette fonction est plutôt assurée par l'énergie captée via l'alimentation pendant la ponte. La sardine adopte ainsi un comportement dit de « capital spawner » alors que l'anchois adopte plutôt un comportement d'« income spawner ». Les différents scénarii ont également souligné que le décalage dans le temps entre la productivité planctonique (période de forte disponibilité alimentaire) et la phénologie de la ponte est à l'origine de la stratégie d'allocation énergétique à la reproduction. En définitive, le modèle DEB, a montré l'étroite relation entre les stratégies bioénergétiques et de reproduction des deux espèces.

Pour conclure, l'anchois est caractérisé par de forts besoins énergétiques en lien avec une cinétique et des coûts métaboliques élevés, lui permettant de profiter pleinement des périodes d'abondance planctonique pour mener de concert croissance, reproduction et accumulation de réserves, adoptant ainsi une stratégie proche du « tout ou rien ». La sardine, quant à elle, croit et se reproduit sur une base plus lente et régulière à l'échelle saisonnière et annuelle et met à profit ses capacités de réserves accrues pour découpler sa ponte de la période de bloom planctonique.

Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: a modelling approach with the Dynamic Energy Budget.

Authors : Paul Gatti[a], Pierre Petitgas[b], Martin Huret[a]

Keywords: Dynamic Energy Budget, bioenergetics, life history traits, life cycle, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*

Abstract

Similar or very contrasted puzzling population dynamics between anchovy and sardine occur worldwide. Underlying factors are not well understood, but insights towards different biological traits are suggested, in particular trophic specialisation, leading to different responses to environmental conditions. Based on most striking differences in biological and life history traits, i.e. size, spawning and feeding, we calibrated a bioenergetics model, based on the Dynamic Energy Budget theory, for *Engraulis encrasicolus* and *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay. Differences in traits were successively integrated in the model using an exploratory approach by scenarios. Insights in respective physiology were drawn from analysis of parameter values and predictions of the model. We showed that anchovy and sardine have distinct strategies with respect to energy acquisition and especially to allocation to spawning. Anchovy is characterised by higher metabolic rates and requirements. This species is more likely to benefit from period of high food availability to carry out both growth, spawning and reserves storage. Sardine is less demanding in both food requirements and metabolic costs. Sardine takes advantage of larger reserves storage capacity to decouple spawning and prey blooms and to broaden spawning period, and thus displays a more capital breeding spawning behaviour. Overall, our results distinguishes between anchovy that tends towards an almost "all or nothing" energetic strategy, and sardine that tends to carry out lower metabolic activities at but on a more regular basis.

3.1 Introduction

Anchovy and sardine populations often co-occur around the world and have displayed out-of-phase fluctuations in the pacific (Schwartzlose et al., 1999). Several hypotheses may explain such a pattern, e.g. trophic specialization (Canales et al., 2016; Fiechter et al., 2015; Van der Lingen et al., 2006) or temperature preferences (Fiechter et al., 2015; Takasuka et al., 2008). These fluctuations of biomass are probably rather due to slightly different biological traits and sensitivity to environmental conditions than competition for habitat (Barange et al., 2009) or food (Van der Lingen et al., 2006).

In European waters, to our knowledge, no biomass alternations have been reported so far. Nevertheless large fluctuations of stock biomass occurred, sometimes affecting one species and sometimes both. Since the mid-1990s anchovy and sardine abundances in the North Sea increased probably due to higher summer temperature (Alheit et al., 2012), enabling the expansion of local remnant populations (Petitgas et al., 2010). Bay of Biscay (BoB) anchovy collapsed in 2005 and recovered since 2010 (ICES, 2012). Sardine and anchovy in the Gulf of Lion display, since 2000s, poor fish condition associated with the rarefaction of older (and also bigger) individuals (Brosset et al., 2015a). It is thus challenging to anticipate such dramatic changes in abundance, condition and distribution of both species in European waters. Working towards this aim, we first need to accurately understand biology and life history strategies of both species. In the BoB, anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) obviously differ in size, sardine being bigger. These species exhibit different feeding strategy, i.e. anchovy targeting more effectively larger prey items (Bachiller and Irigoien, 2015) and sardine feeding more efficiently on smaller preys by filtering (Van der Lingen et al., 2006). They finally differ in terms of spawning season, frequency and fecundity per spawning event (Ganias, 2014). In the BoB, anchovy mainly spawns between May and July (Motos, 1996) whereas sardine seems to spawn earlier and during a larger period spawning, i.e. from March to June and from October to December, as estimated by Coombs et al. (2006).

For a comprehensive understanding of the dynamics of these species, integrative approach of the ecosystem may be required. Rose et al. (2015) developed an End-to-End approach by coupling a full life cycle model, for anchovy and sardine in the California Current System, with a dynamic environment and a fleet model to simulate and understand past population dynamics of both species. However, disentangling the effects of internal and external processes on individuals of such similar species may become complex in such applications. Focussing on the biological traits and physiological processes at the individual level in response to the environment seems a reasonable first step. Bioenergetics theories quantitatively model energy flux inside the organism, from assimilation to latter allocation in different functions (e.g. growth, reproduction or maintenance). Among the bioenergetics approaches, the Dynamic Energy Budget (DEB) theory (Kooijman, 2010) has proved to be successful in reproducing patterns linked with size, through the "body size scaling relationship" (Pecquerie et al., 2011),

temperature affinities (Freitas et al., 2010; Teal et al., 2012), habitat use (Teal et al., 2012) or food (Lavaud et al., 2014). The DEB model (standard version) is generic and theoretically designed to suit a large variety of single organism's physiology. Parameter values are considered as indicators of biological and physiological traits of the species considered (Kooijman and Lika, 2014; Lika et al., 2011).

Our objective in this paper was to explore the respective biology and life history strategies of anchovy and sardine in the BoB using the DEB theory. Two DEB models have already been published for anchovy (*Engraulis encrasicolus*), first one in the BoB (Pecquerie et al., 2009) and the second one in the Gulf of Lion (Pethybridge et al., 2013). Our anchovy model is inspired from those previous applications, but a new calibration based on an updated dataset was performed. To our knowledge no model has been published for sardine yet. The sardine model was built from the anchovy model by progressively integrating traits that appear of major importance to explain differences between the two species. These traits were size, reproductive and feeding strategies. Throughout results and discussion sections, we first analysed and interpreted how the variations in those traits impacted the calibrated parameters values in both species. Then we relied on our model simulations to discuss biological and life strategy emergent properties with respect to species bioenergetics.

3.2 Material and Methods

3.2.1 Fish data

An extensive data set was necessary to calibrate a full life cycle bioenergetics model covering the successive life stages (i.e. larvae, juveniles and adults). Length (cm), wet weight (g) and energy density ($kJ.g^{-1}$ wet weight) data at two seasons and over several years as well as for the different life cycle stages were compiled. The samples came from spring and autumn fisheries survey (PELGAS and EVHOE respectively from 2000 to 2014), dedicated surveys to larvae (PELGAS 2009 to 2012, ECLAIR 2008, SENTINELLE 2010 and PLAGIA 2009) and juveniles (JUVESU 1999, JUVAGA 2003 and 2005 and SENTINELLE 2010) as well as commercial landings.

Juveniles and adults samples were caught using pelagic or demersal trawls, measured and weighted respectively to the nearest 0.5 cm and 0.2 g and then frozen and stored for later age reading (in year) in laboratory by two experienced readers, following the ICES guidelines (ICES, 2011, 2009). Larvae were caught by towing the "Carré" net (Bourriau, 1991), an ichtyoplankton net with a one meter square aperture and 315 µm mesh size, for 20 mn at 2 knots between the bottom of the thermocline and the surface. Larval samples were then stored in ethanol and total length was corrected for shrinking following Somarakis and Nikolioudakis (2010). Daily age reading was performed following Allain et al. (2003).

Sexual maturity stages have been estimated routinely during surveys PELGAS and EVHOE and during commercial sampling (occurring all year long), following ICES guidelines (ICES, 2008).

Energy density (Ed), i.e. the amount of energy per unit of mass, was measured following the protocols of (Dubreuil and Petitgas, 2009) and Spitz and Jouma'a (2013). Juvenile and adult sardine and anchovy samples were collected on PELGAS and EVHOE in 2014, opportunistic commercial sampling and by the mean of partnerships. Fish length and weight were recorded, otolith were extracted. Whole fish was grinded and freeze-dried during 48 hours to obtain a fine homogeneous powder. Dry weight was recorded and finally subsamples of fish powder were placed in an adiabatic bomb calorimeter (IKA C-4000 adiabatic bomb calorimeter, IKA-WerkeGmbh & Co. KG) for energy measurements.

The data set gathered age, length and weight measurements for around ten thousands adults of each species, 340 and 174 juveniles and 650 and 415 larvae of anchovy and sardine respectively. In addition energy density experiments gathered age, length, wet and dry weights for 196 and 156 juveniles and adults of anchovy and sardine respectively. These sampling design provided data covering the whole ranges of annual and seasonal variability in length, weight and Ed.

Total length, wet weight and Ed, as well as associated data variability, were assigned to survey multiannual average dates (i.e. the 8th of May for spring survey: and the 23rd of October for the autumn survey) to be used as climatology in model calibration.

3.2.2 Model

The model predicts growth, reproduction and mortality of an organism through its whole life cycle. The development is split in five stages, namely egg, yolk sac larva (no exogenous feeding), exogenous feeding larva, juvenile and adult. Until the mouth opening, i.e. the birth in DEB theory, development is simply predicted, for eggs and early larvae, as a function of temperature (see appendix A). When exogenous feeding starts the DEB model is initiated.

3.2.2.1 The DEB model

The Dynamic Energy DEB theory (Kooijman, 2010) aims at predicting growth, reproduction and death of an organism throughout its whole life cycle. Fig. 1 displays a schematic representation of the DEB model framework. Energy assimilated from food is accumulated in the reserves buffer (E). Energy reserves are then continuously mobilised to supply two main sources of expenditure: structure (structural growth (V) and maintenance) and maturity/reproduction (R), also requiring additional maintenance. Maintenance costs always take priority over growth or reproduction. If maintenance costs cannot be paid from E, energy is mobilised from R first and then from the gametes buffer (G), through fluxes p_{M2} and p_{M2} respectively, as proposed by Pethybridge et al. (2013). If maintenance cannot be paid, neither from E, R and G, the organism die. Flux kinetics are subject to temperature control via the Arrhenius correction (cor_T) and to overheads (Kooijman, 2010).

The structure of our model (Figure 1) is close to the "standard DEB model" and the same as Pethybridge et al. (2013). We do not consider acceleration DEB sensu (Kooijman et al., 2011). Instead a correction factor (cor_L, see Equation (1)) is implemented to account for potential increase in assimilation ability or efficiency with structural length (L) between late larvae (L_b) and juvenile (L_j) in line with ontogenic or morphologic development.

$$cor_L = min\left(1, max\left(L - L_b + \left(L_j - L * f_{acc}\right), f_{acc}\right)\right) \quad \text{Eq. (1)}$$

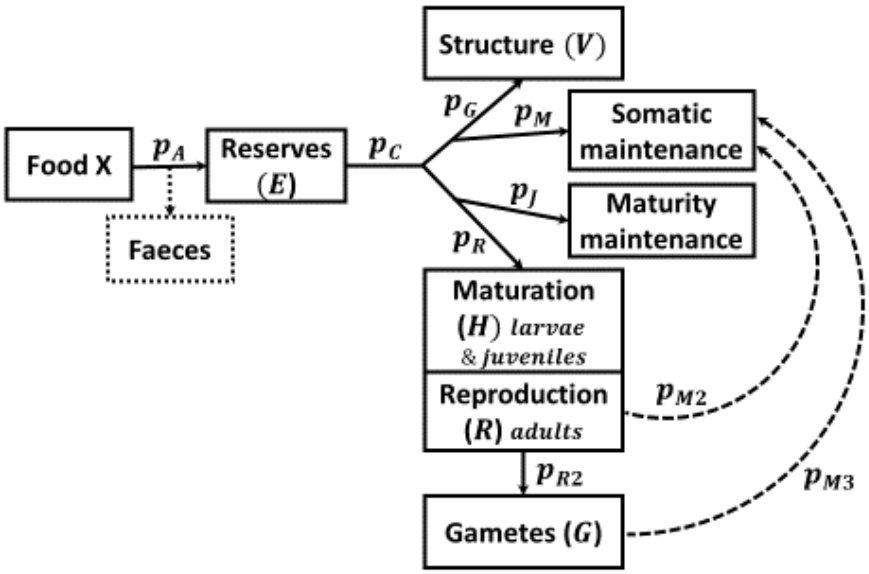


Figure 1. Schematic representation of the structure of the DEB model and energy fluxes.

All parameters are gathered in Table 1. Fluxes and equations are detailed in Appendix B.

Table 1. Parameters symbol, meaning and unit. Only values of fixed parameters are available here, in case of optimised parameters see Table 2.

Parameters	Symbol	Units	Anchovy	Sardine
Primary DEB parameters				
Maximum assimilation rate	$p_{\dot{Am}}$	J.cm^{-2}d^{-1}		
Assimilation efficiency[a]	ae	-	0.8	0.8
Volume specific cost for structure	$[EG]$	J.cm^{-3}		
Volume specific maintenance cost	$[p_{\dot{M}}]$	J.cm^{-3}d^{-1}		
Energy conductance	$\dot{v}$	cm.d^{-1}		
Fraction of energy allocated to growth	K	-		
Maturity maintenance rate coefficient	$k_J = [p_{\dot{M}}]/[EG]$	d^{-1}		
Maturity threshold at birth[b]	H_b	J	0.09	0.09
Maturity threshold at puberty	H_p	J		
Half saturation coefficient for food	K_f	gC.m^{-3}		
Fraction of energy fixed into eggs	$K_R = \rho_R/\rho_E$	-		
Auxiliary and compound parameters				
Arrhenius temperature	T_A	K		
Shape coefficient (adult)	δ	-		
Size at first feeding[c]	l_b	mm	4.0	4.0
Size at metamorphosis[c]	l_j	cm	4.0	4.0
Energy in reserve at first feeding[d]	E_b	J	0.11	0.11
Energy of eggs	E_0	J.eggs^{-1}	0.66	1.11
Relative batch fecundity	R_{bf}	eggs.cm^{-3}	478.9	400.0
Spawning frequency	S_f	d^{-1}	0.33	0.084
Shape coefficient (early larva)	δ_b	-		
Acceleration factor (larvae)	f_{acc}	-		
Density of structure	d_V	g.cm^{-3}		
Energy density of structure	ρ_V	kJ.g^{-1}		
Energy density of reserve	ρ_E	kJ.g^{-1}		
Energy density of reproduction reserve	ρ_{ER}	kJ.g^{-1}		
Energy density of gametes[e]	ρ_G	kJ.g^{-1}	23880	23880
Maximum storage density	$[E_m] = p_{\dot{Am}}/\dot{v}$	J.cm^{-3}		

[a] Freitas et al. (2010) [b] Calibration by hand. [c] Ré (1996) [d] Pethybridge et al. (2013) [e] Energy density ρ_G is set at 23 880 J.g^{-1} following energy density estimates of ovaries from Hunter and Leong (1981).

3.2.2.2 Spawning strategy

Anchovy spawning in the BoB occurs from age 1 between March/April until July/August with a peak in May/June (Motos, 1996). Anchovy spawns around 20 egg batches throughout a spawning season with a batch interval between 2 to 5 days (3 days in average) (Motos, L., 1996). At each spawning event (batch) 478.9 eggs per gram are released (Ganias, 2014). Considering the dry weight of an egg of anchovy: 27.7 µg (Somarakis, 1999), and its energy density : 23.8 $kJ.g^{-1}$ (Szeinfeld, 1993), we set the energy content of an egg at 0.66 J.

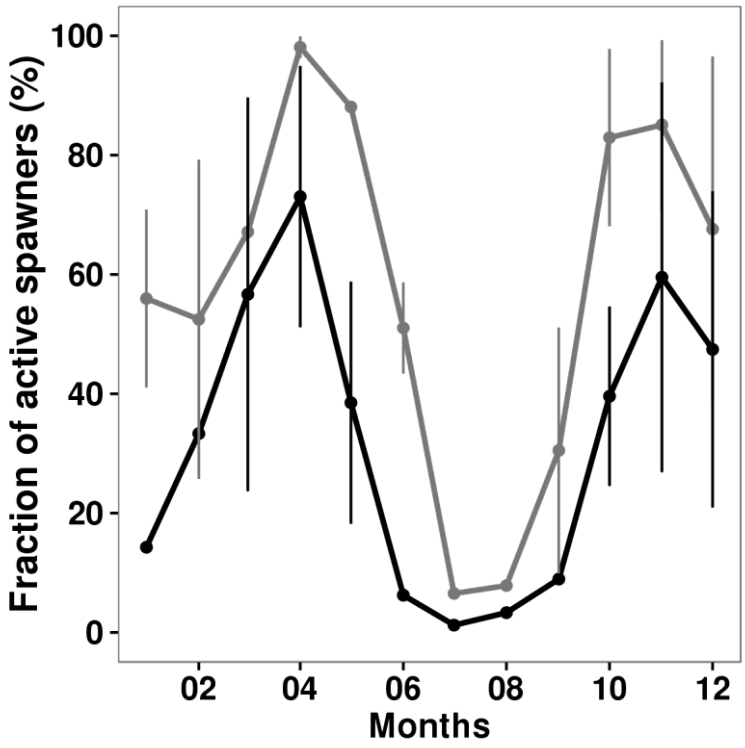


Figure 2. Monthly evolution, in the Bay of Biscay, of the mean proportion of active sardine spawners and associated standard deviation. Age 1 (black) and Age2+ (grey). Individuals displaying maturity stages between 3 and 5 are considered to be actively spawning, while other stages are resting. Age 2+ are pooled as they display the same patterns.

Figure 2 shows a protracted sexually active period for sardine in the BoB, from which three schematic spawning scenarios were drawn. The first one, that will be referred as "Spring" scenario, consists of spring spawning only, considering that there are only few observations of fall spawning in the BoB and that it could be considered as residual spawning as in Iberian waters (Stratoudakis et al., 2007). The second scenario ("Autumn to Spring") is set such as age 1 fish spawn from March to May and in October/November and age 2+ spawn almost all year long with a cease in summer (from July to August). As two spawning peaks seem to occur, the third scenario ("Autumn and Spring") is based on the previous

one and account for a potential break of spawning in winter months (from December and January) for age 2+. These spawning scenarios are synthesized in Appendix C.

Relative batch fecundity of sardine is set at 400 egg.g^{-1} in the model as a compromise based on several estimations for this species: 336 -462 egg.g^{-1} (Nunes et al., 2011), 367 - 384 egg.g^{-1} (Ganias, 2014). Spawning frequency was set at 0.084 d^{-1}, estimated value for the BoB (ICES, 2015).

Lasker (1962) estimated the energy content of a pacific sardine (*Sardinops caerula*) egg with a yolk volume of 0.56 mm^3 to be 1.26 J. The yolk volume of European sardine is about 0.47 mm^3 (Huret et al., 2016). Assuming that yolk content of both species have the same energy content per unit of volume the energy content of an egg of European sardine can be set at 1.1 J.

To simulate the release of an egg batch, we follow a similar approach to Pethybridge et al. (2013), assuming that it is triggered when the energy content of the gametes buffer exceeds the energy content of two egg batches. The energy content of a single egg batch is calculated as follows: $E_{batch} = E_0 * R_{bf}$, where E_0 is the energy content of one egg and R_{bf} is the relative batch fecundity.

3.2.2.3 Feeding strategy

Both species feed on a wide variety of plankton organisms, but copepods dominate their diet (Bachiller and Irigoien, 2015). Anchovy and sardine exhibit increasing prey size range with fish size, by progressively integrating larger preys without neglecting smallest prey items (Bachiller and Irigoien, 2013). We built one prey width range per species, based on the literature available on the evolution of prey width range with fish length (l) (See Figure 3 and Appendix D).

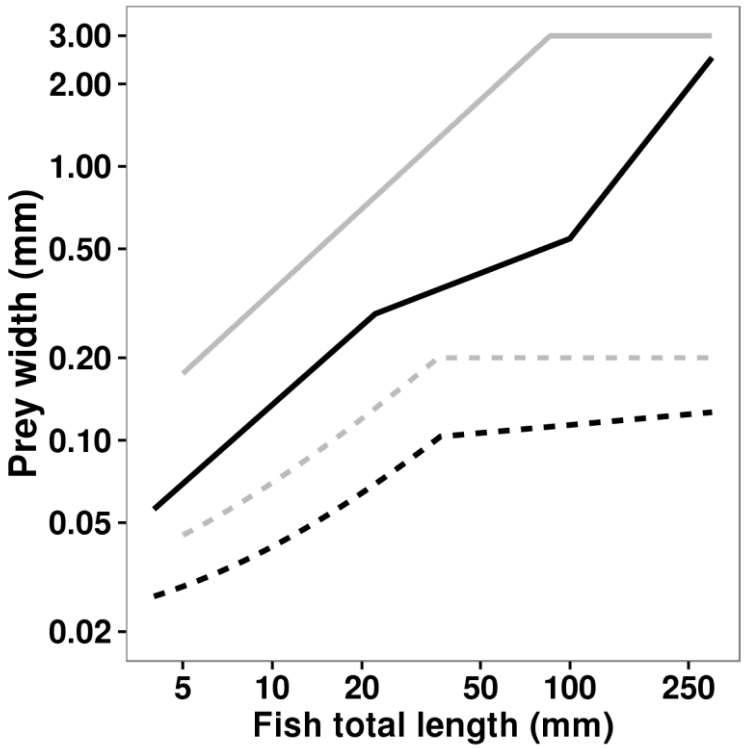


Figure 3. Evolution of prey width range (minimum and maximum in dotted and straight lines respectively) with fish total length. Anchovy (grey) and sardine (black).

3.2.2.4 Environmental forcing

We did not consider migration nor spatial patterns in this study. The model is developed in 0 dimension (0D), which means time is varying only. Environmental conditions, i.e. temperature and prey fields, are predicted by a hindcast of ECOMARS 3D (Huret et al., 2013) used as climatology and averaged spatially over the whole BoB for the series 1980 - 2008. Zooplankton biomass values are integrated over the micro and meso-zooplankton groups and averaged over the surface layer (0-50 meters) as a food proxy. To generate a series of available food we followed the strategy of Daewel et al. (2008), who proposed to combine biogeochemical model zooplankton total biomass (B_{mod}) and size spectra observations to derive size-resolved biomass available to fish. Using data collected on spring surveys Vandromme et al. (2014) derived Normalised zooplankton Biomass Size Spectra (NBSS) *sensu* Platt and Denman (1977), spatially resolved over the BoB. This NBSS climatology was derived for spring only, however we assumed here that spatial patterns of the NBSS slope, with main feature being a coast to offshore gradient (Vandromme et al., 2014), are relatively stable throughout the year. Seasonal variability is thus considered to be reflected in the total biomass, i.e. the intercept of the NBSS, that we capture with the biogeochemical model. The available food (X) is calculated on the model grid as: $X = \int_{x_{min}}^{x_{max}} a x^s dx$ with s and a the slope and intercept respectively of the NBSS, and x_{min} and x_{max} the min and max sizes (Esd) of prey available for a given fish size. As B_{mod} covers the whole micro- and mesozooplankton

size range (assumed equivalent to 0.02-2 mm here), we first calculated the corresponding intercept a based on slope s and by solving analytically this equation between x_{min}=0.02 and x_{max}=0.2 mm for X=B_{mod}. Then prey size are converted in prey width following Blaxter et al. (1998) relationship: $Esd = width * \sqrt{3}$ established for copepods with Esd the equivalent spherical diameter, for consistency with available NBSS (Vandromme et al., 2014). X is then used to compute the "scaled functional response" for food f, which is modelled as a Holling type II function: $f = \frac{X}{X+K_f}$, with K_f the half saturation coefficient for food. Figure 4. shows the monthly evolution of forcing variable averages (namely available biomass of prey and temperatures) in the BoB predicted by ECO-MARS 3D.

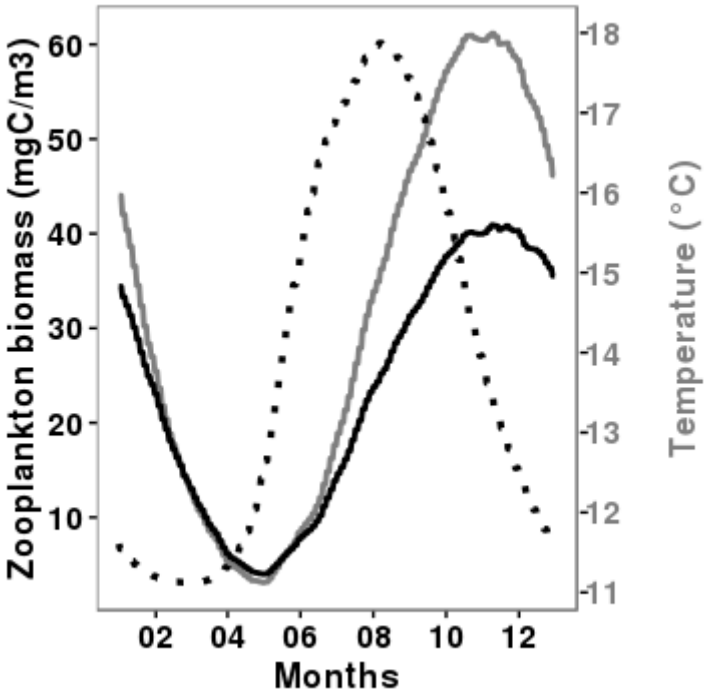


Figure 4. Seasonal trends in zooplankton biomass (B_{mod}) and temperature estimated by ECOMARS 3D (Huret et al., 2013) on average over the Bay of Biscay. Zooplankton biomass averaged over 0-50 meters (black dotted line), temperature averaged over 0-30 meters for eggs, larvae and juveniles (straight grey line) and over 0-150 meters for adults (straight black line).

3.2.3 Calibration

3.2.3.1 Link between DEB state variables and observations

DEB models deal with energy content in various compartments and fluxes between them. There is thus a need for conversions between DEB abstract state variables and real-data, i.e. total length, wet weight and energy density.

Energy in each compartment i, i.e. structure (V), reserves (E), reproduction (R) or gametes (G), is converted in dry weight $W_i = E_i/\rho_i$,where ρ_i is the energy density of each compartment. Knowing the mass of the structure (W_V), structural length (L) is calculated as: $W_V = d_V * L^3$, where d_V is the density of the structure. Then total length (l) is calculated using the shape coefficient (δ) following: $l = L/\delta$. The shape coefficient changes gradually as the individual grows with morphological changes occurring between birth (sensu DEB) and metamorphosis. The shape coefficient is then interpolated between the onset of exogenous feeding (b) and metamorphosis (j):

$$\begin{cases} \delta_b, & L < l_b * \delta_b \\ \dfrac{\left((L - \delta_b * l_b) * \delta + \left(l_j * \delta - L\right) * \delta_b\right)}{l_j * \delta - l_b * \delta_b}, & l_b * \delta_b \leq L < l_j * \delta \\ \delta, & L \geq l_j * \delta \end{cases}$$

Where δ is the shape coefficient, δ_b is the shape coefficient at birth and l_b and l_j are the total lengths at birth and metamorphosis respectively.

The sum of model compartment dry weights (Wi) gives the total dry weight of the fish. A common way to convert dry mass to wet mass is to use a constant conversion factor, e.g. Pethybridge et al. (2013). The proximate composition in teleost fishes is mainly based on water, protein, lipids and ash (Elliott, 1976). Breck (2014) showed that protein, ash and water masses are strongly correlated while lipid mass is poorly linked to the previous ones. Lipid mass is probably more related to the seasonal cycle, i.e. with respect to spawning and feeding condition (Pedersen and Hislop, 2001). Moreover Breck (2014) showed that relationships among protein, ash and water masses are slightly influenced by size. In this context a constant conversion factor between dry and wet weights appears inadequate. We defined our model compartments as combinations of proteins and lipids. As ash and water are inert compounds, they do not involve any maintenance cost, thus are derived independently. Ash free dry weight (W_{afd}) is modelled as: $W_{afd} = W_V + W_E + W_R + W_G$. Water mass is strongly linked with length for many species as shown by Breck (2014). Also water content interacts with energy as evidenced for several species by Hartman and Brandt (1995) or by (Dubreuil and Petitgas, 2009) for anchovy. Water mass (W_w) is then predicted from the following relationship integrating both total length (l) and energy (e) and their interaction. This relationship is drawn for both species from our calorimetric measurements.

$$W_w = \begin{cases} \exp\left(-3.19 + 0.38 * l + 0.59 * \log(e) - 0.035 * l * \log(e)\right), & anchovy \\ (n = 187, \quad R^2 = 0.971) & \\ \exp\left(-0.84 + 0.20 * l + 0.28 * \log(e) - 0.008 * l * \log(e)\right), & sardine \\ (n = 214, \quad R^2 = 0.986) & \end{cases}$$

As ash and water mass are strongly linked (Breck, 2014), ash mass is predicted from water mass: $W_a = \exp(-2.93 + 0.91 * \log(W_w))$. This relationship has been established using data from Dubreuil and Petitgas (2009) for European anchovy (n= 43 samples ranging from 5.0 to 18.7 cm in total length, R^2=0.996), and is assumed to fit sardine as well. Total wet weight (W) is finally calculated as follows: $W = W_{afd} + W_a + W_w$. Energy density is then deduced from the ratio between total energy content of the buffers by total wet weight. $Ed = (E + V + R + G)/W$.

At each time step, total length (l), total wet weight (W) and energy density (Ed) predictions are deduced from DEB state variables using these previous equations. These predictions are then compared with real data during the calibration procedure.

3.2.3.2 Parameter estimation

Given the large number of parameters to estimate (up to 16 for anchovy) and the complex nature of our model and configuration, the calibration method had to be done automatically. The testing of Quasi-Newton or Simplex optimisation methods could not prevent us from finding different optima depending on the initial parameter set. This gave little efficiency and robustness to our estimation procedure. We then applied a global estimation method, the Evolution Strategy of the family of evolutionary algorithms (Baeck and Schwefel, 1993) that proved to be robust enough in finding optima parameter set from any start. Evolutionary algorithms start with an arbitrary initialised population of parameter sets (Baeck and Schwefel, 1993). Then at each time step functions mimicking evolutionary processes of life, e.g. mutation (random changes in parameter values), reproduction (mixing/recombination of parameters sets) and selection (according to the fit), enable to explore the parameter space and improve the global fit of the population parameter sets. The process is repeated until the population parameter sets converge toward a unique parameter set. We used the Fortran library pCMALib (Müller, 2010).

The parameter estimation procedure aims at minimising the following cost function: $F_{cost} = \sum_i^{stages} \sum_j^{variables} \frac{1}{n_{obs\,i,j}} \sum_k^{n_{obs\,i,j}} w_{i,j} * \left(\frac{x_{i,j,k} - y_{i,j,k}}{\sigma_{obs\,i,j}}\right)^2$ with x the observations, y the predictions, $\sigma_{obs\,i,j}$ the standard deviations of observations of variable j for the stage i, $n_{obs\,i,j}$ the number of observations of variable j for the stage i, $w_{i,j}$ the weight of variable j for stage i in the cost function, following our a priori confidence in the measurement. F_{cost} is a weighted sum of squared differences between model predictions and observations over variables and life stages. Differences are standardised by associated standard deviations to remove effects of different units and associated variability. Three life stages are considered in this function: feeding larvae, juveniles and adults, while eggs and yolk sac larvae are not

included here as their respective development are not predicted by the DEB. There are four variables: length, weight, Ed and the number of egg batches spawned during the individual life cycle. The latter is not truly an observation but rather an estimation constrained by the spawning scenario, which is computed as the product of the duration of the simulated spawning seasons by the spawning frequency. Expected total numbers of batches are provided in Appendix C.

3.2.3.3 Calibration scenarios

The duration of anchovy simulation is set to its life expectancy, i.e. 4 years. For sardine, simulation lasts 8 years, since after age 8 growth becomes negligible and individuals of older ages are scarce in our data set. Values of optimised parameters are sensitive to environmental conditions during early life stages and thus to birth dates (not shown). To reduce this source of uncertainty and taking into account that spawning windows are relatively large, we considered three birth dates for each species. Dates are lagged by a month and centred on peak spawning dates: the 1st of June for anchovy and the 15th of April for sardine. Parameters are then estimated to get the best fit for these three life histories simultaneously.

To investigate differences and similarities between both species, the sardine model calibration scenarios were designed to progressively integrate three hierarchized main trait differences with anchovy, i.e. size, spawning and feeding strategies. Three sets of scenarios were then designed. SC1 scenarios only account for differences in size, meaning that spawning window and prey width range remain the same as anchovy. SC2 scenarios account for differences in size and spawning strategy (spawning seasons and parameters). For SC2 scenarios, the three spawning windows detailed for sardine in the Spawning strategy section and Appendix C have been tested and will be referred as SC2.1, SC2.2 and SC2.3 respectively. SC3 scenarios account for differences in size, spawning and feeding strategies. For SC3 only one spawning window was considered, i.e. "Spring". For SC3.1 the sardine prey size range is implemented. A supplementary prey size range was tested in addition to those described above for each species, assuming that sardine is actually able to feed on smaller prey but still has the same ability than anchovy to catch larger ones. This range is simply built by taking sardine minimum and anchovy maximum prey width, and is implemented in scenario SC3.2. Model calibration scenarios implementation are summarised in Table 2.

For anchovy all parameters were calibrated (i.e. 16). For sardine scenarios energy density in buffers ($\rho_V, \rho_E, \rho_{ER}, \rho_G$) and d_V were fixed assuming that chemical composition are the same for both species. Several parameter sets were tested in SC1, to see the impact of the number of parameters (see Tab. 2). In the context of DEB theory some parameters, extensive parameters (e.g. $\dot{p_{Am}}$, $[E_m]$ and H_p) are expected to scale with length through the "body size scaling relationship" (Kooijman, 2010). It is then possible to extrapolate parameter values between related species according to the zoom factor (z) (see Equations (2)) (Kooijman, 2010). We here defined the zoom factor as the ratio of ultimate structural lengths between sardine and anchovy, thus taking anchovy as the reference. We implemented the "body

scaling relationship" to see whether size can explain alone differences in parameter values between anchovy and sardine.

$$\begin{cases} z = L_{m,sard}/L_{m,anc} = \left(\dot{p}_{Am,sard} * \kappa_{sard}/[\dot{p_M}]_{sard}\right)/\left(\dot{p}_{Am,anc} * \kappa_{anc}/[\dot{p_M}]_{anc}\right) \\ \dot{p}_{Am,sard} = \dot{p}_{Am,anc} * z \\ [E_m]_{sard} = [E_m]_{anc} * z \\ H_{p,sard} = H_{p,anc} * z^3 \end{cases} \quad \text{Eq. (2)}$$

3.2.4 Bioenergetics allocations

In order to further investigate bioenergetics strategy between species, outputs of the different calibration scenarios were used to predict energetic acquisition and later allocation among the different functions and compartments.

Firstly, daily consumption rate (dcr, as percentage of fish total wet weight) is predicted as follows:

$$dcr = \left(\dot{p}_{Am} cor_L cor_T L^2 f\right)/\left(aeEd_{prey} W\right) \times 100 \quad \text{Eq. (3)}$$

Here Ed_{prey} = 3500 J.g^{-1} the energy density in wet mass of copepods, considering an energy density of 21.9 kJ.g^{-1} dry mass of zooplankton and 84% of water content as for copepods (Harris et al., 2000). dcr was computed for fully grown fishes (i.e. 3 years old anchovy and 5 years old sardine).

Secondly, energy allocation between model compartments (E, V, R, G) was computed for the first four years of life, as patterns remains stable afterwards. And total energy balance was computed, at the scale of the whole life, among the different functions: maintenance, growth, egg production and overheads.

Thirdly, fish strategies from energy acquisition to later allocation to egg production display a large panel ranging from capital to income breeding, capital breeders using energy stored prior to reproduction to spawn and income breeders taking advantage of current food availability (McBride et al., 2015). Anchovy and sardine are indeterminate multiple batch spawners. The number of spawning events is a function of energy stored before spawning and current energy supply, as both species keep feeding while spawning. Sardine and anchovy thus display a mixed capital/income breeding strategy. To assess the dominant reproductive strategy of anchovy and sardine we derived an index. This "capital" index is based on the ratio of mobilised energy stored in the reproduction buffer before spawning and the total amount of energy spent in eggs (see Equation 4).

$$\left(\Delta_{es} R - \sum_s^e p_{M2}\right)/\left(\sum_s^e p_{R2} - \sum_s^e p_{M3}\right) \quad \text{Eq. (4)}$$

Here $\Delta_{es} R$ is the energetic loss from the R buffer between the start (s) and the end (e) of the spawning season and $\sum_s^e p_{R2}$ the cumulated flux between R and G during that period. Cumulated emergency maintenance costs ($\sum_s^e p_{M2}$, $\sum_s^e p_{M3}$) paid from R and G are removed from this energy balance. This capital index was computed for each spawning season.

3.3 Results

3.3.1 Model parameters

Table 2 gathers all optimised parameter values, for each scenario. Allocation fraction to soma (K) values are smaller for all sardine scenarios than for anchovy and even smaller in case of the longest simulated spawning seasons (SC2.2 & SC2.3). This reflects higher energetic investments in reproduction for sardine in comparison with anchovy. Energy conductance ($\dot{v}$) values are slightly lower in most sardine scenarios (except for SC3.1), meaning slightly lower mobilisation rate of reserve and thus lower metabolic rate than anchovy. Arrhenius temperature (T_A) shows the opposite pattern, it is higher for sardine scenarios but remains stuck at the higher bound. Higher T_A for sardine suggests a higher sensibility of energy fluxes to temperature change. Structural maintenance costs ($[\dot{p_M}]$) are lower for sardine while maximum assimilation rate ($\dot{p_{Am}}$) estimates are larger. Sardine maximum storage density ($[E_m]$) estimates are larger for sardine, whatever the scenario, and thus indicate larger reserve storage capacity than for anchovy.

In the case of SC1 scenarios, fit performance increases significantly with the number of parameters relaxed, cost function values dropping from 327 to 214 (i.e. more than 34% of decrease). Relaxing 11 parameters (i.e. K, $\dot{v}$, $[EG]$, $\dot{p_{Am}}$, K_f, $[\dot{p_M}]$, δ, f_{acc}, T_A, H_p, δ_b), enables to get a good level of agreement between observations and model predictions. Then all scenarios are fitted on the basis of this 11 parameters.

For sardine scenarios SC1.1 and SC1.2 only few parameters are relaxed and H_p or $\dot{p_{Am}}, H_p$ are respectively estimated via the zoom factor. $\dot{p_{Am}}$ and $[E_m]$ additional estimates from the "body size scaling relationship" are larger than estimates based on the full parameter set calibration except for SC2.2 ($\dot{p_{Am}}$ and $[E_m]$) and SC2.3 ($[E_m]$), while H_p estimates are systematically lower.

Table 2. Estimated parameter sets for anchovy and different scenarios of sardine. Posterior additional estimations of extensive parameters according to the "body size scaling relationship' are shown in bold italic.

			Anchovy	**SC1.1**	**SC1.2**	**SC1.3**	**SC2.1**	**SC2.2**	**SC2.3**	**SC3.1**	**SC3.2**
Spawning scheme			Anchovy	Anchovy			Spring	Autumn to spring	Spring & autumn	Spring	
Feeding scheme			Anchovy	Anchovy			Anchovy			Sard	Min Sard - Max Anc.
Parameters	**Min**	**Max**									
F_{cost}	-	-		327.8	236.7	214.0	215.3	248.4	225.0	225.2	214.8
z	0.5	3	1.0	1.26	- ***1.33***	- ***1.36***	- ***1.31***	- ***1.18***	- ***1.27***	- ***1.28***	- ***1.30***
K	0.1	0.9	0.71	-	0.65	0.55	0.58	0.42	0.53	0.67	0.58
$\dot{v}$	0.01	0.5	0.49	-	-	0.5	0.45	0.41	0.42	0.5	0.45
$[EG]$	2800	7500	3725	-	-	2806	2803	2800	2803	2813	2860
$\dot{p}_{Am}$	100	2000	884	***1113***	1000 ***1179***	1186 ***1206***	1060 ***1155***	1136 ***1040***	987 ***1125***	1089 ***1130***	1049 ***1153***
$[E_m]$			1815	2285	2054 ***2420***	2371 ***2476***	2346 ***2372***	2772 ***2136***	2334 ***2309***	2182 ***2321***	2317 ***2368***
K_f	2.0	10	2.61	2.86	4.72	4.93	4.30	3.05	2.69	2.0	4.42
$[\dot{p}_M]$	10	250	158	-	122	120	118	101	103	142	118
δ	0.15	0.25	0.20	0.21	0.21	0.21	0.20	0.19	0.20	0.21	0.20
f_{acc}	0.1	0.95	0.13	-	-	0.16	0.15	0.22	0.18	0.10	0.14
T_A	7500	13000	7722	-	-	12986	12991	12999	12989	12965	12880
H_p	5000	50000	12026	***24000***	***28505***	37020 ***30523***	29270 ***26849***	49991 ***19583***	49912 ***24765***	13941 ***25136***	30230 ***26683***
δ_b	0.07	0.11	0.08	-	-	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07
d_V	0.1	0.28	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-
ρ_V	20000	24000	20098	-	-	-	-	-	-	-	-
ρ_E	31000	36400	31332	-	-	-	-	-	-	-	-
ρ_R	23900	31000	24937	-	-	-	-	-	-	-	-

3.3.2 Model fit

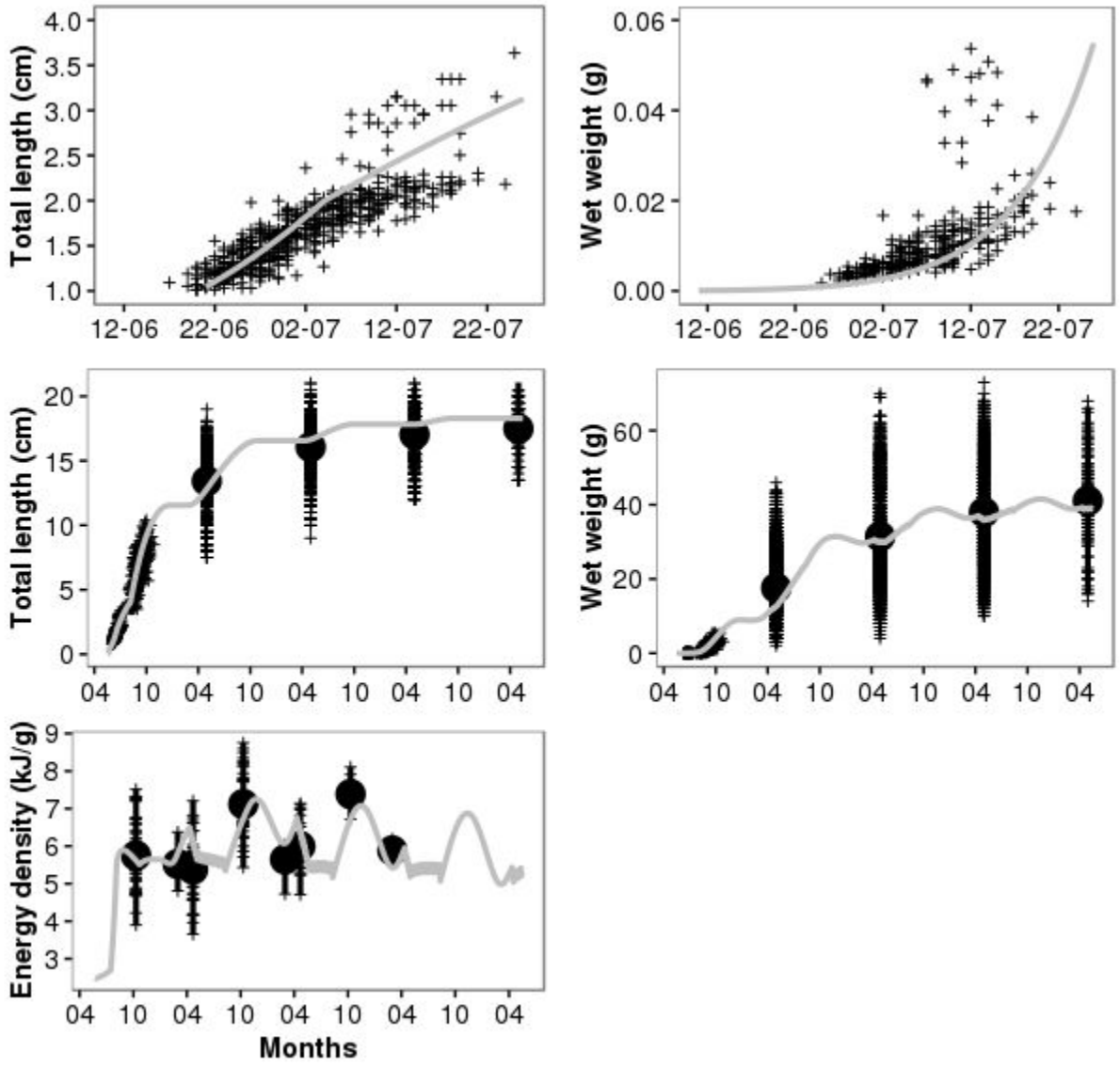


Figure 5. Anchovy model predictions against data (total length, wet weight and energy density and associated standard deviation). Observations (black cross) – Mean observations (black dots) – Mean +/- two standard deviations (vertical black lines) – Model prediction (grey line). Larvae in top panels and juveniles and adults in mid and bottom panels.

The anchovy model captures very well the average growth pattern in both total length and wet weight for larvae, juvenile and adults (Fig. 5). The scatter in observations is quite large as there are numerous sources of natural (individual and interannual) variability. At age 1 the growth period in length and weight extends from early spring to autumn, and then becomes shorter from spring to summer as the fish gets older. Ed predictions are well within the range of observations and fit the average values, capturing the seasonal trend. At age 1, Ed increases during the food productive season until autumn before slightly decreasing in winter. During the second year, in early spring Ed increases again until the

onset of spawning leading to large energetic expenses and minimum Ed values, which is not apparent in the available data. At older ages winter decreases in Ed are more severe due to increasing maintenance costs for larger fish. The simulated anchovy achieves to spawn 58 egg batches during its life time (approximately 20 per spawning season), which is really close to the expected number of egg batches (i.e. 60, see Appendix C).

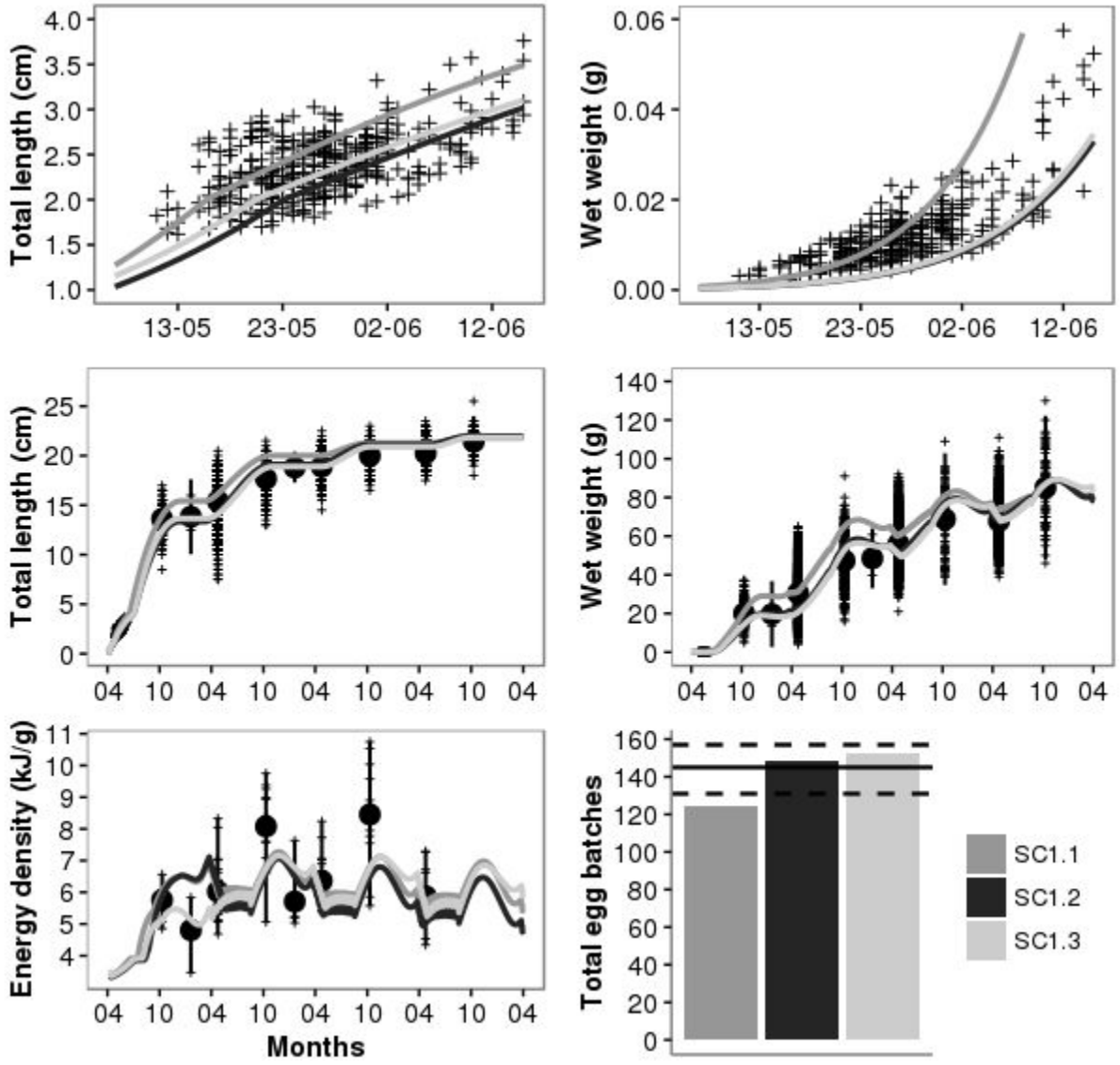


Figure 6. Sardine SC1 model predictions against data (total length, wet weight, energy density, expected number of batches and associated standard deviation). Observations (black cross) – Mean observations (large black dots) – Mean +/- two standard deviations (vertical black lines) – Model predictions: lines, in grey (SC1.1), black (SC1.2) and light grey (SC1.3). Larvae in top panels and juveniles and adults in mid and bottom panels. In case of number of total egg batches (bottom left) mean and mean +/- one standard deviations are displayed as straight line and dashed lines respectively.

Sardine SC1 models (Figure 6) display good average growth patterns in length and weight especially for adults. For sardine scenarios, the first four years of life are shown only, as patterns remain stable afterwards. Larval length predictions fit well the data. Predictions in weight for larvae, despite of remaining within the range of observations, estimate growth for the thinnest individuals in case of SC1.2 and SC1.3. For sardine we added fall observations of adult length and wet weight in the calibration procedure. These latter values are well captured by the model. Seasonal trends in length, weight and Ed are very similar to anchovy. Ed predictions capture lower values but underestimate seasonal variability during the life cycle. Lowest Ed values at the end of winter are not well predicted, but data displaying this pattern are very scarce (only few fishes) and show a large scatter. Expected number of egg batches are obtained, except in scenario SC1.1. Despite capturing values and patterns in growth for oldest ages, the scenario SC1.1 generates substantial overestimations of length, weight and Ed for younger ages (especially age 1). The increase in the quality between predictions and observations with the number of parameters relaxed is well illustrated in Fig. 6: SC1.2 gives better growth and egg batch predictions than SC1.1 while SC1.3 shows similar patterns than SC1.2 but better Ed predictions at age 0.

Growth patterns in length and weight predicted by scenarios SC2 (Fig. 7) are very similar to those predicted by the scenario SC1.3. Patterns of Ed are in better agreement with the data, in both predicted averages and seasonal variability, despite of a remaining slight underestimation of the overall variability. Each "dentil" on Ed lines represents the release of an egg batch, i.e. an energy loss at the scale of the individual. Most of the seasonal cycle predicted by the model seems then associated with reproduction. The expected number of egg batches is not predicted, but remains in the interval more or less one standard deviation, except in scenario S2.2. This could indicate that expected numbers of egg batches are far too large, especially for SC2.2. Similarly to anchovy we can observe a decrease in average and extremum values of Ed with age due to increasing total maintenance costs.

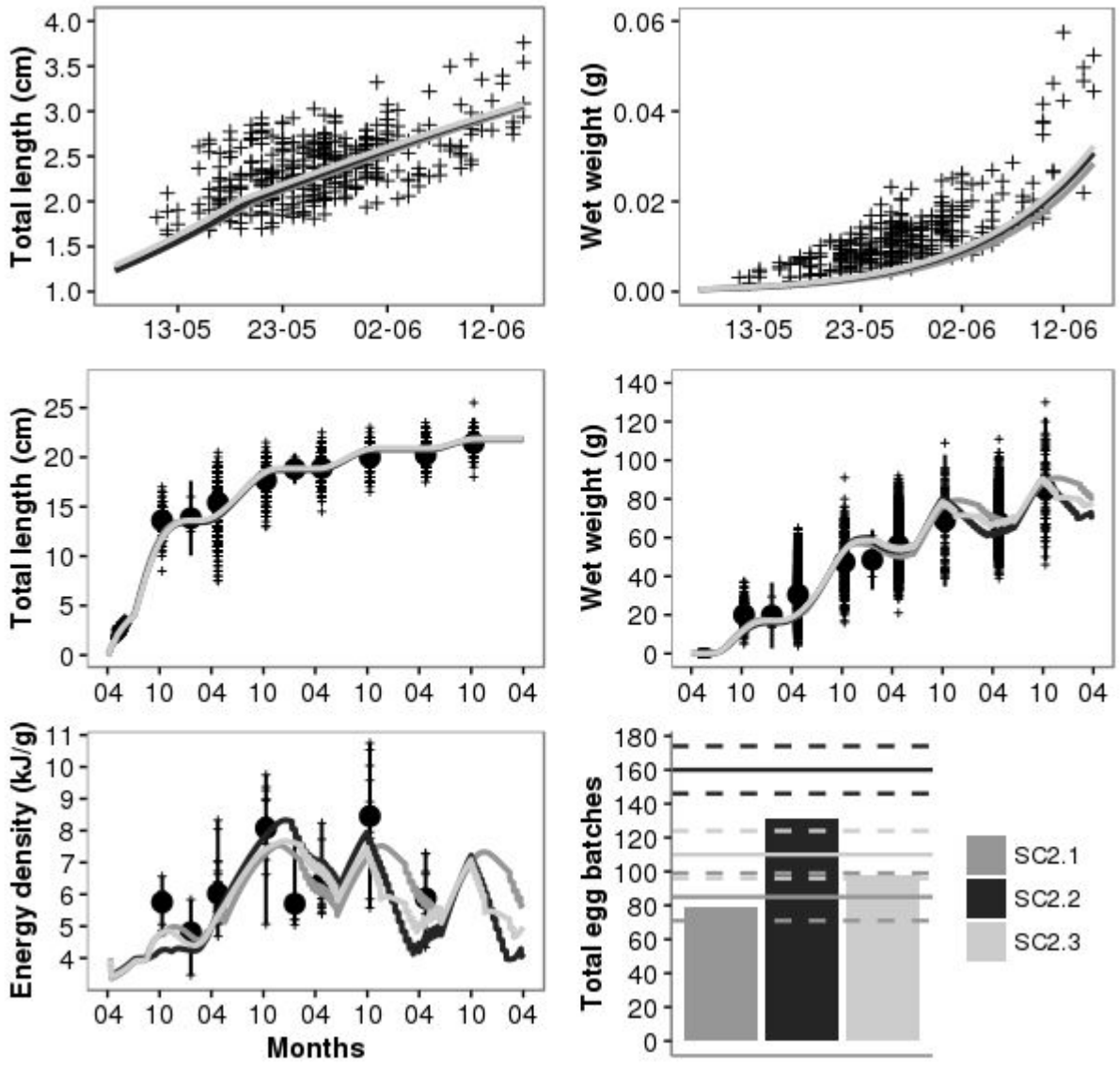


Figure 7. Sardine SC2 model predictions against data (total length, wet weight, energy density, expected number of batches and associated standard deviation). Observations (black cross) – Mean observations (large black dots) – Mean +/- two standard deviations (vertical black lines) – Model predictions: lines, in grey (SC2.1), black (SC2.2) and light grey (SC2.3). Larvae in top panels and juveniles and adults in mid and bottom panels. In case of number of total egg batches (bottom left) mean and mean +/- one standard deviations are displayed as straight line and dashed lines respectively.

As scenario SC2.1 gives the best fit between observations in length, weight and Ed for adults and number of egg batches, investigations on feeding strategy are based on this spawning scenario. Sardine feeding scenario SC3.1 and SC3.2 do not change much the patterns in comparison to SC2.1 (Figs. 7 & 8) and are very close to each other. But parameter sets change and reach a new compromise (Tab. 2), having larger K, $\dot{v}$, $\dot{p_{Am}}$, $[\dot{p_M}]$, values in case of SC3.1. Nevertheless the fit for SC3.2 is slightly better, as indicated by a lower cost value (Tab. 2) and a better prediction of number of egg batches.

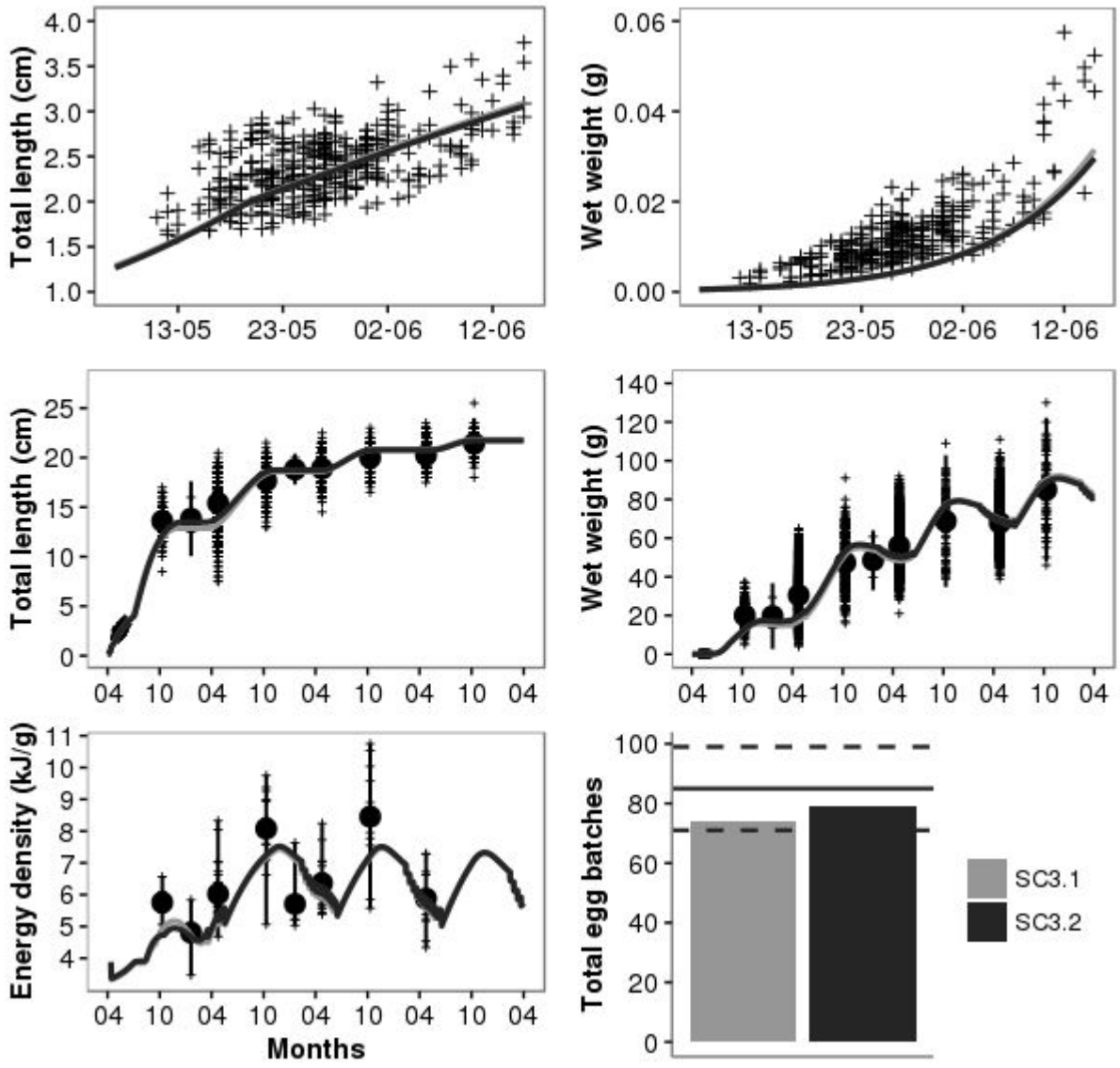


Figure 8. Sardine feeding scenario SC3 model predictions against data (total length, wet weight, energy density, expected number of batches and associated standard deviation). Observations (black cross) – Mean observations (large black dots) – Mean +/- two standard deviations (vertical black lines) – Model predictions: lines, in grey (SC3.1) and black (SC3.2). Larvae in top panels and juveniles and adults in mid and bottom panels. In case of number of total egg batches (bottom left) mean and mean +/- one standard deviations are displayed as straight line and dashed lines respectively.

3.3.3 Bioenergetics allocations

To assess respective energetic requirements we estimated the daily consumption rate (dcr, see Equation 3). These estimates in mean (min – max) for scenarios Anchovy, SC1.3, SC2.1, SC3.1 and SC3.2 are 5% (2.5-7%), 3.1% (1-5.2%), 2.6% (0.9-4.3%), 2.9 (1.1-4.6%) and 2.7% (0.9-4.3) respectively. Whatever the feeding or the spawning scenario, estimates for sardine remain quite stable. Highest values

are obtained for sardine SC1.3, i.e. "big anchovy like" sardine scenario. Lower dcr estimates for sardine indicates lower energetic requirements than for anchovy.

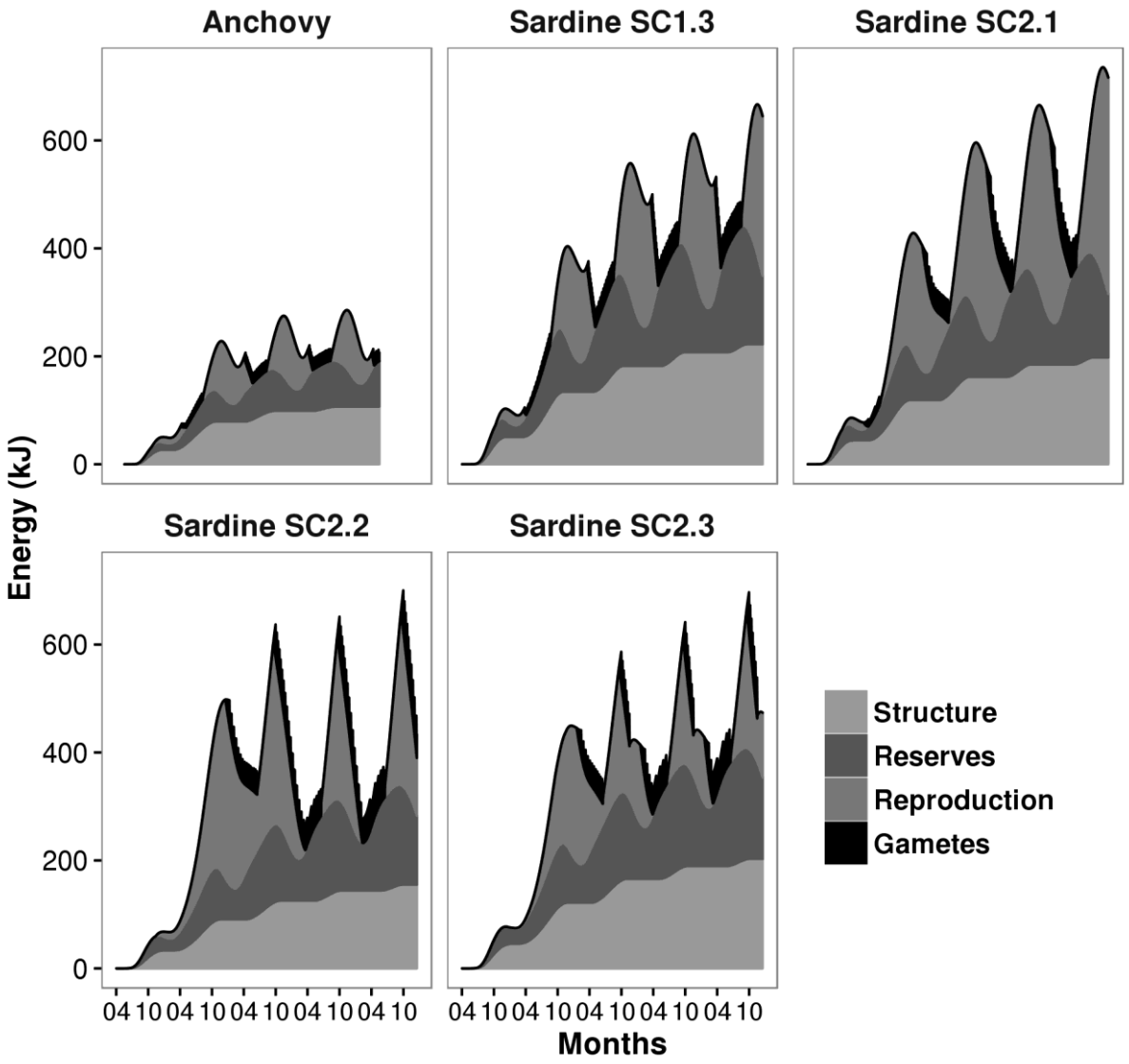


Figure 9. Absolute energy content allocation among model compartments during the first four years of an individual's life in case of anchovy and sardine spawning scenarios (SC2.1, SC2.2 and SC2.3)

We then considered the allocation of assimilated energy among compartments. In average structure (Fig. 9) gathers a slightly larger proportion of total energy content for anchovy (46%) than for sardine (35 to 43% depending on the sardine scenarios). Thus anchovy accumulates a smaller proportion of reserves, reproductive reserves and gametes than sardine. Sardine scenarios display a higher range of seasonal variation in reserves (from 12 to 49% for SC2.1) than anchovy (from 18 to 44%). This is even more pronounced for the reproductive reserves ranging from 0 to 58% of total energy content for SC2.1 while ranging from 0 to 43% for anchovy. For all simulations and especially for sardine scenarios, seasonal cycle of energy is strongly driven by the dynamics of the reproductive reserves compartment. Average

reproductive reserve percentages for SC2.2 and SC2.3 are 17 and 16% respectively being relatively small in comparison with other sardine scenarios (average values ranging from 24 to 33%). This underlines an important mobilisation of this compartment due to large reproductive effort associated with large simulated spawning period.

Maintenance costs (Tab. 3) remain by far the largest source of energy expenditure (ranging from 57 to 84% of assimilated energy), and are especially high for anchovy and "big anchovy like" sardine scenarios (SC1). Egg production is the second source of energetic expense, ranging from 8.5 to 29.5%. Except for SC1.1, egg production is strongly higher for sardine scenarios and could be almost twice or even three times higher than anchovy. Overheads also require a significant amount of assimilated energy, ranging from 5.7 to 11%. Finally energy accumulation in compartments (*E*, *V*, *R* or *G*) and in particular in structure are really small compared to other functions, ranging from 1.6 to 3.7% and from 0.8 to 1.8% respectively.

Table 3. Total simulated energetic expenses relative to assimilated energy (%) throughout the whole life cycle

Energy expenses (% assimilated energy)	**Anchovy**	**SC1.1**	**SC1.2**	**SC1.3**	**SC2.1**	**SC2.2**	**SC2.3**	**SC3.1**	**SC3.2**
Maintenance	81.51	83.84	77.34	70.58	72.55	56.8	66.95	76.29	72.59
V+E+ER+G (V)	3.75 (1.83)	1.65 (0.8)	1.92 (1.07)	3.2 (1.34)	3.53 (1.43)	2.71 (1.17)	3.15 (1.41)	3.22 (1.34)	3.58 (1.42)
Overheads	6.22	5.7	7.97	8.48	7.94	10.94	8.59	6.96	7.94
Eggs	8.53	8.81	12.77	17.73	15.97	29.55	21.18	13.52	15.89

Finally we made a particular focus on energetic allocation to spawning and associated energy storage strategies using our capital index (see Eq. 4 and Fig. 10). In case of scenarios with spawning occurring in spring (Anchovy, and sardine scenarios SC1.3 and SC2.1) the capital index follows a similar pattern: low values at age 1 increasing until age 2 or 3 and slightly decreasing then. Reproduction at age 1 is thus more related to incoming resources than at older ages. The scenario SC2.2, with the largest spawning window, shows a decreasing trend with age in the capital index indicating a decreasing importance of capital breeding. On the contrary SC2.3 tends to increase its capital strategy with age. Anchovy spawning scenarios (i.e. late spring, Anchovy and sardine SC1.3) have the lowest capital values, thus adopting a more income breeding strategy. While scenarios SC2 and SC3 display larger values and thus more capital strategies. In case of SC2.3, spring proxies are substantially higher for early Spring than Autumn, meaning that spawning follows a more capital strategy in Spring than in Autumn, when food availability is higher. Nevertheless this latter pattern seems to fade or even reverse at oldest ages.

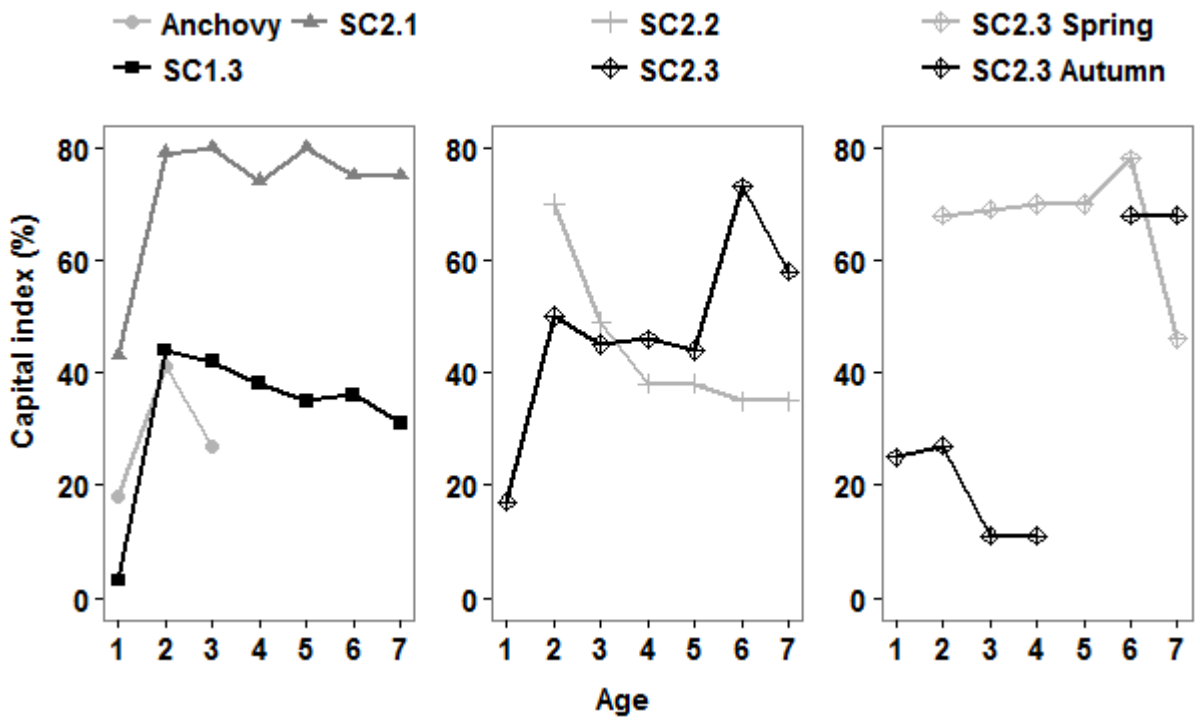


Figure 10. Capital index (%) of stored reproductive energy reserves before the spawning season among scenarios and evolution with age. Breaks in lines mean that no spawning occur. Left panel for scenarios with spring spawning (i.e. Anchovy, SC1.3 and SC2.1). Central panel for sardine scenarios with the largest spawning windows (i.e. SC2.2 and SC2.3). For scenario SC2.3, as the spawning season is split in two (i.e. spring and autumn), the capital index has been calculated as a whole and for the two sub seasons separately (right panel).

3.4 Discussion

Using DEB modelling we investigated differences and similarities in the traits and energetic strategies of anchovy and sardine. Comparisons were based on model parameter estimates, life span simulation trajectories as well as indicators of energetic allocation between model compartments and functions with particular insights to spawning phenology. Parameter sets were drawn from a robust estimation procedure and an extensive data set of individual measurements. Different simulation scenarios of spawning and feeding impacted parameter values, which allowed parameters to reach trade-offs giving insights on the energetic strategy of both species.

3.4.1 Data and model calibration

The individual growth and energy throughout the whole life cycle is not available for our species. But using a large dataset of individual biometric measurements we aimed at calibrating the DEB model to the life of an "average" individual for each species in a climatological environment. For energy density

we had data for one year only and had to assume this was representative of an average pattern. Also we did not have real food and temperature history, instead we used ecosystem model prediction averages at the scale of the BoB. The coupled physical-biogeochemical model accuracy is likely to strongly affect timing and absolute values of DEB model outputs, e.g. length, weight or Ed. Despite of these limitations, our extensive dataset is really informative. Indeed it gathered information on growth, spawning, fish condition and climatological environment (prey availability and temperature) throughout the whole life cycle of anchovy and sardine. We also dispose of seasonal variability. Spring and autumn integrate really contrasted environmental conditions (i.e. temperature and food availability) and thus show contrasted fish energetic condition. Theoretically if food density is available as a function of time, observations of growth and reproduction in a dynamic environment yield the required information to constrain all primary DEB parameters (Kooijman et al., 2008). Our parameter sets should thus be well constrained. Moreover in contrast to length and in a slightly lesser extent to weight, energy density dynamics display a strong variability related to the seasonal cycle with respect to food availability and spawning (Pedersen and Hislop, 2001). Energy density measurements together with climatological forcing would thus add strong parameter constraints during optimisation procedure. Seasonal cycle in energy density is strongly linked with respective dynamics of lipids and water content (Rosa et al., 2010). Combination of energy density and seasonal environmental variability made possible the calibration of the energy density (ρ_i) of the different compartments which reflect in part their chemical composition in protein and lipid.

Growth predictions in both length and weight are truly satisfying for both species and each scenario, which confirms the ability of the DEB to do so, although it could mean that growth is not so hard to reproduce or highlights a lack of constraint. Yet, the modelling of the seasonal cycle in Ed shows some weaknesses, especially for sardine. Ed simulated values are within the observed ranges but do not always capture the average seasonal variability. Most of variations in Ed are largely due to variations in R, as a result of batch release and successive replenishment. This fact seems in agreement with (Rosa et al., 2010), who showed that Ed cycle of sardine off western Iberia is primarily driven by spawning expenses.

The slight decrease in Ed and capital reserve index in older ages, could indicate an overestimation of egg production capacity of sardine. Annual spawning investment is a function of spawning window, batch frequency, relative batch fecundity and the energy content of eggs, all these parameters are likely to vary depending to numerous factors. We may expect some inaccuracy in energy allocated to reproduction, as we used average estimates from the literature. For instance spawning frequency vary with temperature (Yoneda et al., 2014), space and time (both year or season) (Nunes et al., 2011) and egg energy content may be richer at the beginning of the spawning season (Tanaka et al., 2016). Nevertheless to draw the most reliable spawning schemes we integrates both field observations and the available literature. Indeed our sardine spawning scenarios are intermediates between spawning patterns described in surrounding areas. In Portugal and Iberian waters spawning lasts from October/November

to May/June (Coombs et al., 2006; Nunes et al., 2011; Stratoudakis et al., 2007) with a peak in late winter/early spring. In the western English Channel two peaks occur, one in late spring/early summer and a residual one in October (Coombs et al., 2006; Stratoudakis et al., 2007). Also best fits were obtained for scenarios of spring spawning (SC1.3, SC2.1 and SC3.2). This suggests that in the Bay of Biscay a "Spring dominant" spawning pattern is the most likely and that Autumn or Winter spawning could be considered as residual spawning events.

3.4.2 Parameter values and biological traits

Different scenarios were considered for spawning and feeding, which resulted in different sets of parameter estimates but predictions in length and weight were close. This illustrates that there is not a unique good parameterisation but rather a range of correlated parameter estimates. Small pelagic fishes display very high individual and annual variability in growth pattern, as shown by the scatter in the datasets, which could at least partly explain such ranges in parameter values.

The DEB theory enables to investigate animal biology and physiology via parameter analysis (Lika et al., 2011). Before doing so and comparing present parameter estimates with available literature it is important to consider that during the calibration procedure parameter space exploration is constrained by fixed ranges of values, build to get reasonable parameter sets according to the literature. This explains that sometimes parameter values are stuck at the lower or upper bounds of "allowed" parameter ranges. For example, T_A is saturated in all sardine scenarios. Somehow this is likely to reflect a lack in the method but avoids unrealistic sets of parameter values.

A K value of 0.71 for anchovy is in agreement with Pethybridge et al. (2013): 0.7 and not so far from Freitas et al. (2010): 0.79. K values for sardine range from 0.42 to 0.67. This parameter is generally expected to be around 0.8, but is likely to be lower in ray finned fishes and values below 0.45 would reflect an optimisation of the ultimate reproduction rate (Kooijman and Lika, 2014).

$\dot{p_{Am}}$ estimates are high in comparison with larger fish species estimates from Teal et al. (2012) e.g. plaice 390 J.cm^{-2}.d^{-1} or sole 864 J.cm^{-2}.d^{-1} or from Lika et al. (2014) ranging between 200 and 721 J.cm^{-2}.d^{-1} for a variety of fish family. Maximum storage density estimates range between 2054 and 2772 J.cm^{-3} for sardine and equals 1815 J.cm^{-3} for anchovy are in agreement with Pethybridge et al. (2013) that estimated a larger $[E_m]$ at 2700 J.cm^{-3} for anchovy.

"Body size scaling relationship" almost systematically involves larger values of $\dot{p_{Am}}$ and $[E_m]$ and lower H_p estimates (Tab. 2). This suggests that the "body size scaling relationship" is not pertinent to compare anchovy and sardine, meaning that they are not close enough from an energetic point of view. Another interpretation could be that differences in assimilation and storage capacities are not explained by size. Also Kooijman and Lika (2014) concluded that reserves capacity does not clearly scale with size for ray finned fishes.

Energy conductance ($\dot{v}$) estimates of both species (i.e. 0.49 for anchovy and ranging from 0.41 to 0.5 cm.d^{-1} for sardine) fall within the ranges of Lika et al. (2014), i.e. between 0.23 and 0.82 cm.d^{-1}. $\dot{v}$ is slightly lower for sardine reflecting slowest mobilisation of energy reserves and thus utilisation. This probably reflects a slower but more progressive growth at the scale of the individual life associated with a larger life span and at the yearly scale, as shown by model growth predictions. Larger $\dot{v}$ estimate for anchovy is also likely to reflect slightly faster metabolic rates, which is in agreement with Van der Lingen et al. (2006).

Somatic maintenance cost ($[\dot{p_M}]$) estimate is 158 J.cm^{-3}.d^{-1} for anchovy and ranges from 100 to 142 J.cm^{-3}.d^{-1} for sardine. This estimates are high in comparison to estimates for anchovy from other authors e.g. 48 J.cm^{-3}.d^{-1} (Pethybridge et al., 2013) or 62 J.cm^{-3}.d^{-1} (Freitas et al., 2010). Lower values for sardine may express an economy in scale, as larger species, would then require less energy intake and having lower maintenance cost per unit of structure. Another possibility suggested by Freitas et al. (2010) is that $[\dot{p_M}]$ values for fish could "reflect differences in activity patterns", and could in particular reflect higher swimming expenses. For a given swimming speed, costs for sardine should be smaller than for anchovy, as the drag coefficient decreases with size (Van der Lingen et al., 2006). Moreover sardine are known to form denser schools, which is also likely to reduce swimming expenses (Van der Lingen et al., 2006). But Kooijman and Lika (2014) reject the assumption that a higher maintenance cost reflects higher activity rates. Indeed maintenance costs are typically dedicated to biomass turnover (Kooijman and Lika, 2014), likely to be fairly stable among fish species. Also their meta-analysis highlighted that swordfish, a large pelagic species, does not display larger $[\dot{p_M}]$ than flatfishes (assumed to be less active). Kooijman (2013) described the "waste to hurry" pattern, a particular strategy of small organisms characterised by fast growth, early sexual maturity, high reproduction rate and short life span. He postulates that these fast growing small organisms waste resources to remain small. Fast growth requires high $\dot{p_{Am}}$ and due to interaction with $[\dot{p_M}]$ in ultimate size, $[\dot{p_M}]$ has to be large to moderate ultimate size. As many small pelagics, both species display fast growth and short life span. But anchovy has more extreme features (e.g. anchovy being mature earlier and having a shorter life span) and then shows a metabolic strategy which coincides more with this "waste to hurry" concept. Anchovy achieves its life cycle at a relatively shorter time scale and carries out both growth and reproduction (at a high egg batch frequency) during spring zooplankton blooms. In contrast sardine reproduces with a lower batch frequency but during a larger period, being probably less constrained by food availability during spawning. Looking at it in another way, anchovy shows a slightly higher metabolic rate than sardine and could thus be more adapted to exploit pulse productivity as proposed by Van der Lingen et al. (2006). They qualified sardine and anchovy trophic strategies as "steady state" and "feast and famine" respectively; sardine feeding on quite stable biomass of small prey items and anchovy exploiting temporary abundant large calanoid copepods, taking advantage of a fast and efficient metabolism. A recent review (Metcalfe et al., 2016) highlighted that individuals with high standard metabolic rate take

advantage of high food availability and are disadvantaged at low food levels. This echoes the "waste to hurry" pattern, even if dedicated to individual rather than interspecific variability. This leads us to postulate that anchovy energetic acquisition strategy is related to periods of peak of zooplankton production to grow, spawn and store reserves, whereas sardine can afford lower feeding conditions and carry out these activities more regularly all year long. To sum up anchovy seems to follow an almost "all or nothing" energetic strategy.

Arrhenius temperature is higher for sardine, potentially reflecting higher sensitivity to temperature. It does not enable to properly conclude on temperature optima and ranges, which are likely to differ among both species in relation with growth or spawning (Takasuka et al., 2007, 2008). Additional experiments would be necessary here.

3.4.3 Feeding strategy

Our scenarios do not enable to conclude properly on the existence of a difference in the feeding strategy between both species regarding their most favourable prey size. This could be related to the forcing fields' accuracy in both quantitative and qualitative aspects. Predicted daily consumption rates of SC 2.1 and SC3.1 are almost identical, model inputs only differ in prey size range, incorporating smaller prey in SC3.2; inaccuracy in predictions for these smaller items from ECO- MARS3D are expected. Both species are very opportunistic feeders and show a large diet overlap in the BoB (Bachiller and Irigoien, 2015). Therefore the feeding behaviour would not markedly discriminates life history traits of both species. But, according to Fiechter et al. (2015), even slightly different feeding strategies (i.e. prey selection) could explain diverging response to environmental conditions. Feeding is likely to be driven by local prey availability (Bachiller and Irigoien, 2015), and thus occurs at a too fine scale in both time and space to be properly represented using our averaged forcing fields. Our scenarios were based on size and did not consider food quality nor selection. For example Rose et al. (2015) set preferences on prey types or Canales et al. (2016) used feeding kernels. Such approaches would require in our case further experimental research on feeding habits in both species. Potential contribution of phytoplankton to sardine diet has been neglected here. Phytoplankton, despite of being really frequent and sometimes numerically dominant in stomach content, remain negligible as a carbon source (Costalago and Palomera, 2014).

Despite of these limitations, scenarios predict that anchovy requires higher ingestion rates (relatively to total wet weight). Anchovy achieves spawning as well as the majority of its annual growth at the same time in spring when zooplankton blooms occur. This species needs to be able to take advantage of this large prey availability and thus shows a large ingestion rate. Higher ingestion rate (relative to total weight) may give some clues about anchovy's selection for bigger preys (larger copepods), which are potentially more caloric. Estimates of adult daily consumption rate ranges from 2.5 to 7% for anchovy and from 0.9 to 5.2% for sardine. These estimates are in agreement with values in the literature in other

areas or for related species, e.g. around 2-4% for *Sardina pilchardus* in the Aegean Sea (Nikolioudakis et al., 2014) and 4% for *Engraulis encrasicolus* in the Gulf of Lion (Plounevez and Champalbert, 2000).

3.4.4 Bioenergetics allocations

Maintenance costs (cumulated somatic and maturity) are by far the most demanding source of expenses accounting from 57 to 84%, according to the scenario, of assimilated energy. Jusup et al. (2011) showed similar estimations for Pacific bluefin tuna, with maintenance costs accounting for about 85% of mobilised energy. Reproduction is a really demanding activity for fish (Jørgensen et al., 2016). According to our model, egg production is the second sources of energetic expenses for adult fish, accounting from 8 to 30%. Again this seems comparable with Jusup et al. (2011): 15% of mobilised energy allocated to reproduction.

We developed an index to understand the energetic strategy with respect to spawning, to assess quantitatively the income or capital breeding pattern of both species. Sardine drains more energy from reproductive reserves (i.e. *R*) than anchovy to spawn and thus demonstrates a more capital breeding strategy. Sardine SC1.3 and anchovy scenarios following the same spawning scheme show similar index values and trends, indicating mainly income breeding strategy. By contrast, spring spawning sardine (SC2.1) is mainly capital, the spawning period being earlier in this scenario. In case of SC2.3 capital pattern is more exacerbated for spring spawning season. In October/November in the BoB, food availability is higher than in late winter/early spring, thus a large amount of energy can be "quickly" allocated from food to reproduction. This indicates that the income/capital breeding strategy is largely driven by the match/lag between spawning and feeding seasons. European anchovy spawns during the spring season and is recognised as an income breeder, whereas sardine that spawns a bit earlier and under lower food availability is recognised as a capital breeder (Ganias et al., 2007; McBride et al., 2015; Somarakis et al., 2004). Pecquerie et al. (2009) and Hunter and Leong (1981) estimated that European and Northern anchovy, respectively drain around two thirds of reproductive energy from the previous feeding period. Clupeiform species display a large variety of spawning strategies among the capital income continuum (McBride et al., 2015), Japanese and European anchovies being mainly income breeders and European sardine and Northern anchovy being mainly capital breeders (McBride et al., 2015).

3.5 Conclusion

We showed that overall differences in biological traits and bioenergetics strategies between anchovy and sardine, in the Bay of Biscay, are mainly related to spawning strategy and phenology rather than size or feeding strategy. Indeed the lag between food availability and spawning strongly affects the reproductive strategy with respect to energy acquisition, storage and latter mobilisation and allocation. Sardine, in comparison to anchovy, displays a higher reserves storage capacity, lower energetic

requirements, lower metabolic costs and rates of mobilisation. These features lead to slower and more regular allocation of energy to growth and also more progressive and higher investments in spawning on an annual basis and at the scale of the life cycle scale. Sardine adopts a more capital breeding strategy than anchovy, which seems to exploit spring zooplankton bloom to fulfil most of its energetic requirements to carry out growth and spawning during a relatively short period.

Acknowledgments

The authors wish to thank people involved in data collection and lab analysis, namely P. Grellier, E. Duhamel, M. Rabiller, S. Le Mestre, L. Cominassi and H. Le Delliou. We also want to acknowledge L. Pecquerie for offering precious and pertinent advices and guidelines with the use of the Dynamic Energy Budget theory. This work was supported by a PhD grant from the project SEAMAN, founded by the ANR (French National Research Agency) and EU FP7 ERA-NET SEASERA, as well as the Captain project founded by FFP (France Filière Pêche).

Appendix A: Model implementation before exogenous feeding. Early life stage development with temperature

Eggs and yolk sac larvae development are predicted using following equations. df is the cumulated fraction of development achieved during one hour (dt) at temperature (θ). When df reach 1, the individual drops to the next development stage.

	Stage	df_{t+dt}	Reference
Anchovy	Egg	$df_t + dt * 2.33 * 10^{-5} * \theta^{2.30}$	Regner (1996)
	Larva	$df_t + dt * 3.12 * 10^{-5} * \theta^{2.17}$	Boussouar et al. (2001)
Sardine	Egg	$df_t + dt * 7.08 * 10^{-3} * \theta^{1.92}/100$	Miranda et al. (1990)
	Larva	$df_t + dt * 10^{-2} * \frac{\left(6.19 * \left(1.0 - e^{-0.05*\theta}\right)\right)}{ln\left(\frac{5.15}{5.15 - ln\left(\frac{5.97}{3.74}\right)}\right)}$	Rose et al. (2015)

Appendix B: DEB fluxes and equations

Fluxes	**Formula**
Assimilation	$\dot{p_A} = \dot{p_{Am}} cor_T f L^2 cor_L$ [a]
Catabolic utilisation	$\dot{p_C} = \left(\frac{E}{L^3}\right) \frac{\dot{v} cor_T [EG] L^2}{[EG] + \frac{E}{L^3}}$
Somatic maintenance	$\dot{p_M} = [\dot{p_M}] L^3$
Growth	$\dot{p_G} = \max(\kappa \dot{p_C} - \dot{p_M}, 0)$
Maturity maintenance	$\dot{p_J} = k_J cor_T H$
Reproduction / development	$\dot{p_R} = (1-\kappa)\dot{p_C} - \dot{p_J}$
Reproduction buffer mobilisation	$\dot{p_{R2}} = \min(E_0 R_{bf} S_f, R)$
Gamete allocation	$\dot{p_{Gam}} = \max(0, K_R(\dot{p_{R2}} - \dot{p_{M2}}))$
Emergency maintenance	$\dot{p_{M2}} = \min(-\dot{p_G}, R)$
Atresia	$\dot{p_{M3}} = \min(K_R G, -\dot{p_{Gam}} - \dot{p_{M2}})$
State variable / buffers	
Reserve	$\frac{dE}{dt} = \dot{p_A} - \dot{p_C}$
Volumetric length	$\frac{dL}{dt} = \frac{\dot{p_G}}{3[EG]L^2}$
Maturity level	$\frac{dH}{dt} = \dot{p_R}$
Reproduction	$\frac{dR}{dt} = \dot{p_R} - \dot{p_{R2}} - \dot{p_{M2}}$
Gametes	$if\ G \geq 2E_0R_{bf}, \frac{dG}{dt} = \dot{p_{Gam}} - \dot{p_{M3}} - E_0 R_{bf}$ $if\ G < 2E_0R_{bf}, \frac{dG}{dt} = \dot{p_{Gam}} - \dot{p_{M3}}$

[a]Arrhenius correction (cor_T): $cor_T = exp\left(\frac{T_A}{T_{ref}} - \frac{T_A}{T}\right)$ (Kooijman, 2010), with T the current temperature, T_{ref} = 293 K and T_A the Arrhenius temperature.

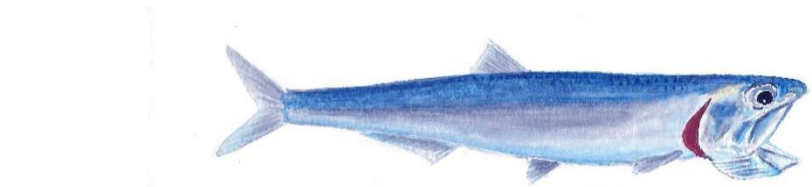
Appendix C: Spawning windows (in months) implemented per species, spawning scenario and age, with expected number of egg batches spawned during the individual life cycle

Reproductive scenarios	**Age 1**	**Age 2+**	**Expected number of egg batches**
Anchovy & Sardine spawning like an anchovy (SC1)	[04; 08]		60 (Anchovy) & 145 (SC1)
Sardine "Spring" (SC2.1, SC3.1 and SC3.2)	[03; 05]	[02; 06]	85
Sardine "Autumn to Spring" (SC2.2)	[03; 05] U [10; 11]	[01; 06] U [10; 12]	160
Sardine "Spring & Autumn" (SC2.3)	[03; 05] U [10; 11]	[02; 06] U [10; 11]	110

Appendix D: Evolution of prey width range as a function of total fish length

	Prey width	**Equations**
Anchovy	**Minimum**	$\min(0.04 + 0.005 * (l * 10.0 - 4.0), 0.2)$
	Maximum	$\min(0.035 * l * 10.0, 3.0)$
	References	Catalán et al. (2010), Conway et al. (1998), Garcia and Palomera (1996), Morote et al. (2010), Tudela et al. (2002)
Sardine	**Minimum**	$\begin{cases} \frac{(5.27 + 0.007 * l * 10 * 1000)}{(3 * 1000)}, & l < 3.66 \\ \frac{exp(log(l * 10) * 0.097 - 1.52)}{3}, & l \geq 3.66 \end{cases}$
	Maximum	$\begin{cases} 10^{(0.96 * log10(l * 10) - 1.83)}, & l < 2.2 \\ exp(log(l * 10) * 0.42 - 2.54), & 2.2 \leq l < 10 \\ exp(log(l * 10) * 1.38 - 5.88), & 10 \leq l \end{cases}$
	References	Bachiller and Irigoien (2013), Caldeira et al. (2014), Munuera Fernandez and Gonzalez-Quiros (2006)

Chapitre 4 : Synthèse et perspectives



Ce dernier chapitre présente la synthèse des travaux présentés dans ce manuscrit. L'approche générale de la thèse a été axée sur la comparaison des deux espèces, motivée notamment par la bibliographie qui a régulièrement mis en évidence des différences marquées entre ces deux espèces, qui semblent pourtant très similaires de prime abord. Comparer deux espèces permet en outre d'en apprendre davantage sur chacune d'elles qu'en les étudiant séparément. En effet considérer les points communs et différences connues de ces deux espèces a permis, par le biais de deux approches bioénergétiques, de cerner les stratégies énergétiques des deux espèces. L'objectif n'était pas de caractériser précisément la physiologie de chaque espèce mais bien de considérer une échelle plus synthétique et plus globale par le biais de méthodes intégratrices. La densité énergétique intègre un historique saisonnier des gains énergétiques associés à l'alimentation et des multiples sources de dépenses énergétiques. Le modèle bioénergétique permet d'aller plus loin en prédisant ces flux d'énergie ainsi que la répartition de cette énergie au sein de l'organisme. Le manuscrit présente des résultats finalisés mais ne traduit pas pleinement le cœur du travail mené pendant la thèse. En effet ce travail a été marqué par des allers et retours perpétuels entre données et modèle, notamment dans le cadre du processus de calibration pour s'assurer de la pertinence des prédictions du modèle mais aussi pour affiner la compréhension et l'interprétation de la donnée.

Dans un premier temps je reviendrais à la fois sur les résultats apportés par les mesures de densité énergétique et par la modélisation bioénergétique dans le cadre de la théorie DEB. J'insisterai en particulier sur les points qui permettent de répondre aux questions posées par cette thèse :

- En quoi se distinguent les stratégies bioénergétiques de l'anchois et de la sardine ?
- Quels sont les liens entre les traits biologiques et d'histoire de vie et les stratégies bioénergétiques de ces deux espèces ?

Dans un second temps je proposerais une première liste de perspectives qui pourraient à l'avenir permettre de faire face aux difficultés et aux limites rencontrées lors de la thèse. Les résultats ont déjà été discutés dans les articles, je ne reviendrais donc pas sur la littérature dans cette section. Je présenterais ensuite une liste de perspectives d'applications du modèle bioénergétique développé dans le cadre de cette thèse.

4.1 Synthèse des résultats des travaux

4.1.1 Condition bioénergétique

L'étude de la densité énergétique s'est avérée pertinente pour comparer les deux espèces. Elle a notamment permis de mettre en évidence :

- Une capacité de réserve supérieure chez la sardine : La variabilité saisonnière de la densité énergétique est nettement plus forte chez la sardine, ce qui traduit un niveau de réserve supérieur. Dans la mesure où la condition énergétique des deux espèces au printemps est relativement similaire et qu'elle se démarque à l'automne, la capacité de réserve supérieure de la sardine répond sans doute à des besoins énergétiques plus importants entre l'automne et le printemps probablement en lien avec une reproduction plus précoce. Anchois et sardines adultes sont caractérisés au printemps par une densité énergétique relativement stable (chez les adultes) de l'ordre de 21 $kJ.g^{-1}$. Le contenu en cendre en masse sèche est de l'ordre de 10%, ce qui induit qu'au printemps la masse sèche a une densité énergétique de 21/(100-10)/100=23,4 $kJ.g^{-1}$ soit à peu de chose près l'énergie densité des protéines (23,6 $kJ.g^{-1}$). Anchois et sardine sont donc caractérisés au printemps par un très faible taux de lipides, traduisant probablement l'épuisement de leurs réserves énergétiques.

- Un effet de la taille : Les deux espèces montrent une évolution significative du contenu énergétique avec la taille. Aux plus petites tailles, les niveaux énergétiques des deux espèces semblent relativement similaires mais tendent à se démarquer à mesure qu'ils grandissent. La sardine montre ainsi un potentiel énergétique bien plus élevé que l'anchois aux grandes tailles. La taille ne suffit pas à expliquer les différences entre les deux espèces dans la mesure où la sardine montre une évolution plus forte de sa condition bioénergétique avec la taille. L'augmentation du contenu énergétique avec la taille a été décrite par plusieurs auteurs, néanmoins c'est la première fois qu'une décroissance pour les individus les plus grands est décrite. Cette dernière observation est particulièrement intéressante et est sans doute associée à une évolution des stratégies alimentaires, de reproduction ou encore à un vieillissement. Toutefois il est encore trop tôt pour valider ou écarter l'une ou l'autre des hypothèses.

- Un effet de la zone géographique : L'apport des données de Manche a permis de mettre en évidence des performances de croissance ainsi que des conditions énergétiques supérieures dans cette zone. Ceci suggère un impact fort des conditions environnementales, en température et nourriture, différentes entre le golfe de Gascogne et la Manche. Mais cela pourrait aussi traduire l'existence de deux populations différenciées entre les zones ou encore souligner des migrations déterminées par la taille.

Les deux espèces se distinguent par leurs capacités de réserves. La sardine est ainsi à même de stocker plus de lipides par unité de masse. Bien qu'il existe une forte influence de la taille sur le contenu énergétique des deux espèces, la sardine montre une évolution bien plus forte de sa capacité de stockage avec la taille que l'anchois.

4.1.2 Modélisation bioénergétique dans le cadre de la théorie DEB

- Un modèle satisfaisant : Le travail le plus long à l'échelle de cette thèse a surement été de parvenir à développer un modèle bioénergétique et de le calibrer de manière satisfaisante. Dans ce manuscrit seul le modèle « final » a été présenté. Bien que de précédentes applications aient été publiées (Pecquerie et al., 2009; Pethybridge et al., 2013), le modèle a subi de profonds changements de structure et de paramètres. Ces changements ont largement été induits par l'incorporation des données de densité énergétique. En effet il est relativement aisé de reproduire le schéma de croissance en taille et en poids mais reproduire l'évolution saisonnière en densité énergétique s'avère bien plus complexe, en laissant nettement moins de liberté aux paramètres du modèle. L'ajout de cette donnée dans le processus de validation a permis de mettre à jour un manque dans le modèle, qui ne pouvait être soupçonné par les précédentes applications. De plus ces travaux de thèse ont conduit au développement d'un modèle pour la sardine, espèce pour laquelle aucune application n'a été publiée pour le moment.

- Capacité de réserves : Le modèle a confirmé une capacité de réserve plus élevée chez la sardine. En effet le paramètre $[E_m]$, qui traduit une capacité de réserve maximale via le compartiment de réserve E, est de l'ordre de 1800 J.cm^{-3} chez l'anchois et 2300-2400 J.cm^{-3} chez la sardine suivant les scenarii. L'analyse de ce paramètre a notamment montré que cette capacité de réserve supérieure chez la sardine est véritablement induite par l'espèce plutôt que par le différentiel de taille. De plus, lorsque l'on considère à l'échelle saisonnière la répartition de l'énergie dans les différents compartiments, on peut observer que la sardine contient plus d'énergie en proportion dans les compartiments de réserve (E) et de réserves de reproduction (R) que l'anchois.

- La reproduction : Alors que de nombreux auteurs s'attachent à décrire des différences de régime alimentaire ou encore de sensibilité à la température pour décrire ou modéliser des différences de réponses aux conditions environnementales, ce modèle DEB a montré l'étroite association entre la stratégie de reproduction et la stratégie bioénergétique. Le décalage entre la phénologie de la ponte et celle du bloom planctonique est particulièrement déterminant. Dans le golfe de Gascogne, l'anchois se reproduit de manière plus synchrone avec le bloom planctonique printanier et met à profit cette énergie pour se reproduire, adoptant ainsi une stratégie énergétique dite « Income ». Au contraire, la sardine puise plutôt dans ces réserves pour assurer

sa reproduction dont le pic est en avance par rapport à la période du bloom, adoptant ainsi une stratégie plus « Capital ».

- Cinétique, périodicité et énergétique : L'anchois est caractérisé par un métabolisme plus rapide que la sardine, ce qui lui confère la capacité de tirer d'avantage parti des périodes de bloom, lors desquelles l'abondance de nourriture est forte mais dont la durée s'avère limitée. De plus, anchois et sardine se distinguent par leur longévité et leur schéma de croissance. En effet, l'anchois atteint sa taille adulte en deux ans seulement et ne vit que très rarement au-delà de quatre ans, alors que la sardine atteint sa taille adulte aux alentours de quatre ans et peut vivre au-delà de 8 ans. Enfin, le modèle a montré que la période de croissance de l'anchois est légèrement plus courte que celle de la sardine à l'échelle saisonnière.

Les stratégies bioénergétiques des deux espèces se distinguent nettement, en lien avec leurs stratégies de reproduction. L'anchois est caractérisé par un métabolisme rapide qui lui permet de bénéficier pleinement de courtes périodes d'abondance de nourriture pour croitre, accumuler des réserves et se reproduire. Alors que la sardine montre un métabolisme plus lent, étale sa croissance et sa reproduction sur une période plus longue, et bénéficie d'une capacité de réserve plus élevée, lui permettant de pondre en dehors des périodes productives adoptant ainsi un comportement de « Capital spawner ».

4.2 Perspectives

4.2.1 Perspectives pour palier aux limites des travaux

- Couverture spatio-temporelle de l'échantillonnage

Le jeu de données de densité énergétique est relativement conséquent, les précédentes publications qui traitaient de la densité énergétique disposaient rarement d'autant d'échantillons par espèce. Toutefois, les principales limites de cette approche sont induites par un plan d'échantillonnage incomplet. Les modèles GAM se sont avérés assez sensibles à la dispersion des échantillons selon la taille, ce qui limite parfois l'interprétation des résultats. Toutefois ce biais pourrait être corrigé relativement facilement à l'avenir via l'intégration de nouveaux échantillons collectés lors des campagnes.

Les campagnes de printemps et d'automne permettent très certainement d'observer correctement l'étendue de la variabilité saisonnière. Toutefois, il reste à déterminer si le minimum de densité énergétique observé au printemps dans le golfe de Gascogne pour les deux espèces serait aussi observé en Manche. Améliorer la couverture temporelle, à l'échelle saisonnière, lors du suivi du contenu énergétique permettrait d'observer effectivement les minima et maxima et surtout de constater à quel moment de l'année ils ont bien lieu. Il serait alors possible de reconsidérer l'effet de la taille et de s'assurer que le potentiel de réserve maximum n'est pas simplement observé en décalé chez les individus les plus grands par rapport à celui d'individus de plus petite taille. Aussi et surtout cela permettrait d'affiner le lien entre contenu énergétique et phénologie de la ponte. Chez la sardine sachant que la période de ponte évolue avec la taille, le cycle en énergie densité devrait vraisemblablement être affecté. De la même manière il serait possible d'aller plus loin dans la comparaison bioénergétique entre les deux espèces, dans la mesure où leurs périodes de ponte sont différentes.

Les valeurs de densité énergétique se différencient nettement entre les zones et laissent présager des effets de la latitude en lien avec l'évolution du cycle saisonnier en température et nourriture (avec une période productive plus courte et plus intense à mesure qu'on progresse vers le Nord). Elargir la zone d'étude, à la Méditerranée, la côte ibérique ou encore à la Mer du Nord, offrirait des gradients plus marqués. L'analyse préliminaire des mesures de densité énergétique à une échelle plus fine (entre le Nord et le Sud du golfe de Gascogne ou encore entre la Manche Est et la Manche Ouest) laisse également entrevoir des effets spatiaux à de plus fines échelles en lien avec les conditions environnementales. De plus, les différences de stratégies des deux espèces du point de vue alimentaire ou de reproduction (avec des habitats de pontes distincts) sont susceptibles d'induire des préférences spécifiques en termes d'habitats et donc d'occupation de l'espace.

- La reproduction : coût énergétique et déterminisme

Le modèle tend à montrer que les divergences de stratégies bioénergétiques entre les deux espèces sont intrinsèquement liées aux stratégies reproductives. A l'échelle du cycle de vie, la reproduction constitue un coût énergétique majeur (après la maintenance). Toutefois on maîtrise encore mal, en particulier pour la sardine, l'investissement énergétique que requiert cette fonction à l'échelle annuelle et du cycle de vie, du fait de nombreuses sources de variabilités associées aux paramètres de reproduction (période de ponte, fréquence de ponte, fécondité relative et contenu énergétique des œufs). Ceci a justifié l'approche par scénarii de reproduction menée pour la sardine. Compte tenu de la finesse et de la complexité des processus en jeu, il ne paraît pas suffisant de se baser sur des échantillons collectés en mer, qui ne traduisent la plupart du temps qu'un schéma valable à l'échelle populationnelle. La variabilité des paramètres de reproduction doit en effet être étudiée à l'échelle individuelle. Ceci induira probablement un protocole lourd et complexe, mais est, à mon sens, nécessaire. Une expérience de ce type permettrait en outre d'étudier les facteurs déclencheurs du début et de la fin de la ponte. Nombre d'auteurs s'accordent sur le fait que la température est le facteur essentiel mais il ne semble pas suffisamment clair. Les travaux de Rosa et al. (2010) permettent en particulier d'envisager un seuil de contenu énergétique en deçà duquel la ponte s'arrêterait, traduisant ainsi la consommation des réserves de reproduction. Mais on a pu voir que les deux espèces adoptent une stratégie hybride entre « capital » et « income » en termes d'allocation énergétique à la reproduction. Malgré la consommation des réserves, la reproduction pourrait se poursuivre via l'exploitation des ressources du milieu avec une stratégie de type « income ». Le déterminisme de la reproduction est donc probablement induit par une combinaison de facteurs (la température, la photopériode ou encore le contenu énergétique), qu'il conviendra d'identifier.

Compte tenu des liens existants entre stratégies bioénergétiques et reproduction, on peut se demander si le schéma est le même pour les deux sexes. Couramment dans le cadre des modèles bioénergétiques seul le cycle de vie d'une femelle est prédit. Généralement dans les modules de reproduction on ne considère que la production d'ovocytes et non de spermatozoïdes. Il est couramment supposé que la production de gamètes est équivalente suivant les sexes sur le plan énergétique. La taille est en moyenne plus élevée chez les femelles (de 0,5 à 1 cm) et ce chez les deux espèces. Même si cet écart reste ténu il est toute de même susceptible d'engendrer des différences sur le plan énergétique connaissant l'effet de la taille sur le potentiel de réserve des deux espèces.

- L'effet de la température

L'impact de la température sur la reproduction mais également sur d'autres processus reste à préciser. L'effet de la température a été peu abordé dans le cadre de cette thèse, toutefois ce facteur est souvent invoqué pour expliquer les variations d'abondances distinctes d'anchois et de sardine dans le Pacifique. Considérant que le golfe de Gascogne se situe en plein milieu de l'aire de répartition des deux

espèces (du Sénégal à la Norvège pour la sardine et de l'Afrique du Sud à la Norvège pour l'anchois), il apparaissait peu probable que ces espèces soient particulièrement affectées par ce facteur. Toutefois dans un contexte de changement climatique et potentiellement d'expansion des populations vers le Nord (ou de développement de populations locales), ce facteur devrait être pris en compte. Des expériences en laboratoire, relativement simples et courtes, permettraient de quantifier l'impact de la température sur des taux de respiration par exemple. Il serait alors possible de définir une gamme de températures favorables/optimales pour chaque espèce et ainsi considérer les potentiels effets du changement climatique sur les processus physiologiques et les aires de distribution des deux espèces.

- Multiplier les indicateurs et les sources de données

La reproduction est un processus capital pour comprendre les stratégies respectives des deux espèces. Toutefois améliorer le modèle nécessiterait sans doute de considérer d'autres processus avec plus de précision. Dans le cadre du modèle, le processus d'alimentation est restreint à l'approche par la gamme de taille des proies. Or ce n'est finalement qu'un proxy qui ne représente pas nécessairement les proies effectivement ingérées par l'anchois et la sardine. De plus, les champs de proies sont dérivés du modèle couplé physique-biogéochimie ECOMARS3D. Ces prédictions sont relativement grossières du point de vue taxonomique et en termes de représentation précise des cycles saisonniers. Tout ceci est donc susceptible d'induire des biais sur les flux énergétiques entrants. Toutefois c'est, pour l'heure, le seul forçage dont on dispose pour le golfe de Gascogne. De plus, mieux maîtriser les besoins énergétiques des deux espèces en améliorant les connaissances sur leur alimentation notamment en termes quantitatifs et qualitatifs assurerait de mieux maîtriser les flux entrants d'énergie. Pour cela il faudrait s'attacher à étudier à fine échelle temporelle et spatiale le régime alimentaire et la ration journalière des deux espèces. Améliorer le modèle ou plus généralement la compréhension des stratégies bioénergétiques des deux espèces suppose également de mieux maîtriser les coûts énergétiques, notamment via des mesures de coûts métaboliques telles que le TMS ou la SDA.

Les prédictions de densité énergétique du modèle ne sont pas encore tout à fait satisfaisantes. Il est probable que ce soit dû à deux aspects très différents du modèle que sont : le lien entre le contenu en eau et le contenu énergétique d'une part et d'autre part la dynamique des compartiments de réserves E et R. Energie et contenu en eau sont très fortement liés, mais la validité de l'équation intégrée dans le modèle est encore à déterminer. Les compartiments de réserves E et R ne sont peut-être pas suffisamment différenciés. Le fait que le compartiment R puisse servir de réserve de « secours » pour assurer les coûts de maintenance parait envisageable du point de vue biologique, via des processus d'atrésie, mais probablement trop fort dans le modèle. Affiner la description de la composition biochimique des deux espèces est surement une voie intéressante pour palier à ces limites. Considérer le contenu en eau, cendres, protéines et lipides permettrait probablement de mieux paramétrer le lien entre le contenu en eau et le contenu énergétique. De plus considérer les différents lipides pourrait

permettre de calibrer les compartiments de réserves dans la mesure où certains lipides sont connus pour être des réserves spécifiquement allouées à la reproduction (Garrido et al., 2007).

- Variabilité individuelle

Les méta-analyses menées sur les paramètres du DEB, de même que notre comparaison entre anchois et sardine, ont jusqu'alors seulement considéré une valeur de paramètre par espèce et non la variabilité associée. Pour mener une approche plus rigoureuse, notamment sur le plan statistique, ce type de donnée apparaît essentiel pour bien comprendre la signification des différences de valeurs de paramètre entre les espèces. L'étude de la variabilité individuelle sort quelque peu du cadre de cette thèse, mais dévoile des perspectives intéressantes. Anchois et sardine montrent de fortes variations individuelles de taille, poids ou encore de densité énergétique. Cette variabilité est probablement liée à une expression phénotypique associée à la variabilité de l'historique de conditions environnementales vécu par les individus. Une part de cette variabilité est également probablement associée à des prédispositions génétiques. Il est, aujourd'hui, possible de mener des expériences en bassin et de suivre individuellement la croissance, via l'emploi de marques individuelles de type PIT (Passive Integrated Transponder) Tag. Du fait de son caractère destructif il serait plus difficile de suivre le contenu énergétique, mais des mesures indirectes par le biais d'un Fatmeter (Brosset et al., 2015b) pourraient être envisagées. Le modèle DEB pourrait alors être calibré individuellement, des intervalles de confiance autour des valeurs de paramètres pourraient ainsi être calculés. Cela permettrait dans un premier temps de consolider la comparaison des deux espèces via leurs valeurs de paramètres. Dans un second temps cela permettrait de comparer au sein d'une même espèce des individus issus de différentes populations.

4.2.2 Perspectives d'applications du modèle

Un apport significatif de cette thèse est le développement d'un nouveau modèle DEB pour les deux espèces. Mais ce modèle calibré se restreint pour le moment à un forçage « moyen » pour le golfe de Gascogne. Le développement associé aux processus de calibration et de validation n'a pas laissé suffisamment de temps pour utiliser le modèle dans différentes études.

- « Spatialiser » le modèle

Une première approche, brièvement amorcée pendant la thèse, serait de reprendre et d'actualiser les travaux de Struski et al. (2009) en appliquant le modèle sur une grille divisant le golfe de Gascogne en de nombreuses cellules. L'idée était d'amorcer le modèle pour les deux espèces sur chaque cellule à différentes périodes de l'année et en considérant différents stades de développement et différentes classes de taille, pour mettre en évidence, sur la base d'un critère comme la croissance ou le gain d'énergie, les habitats favorables à chaque stade du cycle de vie. Une telle approche aurait pu permettre d'approcher des schémas de migrations pour les deux espèces.

Une seconde approche serait de transposer les travaux de Politikos et al., (2015) sur la sardine, pour essayer de comprendre le déterminisme des migrations annuelle de cette espèce. Toutefois les potentielles migrations de la sardine dans les eaux du golfe sont moins bien connues que celles de l'anchois. On pourrait envisager de développer une approche par scénarii issus de la littérature et évaluer quel scenario de migration pourrait s'avérer le plus bénéfique selon différents critères : la mortalité, la fécondité, la condition énergétique ou encore la croissance.

Plus simplement, en considérant toujours un environnement moyen, il serait possible soit de calibrer un modèle pour la Manche soit de comparer les prédictions du modèle existants vis-à-vis des données disponibles en taille, poids et densité énergétique et ainsi fournir des informations quant à la parenté entre les poissons du golfe de Gascogne et ceux de Manche. En effet un mauvais ajustement du modèle pourrait traduire des adaptations distinctes entre les deux zones. De la même manière il pourrait être envisagé d'étendre cette approche à d'autres zones (Méditerranée, côte Ibérique, Mer Celtique et Mer du Nord).

- Survie des jeunes stades et connectivité

L'anchois et en particulier la sardine montrent des fenêtres de ponte relativement larges à l'échelle de l'année. Quelle est la survie respective des individus nés à des périodes différentes ? Cette question est particulièrement intéressante, notamment pour la sardine qui se reproduit à l'automne et probablement durant l'hiver. Des résultats très préliminaires, présentés durant le symposium de l'AFH en 2015, avaient mis en évidence via des simulations de dates de naissance que les sardines nées l'été, à une période où l'on n'observe pas de ponte, mourraient l'hiver suivant. Ces résultats permettaient d'envisager l'existence d'une taille critique à laquelle les individus ne pourraient survivre à l'hiver, alors que des individus légèrement plus grands ou plus petits le pourraient. Ceci traduit un compromis entre capacité de réserves et besoins énergétiques, les plus petits dénués de réserves seraient capables de subvenir à leur besoin sur la base d'une disponibilité en proie limitée alors que les plus gros survivraient sur leurs réserves. Toutefois le modèle ayant évolué depuis, il faudrait réactualiser ces travaux.

Au-delà des aspects de survie, la date de naissance expose les œufs et les larves à des régimes de courant différents susceptibles d'induire des patrons de connectivité distincts suivant la période. Le suivi de la ponte lors des campagnes était notamment motivé par ces aspects, afin de disposer de points de départs pour des simulations de dérives larvaires et notamment considérer une potentielle connectivité larvaire entre le golfe de Gascogne et la Manche. Toutefois la connectivité ne se restreint pas aux jeunes stades du cycle de vie. Il faudrait également considérer les potentielles migrations des adultes entre la Manche et le Golfe de Gascogne, mais pour étudier ce dernier aspect l'emploi de marqueurs génétiques ou l'otolithométrie semblent plus approprié ou du moins utilisé en complément.

- Un modèle de population

Le résultat le plus abouti *in fine* serait de développer un modèle plus intégrateur, basé sur un modèle DEB du cycle de vie des individus, permettant de décrire l'évolution d'une population. Cela nécessiterait de développer un outil complexe pour parvenir à un modèle du type « End to End », comme celui publié par Fiechter et al., (2015) et Rose et al., (2015), modélisant l'ensemble de l'écosystème, depuis les forçages hydrodynamiques, jusqu'à la pêcherie en passant par les compartiments planctons et poissons. Un tel modèle permettrait d'étudier la variabilité du recrutement induit par des variations des conditions environnementales et de la pression de pêche ; et ainsi véritablement étudier les réponses respectives des populations d'anchois et de sardine.

Références bibliographiques

Albrecht-Ruiz, M., Salas-Maldonado, A., 2015. Chemical Composition of Light and Dark Muscle of Peruvian Anchovy (Engraulis ringens) and Its Seasonal Variation. J. Aquat. Food Prod. Technol. 24, 191–196. doi:10.1080/10498850.2012.762705

Alheit, J., Pohlmann, T., Casini, M., Greve, W., Hinrichs, R., Mathis, M., O'Driscoll, K., Vorberg, R., Wagner, C., 2012. Climate variability drives anchovies and sardines into the North and Baltic Seas. Prog. Oceanogr. 96, 128–139. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.015

Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., Lazure, P., 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. Fish. Oceanogr. 12, 407–418. doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00245.x

Anthony, J.A., Roby, D.D., Turco, K.R., 2000. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 248, 53–78. doi:10.1016/S0022-0981(00)00159-3

Arbault, S., Lacroix, N., 1971. Aires de ponte de la sardine, du sprat et de l'anchois dans le golfe de gascogne et sur le plateau celtique resultats de 6 annees d'etude. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 35, 35–56.

Bachiller, E., Cotano, U., Ibaibarriaga, L., Santos, M., Irigoien, X., 2015. Intraguild predation between small pelagic fish in the Bay of Biscay: impact on anchovy (Engraulis encrasicolus L.) egg mortality. Mar. Biol. 162, 1351–1369. doi:10.1007/s00227-015-2674-0

Bachiller, E., Irigoien, X., 2015. Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the Bay of Biscay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 534, 179–198. doi:10.3354/meps11375

Bachiller, E., Irigoien, X., 2013. Allometric relations and consequences for feeding in small pelagic fish in the Bay of Biscay. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 70, 232–243. doi:10.1093/icesjms/fss171

Baeck, T., Schwefel, H.-P., 1993. An Overview of Evolutionary Algorithms for Parameter Optimization. Evol. Comput. 1, 1–23. doi:10.1162/evco.1993.1.1.1

Barange, M., Coetzee, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., Lingen, C. van der, Agostini, V., 2009. Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. Prog. Oceanogr. 83, 251–260. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.027

Bellier, E., Planque, B., Petitgas, P., 2007. Historical fluctuations in spawning location of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. Fish. Oceanogr. 16, 1–15. doi:10.1111/j.1365-2419.2006.00410.x

Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., Chavez, F.P., 2011. Oxygen: A Fundamental Property Regulating Pelagic Ecosystem Structure in the Coastal Southeastern Tropical Pacific. PLOS ONE 6, e29558. doi:10.1371/journal.pone.0029558

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.

Blaxter, J.H., Douglas, B., Tyler, P.A., Mauchline, J., 1998. The Biology of Calanoid Copepods: The Biology of Calanoid Copepods. Academic Press.

Bode, A., Alvarez-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, 165–178.

Bode, A., Carrera, P., Lens, S., 2003. The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 60, 11–22. doi:10.1006/jmsc.2002.1326

Bourriau, P., 1991. The" Carré Net. ICES CM 50, 53.

Boussouar, A., Le Bihan, S., Arino, O., Prouzet, P., 2001. Mathematical model and numerical simulations of the migration and growth of Biscay Bay anchovy early larval stages. Oceanol. Acta 24, 489–504. doi:10.1016/S0399-1784(01)01167-7

Brandt, S.B., Hartman, K.J., 1993. Innovative Approaches with Bioenergetics Models: Future Applications to Fish Ecology and Management. Trans. Am. Fish. Soc. 122, 731–735. doi:10.1577/1548-8659(1993)122<0731:IAWBMF>2.3.CO;2

Breck, J.E., 2014. Body composition in fishes: body size matters. Aquaculture 433, 40–49. doi:10.1016/j.aquaculture.2014.05.049

Brosset, P., Mnard, F., Fromentin, J., Bonhommeau, S., Ulses, C., Bourdeix, J., Bigot, J., Beveren, E.V., Roos, D., Saraux, C., 2015a. Influence of environmental variability and age on the body

condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 529, 219–231. doi:10.3354/meps11275

Brosset, P., Fromentin, J.-M., Ménard, F., Pernet, F., Bourdeix, J.-H., Bigot, J.-L., Van Beveren, E., Pérez Roda, M.A., Choy, S., Saraux, C., 2015b. Measurement and analysis of small pelagic fish condition: A suitable method for rapid evaluation in the field. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 462, 90–97. doi:10.1016/j.jembe.2014.10.016

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85, 1771–1789. doi:10.1890/03-9000

Caldeira, C., Santos, A.M.P., Re, P., Peck, M.A., Saiz, E., Garrido, S., 2014. Effects of prey concentration on ingestion rates of European sardine Sardina pilchardus larvae in the laboratory. Mar. Ecol. Prog. Ser. 517, 217–228. doi:10.3354/meps11010

Canales, T.M., Law, R., Blanchard, J.L., 2016. Shifts in plankton size spectra modulate growth and coexistence of anchovy and sardine in upwelling systems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 73, 611–621. doi:10.1139/cjfas-2015-0181

Cargnelli, L.M., Gross, M.R., 1997. Notes: Fish Energetics: Larger Individuals Emerge from Winter in Better Condition. Trans. Am. Fish. Soc. 126, 153–156. doi:10.1577/1548-8659(1997)126<0153:NFELIE>2.3.CO;2

Catalán, I.A., Folkvord, A., Palomera, I., Quílez-Badía, G., Kallianoti, F., Tselepides, A., Kallianotis, A., 2010. Growth and feeding patterns of European anchovy (Engraulis encrasicolus) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). Estuar. Coast. Shelf Sci. 86, 299–312. doi:10.1016/j.ecss.2009.11.033

Chabot, D., Steffensen, J.F., Farrell, A.P., 2016a. The determination of standard metabolic rate in fishes. J. Fish Biol. 88, 81–121. doi:10.1111/jfb.12845

Chabot, D., Koenker, R., Farrell, A.P., 2016b. The measurement of specific dynamic action in fishes. J. Fish Biol. 88, 152–172. doi:10.1111/jfb.12836

Chouvelon, T., Chappuis, A., Bustamante, P., Lefebvre, S., Mornet, F., Guillou, G., Violamer, L., Dupuy, C., 2014. Trophic ecology of European sardine Sardina pilchardus and European anchovy Engraulis encrasicolus in the Bay of Biscay (north-east Atlantic) inferred from δ13C and δ15N values of fish and identified mesozooplanktonic organisms. J. Sea Res. 85, 277–291. doi:10.1016/j.seares.2013.05.011

Chouvelon, T., Violamer, L., Dessier, A., Bustamante, P., Mornet, F., Pignon-Mussaud, C., Dupuy, C., 2015. Small pelagic fish feeding patterns in relation to food resource variability: an isotopic investigation for Sardina pilchardus and Engraulis encrasicolus from the Bay of Biscay (north-east Atlantic). Mar. Biol. 162, 15–37. doi:10.1007/s00227-014-2577-5

Conover, D.O., 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. J. Fish Biol. 41, 161–178. doi:10.1111/j.1095-8649.1992.tb03876.x

Conover, D.O., Present, T.M.C., n.d. Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. Oecologia 83, 316–324. doi:10.1007/BF00317554

Conway, D.V.P., Coombs, S.H., Smith, C., 1998. Feeding of anchovy Engraulis encrasicolus larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 175, 35–49. doi:10.3354/meps175035

Coombs, S. h., Halliday, N. c., Southward, A. j., Hawkins, S. j., 2005. Distribution and abundance of sardine (Sardina pilchardus) eggs in the English Channel from Continuous Plankton Recorder sampling, 1958–1980. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 85, 1243–1247. doi:10.1017/S0025315405012385

Coombs, S.H., Smyth, T.J., Conway, D.V.P., Halliday, N.C., Bernal, M., Stratoudakis, Y., Alvarez, P., 2006. Spawning season and temperature relationships for sardine (Sardina pilchardus) in the eastern North Atlantic. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 86, 1245–1252. doi:10.1017/S0025315406014251

Costalago, D., Garrido, S., Palomera, I., 2015. Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines Sardina pilchardus of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implications. J. Fish Biol. 86, 1348–1362. doi:10.1111/jfb.12645

Costalago, D., Palomera, I., 2014. Feeding of European pilchard (Sardina pilchardus) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults. Sci. Mar. 78, 41–54.

Costalago, D., Palomera, I., Tirelli, V., 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy Engraulis encrasicolus and sardine Sardina pilchardus in the Gulf of Lions. J. Sea Res. 89, 64–72. doi:10.1016/j.seares.2014.02.008

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J., Verheye, H.M., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 57, 603–618. doi:10.1006/jmsc.2000.0712

Daewel, U., Peck, M.A., Schrum, C., John, M.A.S., 2008. How best to include the effects of climate-driven forcing on prey fields in larval fish individual-based models. J. Plankton Res. 30, 1–5. doi:10.1093/plankt/fbm094

Dessier, A., 2015. Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1782), et de l'anchois, Engraulis encrasicolus (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne. La Rochelle.

Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., Petitgas, P., 2014. PELGAS 2014 cruise, RV Thalassa.

Dubreuil, J., Petitgas, P., 2009. Energy density of anchovy Engraulis encrasicolus in the Bay of Biscay. J. Fish Biol. 74, 521–534. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02143.x

Duhamel, E., Salaun, M., Pawlowski, L., 2014. EVHOE 2014 cruise, RV Thalassa.

Elliott, J., 1976. Body composition of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to temperature and ration size. J. Anim. Ecol. 273–289.

Fage, L., 1911. Recherches sur la Biologie de l'Anchois.

Fiechter, J., Rose, K.A., Curchitser, E.N., Hedstrom, K.S., 2015. The role of environmental controls in determining sardine and anchovy population cycles in the California Current: Analysis of an end-to-end model. Prog. Oceanogr. 138, 381–398. doi:10.1016/j.pocean.2014.11.013

FranceAgriMer, 2016. Les filières pêche et aquaculture en France. Chiffres clés. Edition avril 2016.

Freitas, V., Cardoso, J., Lika, K., Peck, M., Campos, J., Kooijman, S., van der Veer, H., 2010. Temperature tolerance and energetics: a dynamic energy budget-based comparison of North Atlantic marine species. Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci. 365, 3553–3565. doi:10.1098/rstb.2010.0049

Furnestin, J., 1943. Contribution à l'étude biologique de la sardine atlantique (Sardina pilchardus WALBAUM). Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 13.

Ganias, K., 2014. Biology and ecology of sardines and anchovies. CRC Press.

Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A., 2007. Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic Seas. Mar. Biol. 151, 1559–1569. doi:10.1007/s00227-006-0601-0

Garcia, A., Palomera, I., 1996. Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin. Sci. Mar. 60, 155–166.

Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P.B., Cunha, M.E., Chicharo, M.A., van der Lingen, C.D., 2008. Diet and feeding intensity of sardine Sardina pilchardus: correlation with satellite-derived chlorophyll data. Mar. Ecol. Prog. Ser. 354, 245–256. doi:10.3354/meps07201

Garrido, S., Rosa, R., Ben-Hamadou, R., Cunha, M.E., Chicharo, M.A., van der Lingen, C.D., 2007. Effect of maternal fat reserves on the fatty acid composition of sardine (Sardina pilchardus) oocytes. Comp. Biochem. Physiol. B-Biochem. Mol. Biol. 148, 398–409. doi:10.1016/j.cbpb.2007.07.008

Gatti, P., 2012. Validation d'un modèle de distribution verticale des œufs de poisson et mise en ooeuvre opérationnelle dans le cadre de l'évaluation du stock d'anchois européen du golfe de Gascogne.

Gohin, F., Saulquin, B., Bryere, P., 2010. Atlas de la Température, de la concentration en Chlorophylle et de la Turbidité de surface du plateau continental français et de ses abords de l'Ouest européen.

Hale, M.B., 1984. Proximate chemical composition and fatty acids of three small coastal pelagic species. Mar Fish Rev 46, 19–21.

Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.-R., Huntley, M., 2000. Chap.4. Biomass and abundance, in: ICES Zooplankton Methodology Manual. Academic Press.

Hartman, K., Brandt, S., 1995. Estimating Energy Density of Fish. Trans. Am. Fish. Soc. 124, 347–355. doi:10.1577/1548-8659(1995)124<0347:EEDOF>2.3.CO;2

Hewett, S., Johnson, B., 1992. Fish bioenergetics model 2. University of Wisconsin, Sea Grant Institute. Technical Report WIS-SG-92-250, Madison.

Hunter, J., Leong, R., 1981. The Spawning Energetics of Female Northern Anchovy, Engraulis-Mordax. Fish. Bull. 79, 215–230.

Huret, M., Bourriau, P., Gatti, P., Dumas, F., Petitgas, P., 2016. Size, permeability and buoyancy of anchovy (Engraulis Encrasicolus) and sardine (Sardina Pilchardus) eggs in relation to their physical environment in the Bay of Biscay. Fish. Oceanogr. n/a-n/a. doi:10.1111/fog.12174

Huret, M., Sourisseau, M., Petitgas, P., Struski, C., Leger, F., Lazure, P., 2013. A multi-decadal hindcast of a physical-biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. J. Mar. Syst. 109, S77–S94. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.02.009

Ibaibarriaga, L., Fernández, C., Uriarte, A., Roel, B.A., 2008. A two-stage biomass dynamic model for Bay of Biscay anchovy: a Bayesian approach. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 65, 191–205. doi:10.1093/icesjms/fsn002

ICES, 2016. Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA), 24-29 June 2016, Lorient, France. ICES CM 2016/ACOM:17. 531 pp.

ICES, 2015. First Interim report of the Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES Areas VII, VIII and IX (WGACEGG), 17-21 November 2014. ICES CM 2014/SSGESST:21. Vigo, Spain.

ICES, 2012. Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2012/ACOM:16. Azores (Horta), Portugal.

ICES, 2011. Report of the Workshop on Age Reading of European Atlantic Sardine (WKARAS), 14-18 February 2011, Lisbon, Portugal. ICES CM 2011/ACOM:42. 91 pp.

ICES, 2009. Report of the Workshop on Age reading of European anchovy (WKARA). ICES CM 2009/ACOM:43. Sicily, Italy.

ICES, 2008. Report of the Workshop on Small Pelagics (Sardina pilchardus, Engraulis encrasicolus) maturity stages (WKSPMAT). ICES CM 2008/ACOM:40. Mazara del Vallo, Italy.

Iglésiais, S.P., 2014. Handbook of marine fishes of Europe and adjacent waters (A natural classification based on collection speciments, with DNA barcodes and standardized photographs). Provisional version.

Jobling, M., 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning, in: Rankin, J.C., Jensen, F.B. (Eds.), Fish Ecophysiology, Chapman & Hall Fish and Fisheries Series. Springer Netherlands, pp. 1–44. doi:10.1007/978-94-011-2304-4_1

Jørgensen, C., Enberg, K., Mangel, M., 2016. Modelling and interpreting fish bioenergetics: a role for behaviour, life-history traits and survival trade-offs. J. Fish Biol. 88, 389–402. doi:10.1111/jfb.12834

Jusup, M., Klanjscek, T., Matsuda, H., Kooijman, S. a. L.M., 2011. A Full Lifecycle Bioenergetic Model for Bluefin Tuna. Plos One 6. doi:10.1371/journal.pone.0021903

King, D.P.F., Macleod, P., 1976. Comparison of the food and the filtering mechanism of Pilchard sardinops ocellata and anchovy Engraulis capensis of South West Africa, 1971-1972.

Kooijman, S. a. L.M., 2013. Waste to hurry: dynamic energy budgets explain the need of wasting to fully exploit blooming resources. Oikos 122, 348–357. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.00098.x

Kooijman, S. a. L.M., Pecquerie, L., Augustine, S., Jusup, M., 2011. Scenarios for acceleration in fish development and the role of metamorphosis. J. Sea Res. 66, 419–423. doi:10.1016/j.seares.2011.04.016

Kooijman, S. a. L.M., Sousa, T., Pecquerie, L., van der Meer, J., Jager, T., 2008. From food-dependent statistics to metabolic parameters, a practical guide to the use of dynamic energy budget theory. Biol. Rev. 83, 533–552. doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00053.x

Kooijman, S.A.L.M., 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press.

Kooijman, S.A.L.M., 1998. The Synthesizing Unit as model for the stoichiometric fusion and branching of metabolic fluxes. Biophys. Chem. 73, 179–188. doi:10.1016/S0301-4622(98)00162-8

Kooijman, S.A.L.M., Lika, K., 2014. Comparative energetics of the 5 fish classes on the basis of dynamic energy budgets. J. Sea Res. 94, 19–28. doi:10.1016/j.seares.2014.01.015

Krogh, A., 1914. The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals.

Lambert, Y., Yaragina, N.A., Kraus, G., Marteinsdottir, G., Wright, P.J., 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. J Northw Atl Fish Sci 33, 159.

Lasker, R., 1962. Efficiency and Rate of Yolk Utilization by Developing Embryos and Larvae of the Pacific Sardine Sardinops caerulea (Girard). J. Fish. Res. Board Can. 19, 867–875. doi:10.1139/f62-054

Lavaud, R., Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F., Emmery, A., Strand, Ø., Kooijman, S.A.L.M., 2014. Feeding and energetics of the great scallop, Pecten maximus, through a DEB model. J. Sea Res., Dynamic Energy Budget theory: applications in marine sciences and fishery biology 94, 5–18. doi:10.1016/j.seares.2013.10.011

Lika, K., Kearney, M.R., Kooijman, S.A.L.M., 2011. The "covariation method" for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model II: Properties and preliminary patterns. J. Sea Res. 66, 278–288. doi:10.1016/j.seares.2011.09.004

Lika, K., Kooijman, S.A.L.M., Papandroulakis, N., 2014. Metabolic acceleration in Mediterranean Perciformes. J. Sea Res. 94, 37–46. doi:10.1016/j.seares.2013.12.012

Marin, M., Polak, T., Gasperlin, L., Zlender, B., 2010. Variations in the fatty acid composition and nutritional value of Adriatic sardine (Sardina pilchardus Walb.) through the fishing season. Acta Agric. Slov. Slov.

Martins, M.M., Skagen, D., Marques, V., Zwolinski, J., Silva, A., 2013. Changes in the abundance and spatial distribution of the Atlantic chub mackerel (Scomber colias) in the pelagic ecosystem and fisheries off Portugal. Sci. Mar. 77, 551–563. doi:10.3989/scimar.03861.07B

Massé, J., 1996. Acoustic observations in the Bay of Biscay: schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. Sci. Mar. 60, 227–234.

McBride, R.S., Somarakis, S., Fitzhugh, G.R., Albert, A., Yaragina, N.A., Wuenschel, M.J., Alonso-Fernández, A., Basilone, G., 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. Fish Fish. 16, 23–57. doi:10.1111/faf.12043

McPherson, L.R., Slotte, A., Kvamme, C., Meier, S., Marshall, C.T., 2010. Inconsistencies in measurement of fish condition: a comparison of four indices of fat reserves for Atlantic herring (Clupea harengus). ICES J. Mar. Sci. J. Cons. fsq148. doi:10.1093/icesjms/fsq148

Megrey, B.A., Rose, K.A., Klumb, R.A., Hay, D.E., Werner, F.E., Eslinger, D.L., Smith, S.L., 2007. A bioenergetlics-based population dynamics model of Pacific herring (Clupea harengus pallasi) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: Description, calibration, and sensitivity analysis. Ecol. Model. 202, 144–164. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.08.020

Metcalfe, N.B., Van Leeuwen, T.E., Killen, S.S., 2016. Does individual variation in metabolic phenotype predict fish behaviour and performance? J. Fish Biol. 88, 298–321. doi:10.1111/jfb.12699

Miranda, A., Cal, R.M., Iglesias, J., 1990. Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine Sardina pilchardus Walbaum in captivity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 140, 69–77. doi:10.1016/0022-0981(90)90082-N

Morote, E., Olivar, M.P., Villate, F., Uriarte, I., 2010. A comparison of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 67, 897–908. doi:10.1093/icesjms/fsp302

Motos, L., 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (Engraulis encrasicholus L.). Sci. Mar. 60, 195–207.

Müller, C.L., Ofenbeck, G., Baumgartner, B., Sbalzarini, I.F., 2010. pCMALib-Manual for version 1.0.

Munuera Fernandez, I., Gonzalez-Quiros, R., 2006. Analysis of feeding of Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. Sci. Mar. 70, 131–139.

Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P., Somarakis, S., 2012. Diet of sardine Sardina pilchardus: an "end-to-end" field study. Mar. Ecol. Prog. Ser. 453, 173–188. doi:10.3354/meps09656

Nikolioudakis, N., Isari, S., Somarakis, S., 2014. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. Mar. Ecol. Prog. Ser. 500, 215-U246. doi:10.3354/meps10604

Nikolioudakis, N., Palomera, I., Machias, A., Somarakis, S., 2011. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine Sardina pilchardus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 437, 215–228. doi:10.3354/meps09275

Nunes, C., Silva, A., Marques, V., Ganias, K., 2011. Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. Cienc. Mar. 37, 565–584.

Payne, S.A., Johnson, B.A., Otto, R.S., 1999. Proximate composition of some north-eastern Pacific forage fish species. Fish. Oceanogr. 8, 159–177. doi:10.1046/j.1365-2419.1999.00097.x

Pecquerie, L., 2007. Modélisation bioénergétique de la croissance, du développement et de la reproduction d'un petit pélagique: l'anchois du golfe de Gascogne.

Pecquerie, L., Johnson, L.R., Kooijman, S.A.L.M., Nisbet, R.M., 2011. Analyzing variations in life-history traits of Pacific salmon in the context of Dynamic Energy Budget (DEB) theory. J. Sea Res., The AquaDEB project (phase II): what we've learned from applying the Dynamic Energy Budget theory on aquatic organisms 66, 424–433. doi:10.1016/j.seares.2011.07.005

Pecquerie, L., Petitgas, P., Kooijman, S.A.L.M., 2009. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. J. Sea Res. 62, 93–105. doi:10.1016/j.seares.2009.06.002

Pedersen, J., Hislop, J.R.G., 2001. Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. J. Fish Biol. 59, 380–389. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00137.x

Pethybridge, H., Roos, D., Loizeau, V., Pecquerie, L., Bacher, C., 2013. Responses of European anchovy vital rates and population growth to environmental fluctuations: An individual-based modeling approach. Ecol. Model. 250, 370–383. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.11.017

Petitgas, P., Alheit, J., Beare, D., Bernal, M., Casini, M., Clarke, M., Cotano, U., Dickey-Collas, M., Dransfeld, L., Harma, C., 2010. Life-cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. International Council for the Exploration of the Sea.

Petitgas, P., Alheit, J., Peck, M.A., Raab, K., Irigoien, X., Huret, M., van der Kooij, J., Pohlmann, T., Wagner, C., Zarraonaindia, I., Dickey-Collas, M., 2012. Anchovy population expansion in the North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 444, 1–13. doi:10.3354/meps09451

Petitgas, P., Goarant, A., Massé, J., Bourriau, P., 2009. Combining acoustic and CUFES data for the quality control of fish-stock survey estimates. ICES J. Mar. Sci. 66, 1384–1390.

Pikitch, E.K., Rountos, K.J., Essington, T.E., Santora, C., Pauly, D., Watson, R., Sumaila, U.R., Boersma, P.D., Boyd, I.L., Conover, D.O., Cury, P., Heppell, S.S., Houde, E.D., Mangel, M., Plagányi, É., Sainsbury, K., Steneck, R.S., Geers, T.M., Gownaris, N., Munch, S.B., 2014. The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. Fish Fish. 15, 43–64. doi:10.1111/faf.12004

Planque, B., Bellier, E., Lazure, P., 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (Sardina pilchardus) and anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Bay of Biscay. Fish. Oceanogr. 16, 16–30. doi:10.1111/j.1365-2419.2006.00411.x

Platt, T., Denman, K., 1977. Organisation in the pelagic ecosystem. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 30, 575–581.

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, 175–192. doi:10.1016/S0399-1784(00)00120-1

Plounevez, S., Champalbert, G., 1999. Feeding behaviour and trophic environment of Engraulis encrasicolus (L.) in the Bay of Biscay. Estuar. Coast. Shelf Sci. 49, 177–191. doi:10.1006/ecss.1999.0497

Politikos, D., Somarakis, S., Tsiaras, K.P., Giannoulaki, M., Petihakis, G., Machias, A., Triantafyllou, G., 2015. Simulating anchovy's full life cycle in the northern Aegean Sea (eastern Mediterranean): A coupled hydro-biogeochemical–IBM model. Prog. Oceanogr., Combining Modeling and Observations to Better Understand Marine Ecosystem Dynamics 138, Part B, 399–416. doi:10.1016/j.pocean.2014.09.002

Politikos, D.V., Huret, M., Petitgas, P., 2015. A coupled movement and bioenergetics model to explore the spawning migration of anchovy in the Bay of Biscay. Ecol. Model. 313, 212–222. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.06.036

Politikos, D.V., Triantafyllou, G., Petihakis, G., Tsiaras, K., Somarakis, S., Ito, S.-I., Megrey, B.A., 2011. Application of a bioenergetics growth model for European anchovy (Engraulis encrasicolus) linked with a lower trophic level ecosystem model. Hydrobiologia 670, 141–163. doi:10.1007/s10750-011-0674-8

Rand, P., Lantry, B., Ogorman, R., Owens, R., Stewart, D., 1994. Energy Density and Size of Pelagic Prey Fishes in Lake-Ontario, 1978-1990 - Implications for Salmonine Energetics. Trans. Am. Fish. Soc. 123, 519–534. doi:10.1577/1548-8659(1994)123<0519:EDASOP>2.3.CO;2

Ré, P., 1996. Anchovy spawning in Mira estuary (southwestern Portugal). Sci. Mar. 60, 141–153.

Regner, S., 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. Sci. Mar. 60, 167–177.

Rosa, R., Gonzalez, L., Broitman, B.R., Garrido, S., Santos, A.M.P., Nunes, M.L., 2010. Bioenergetics of small pelagic fishes in upwelling systems: relationship between fish condition, coastal ecosystem dynamics and fisheries. Mar. Ecol. Prog. Ser. 410, 205–218. doi:10.3354/meps08635

Rose, K.A., Fiechter, J., Curchitser, E.N., Hedstrom, K., Bernal, M., Creekmore, S., Haynie, A., Ito, S., Lluch-Cota, S., Megrey, B.A., Edwards, C.A., Checkley, D., Koslow, T., McClatchie, S., Werner, F., MacCall, A., Agostini, V., 2015. Demonstration of a fully-coupled end-to-end model for small pelagic fish using sardine and anchovy in the California Current. Prog. Oceanogr. 138, 348–380. doi:10.1016/j.pocean.2015.01.012

Rumolo, P., Bonanno, A., Barra, M., Fanelli, E., Calabro, M., Genovese, S., Ferreri, R., Mazzola, S., Basilone, G., 2016. Spatial variations in feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species in the central Mediterranean Sea. Mar. Environ. Res. 115, 65–77. doi:10.1016/j.marenvres.2016.02.004

Schwartzlose, R.A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T.R., Cloete, R., Crawford, R.J.M., Fletcher, W.J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., MacCall, A.D., Matsuura, Y., Nevarez-Martinez, M.O., Parrish, R.H., Roy, C., Serra, R., Shust, K.V., Ward, M.N., Zuzunaga, J.Z., 1999. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. South Afr. J. Mar. Sci.-Suid-Afr. Tydskr. Vir Seewetenskap 21, 289–347.

Silva, A., Carrera, P., Massé, J., Uriarte, A., Santos, M.B., Oliveira, P.B., Soares, E., Porteiro, C., Stratoudakis, Y., 2008. Geographic variability of sardine growth across the northeastern Atlantic and the Mediterranean Sea. Fish. Res. 90, 56–69. doi:10.1016/j.fishres.2007.09.011

Silva, A., Santos, M.B., Caneco, B., Pestana, G., Porteiro, C., Carrera, P., Stratoudakis, Y., 2006. Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 63, 663–676. doi:10.1016/j.icesjms.2006.01.005

Simat, V., Bogdanovic, T., 2012. Seasonal changes in proximate composition of anchovy (Engraulis encrasicolus, L.) from the central Adriatic. Acta Adriat. 53, 125–132.

Somarakis, S., 1999. Ichthyoplankton of the Northeastern Aegean Sea with emphasis on anchovy, Engraulis encrasicolus (Linnaeus, 1758)(June 1993, 1994, 1995, 1996). Univ. Crete Greek Engl. Abstr.

Somarakis, S., Nikolioudakis, N., 2010. What makes a late anchovy larva? The development of the caudal fin seen as a milestone in fish ontogeny. J. Plankton Res. 32, 317–326. doi:10.1093/plankt/fbp132

Somarakis, S., Palomera, I., Garcia, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 61, 944–958. doi:10.1016/j.icesjms.2004.07.018

Spitz, J., Jouma'a, J., 2013. Variability in energy density of forage fishes from the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean): reliability of functional grouping based on prey quality: variability in energy density of forage fishes. J. Fish Biol. 82, 2147–2152. doi:10.1111/jfb.12142

Spitz, J., Mourocq, E., Schoen, V., Ridoux, V., 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high- or low-quality food? Ices J. Mar. Sci. 67, 909–915. doi:10.1093/icesjms/fsq008

Stratoudakis, Y., Coombs, S., Lanzós, A.L. de, Halliday, N., Costas, G., Caneco, B., Franco, C., Conway, D., Santos, M.B., Silva, A., Bernal, M., 2007. Sardine (Sardina pilchardus) spawning seasonality in European waters of the northeast Atlantic. Mar. Biol. 152, 201–212. doi:10.1007/s00227-007-0674-4

Struski, C., Petitgas, P., Huret, M., 2009. Long-term hindcast and climate change forecast of habitat unsuitability using bioenergetics and physical-biogeochemical models: anchovy in the Bay of Biscay and the North Sea. ICES CM.

Szeinfeld, E.V., 1993. The energetics and evolution of intraspecific predation (egg cannibalism) in the anchovy Engraulis capensis. Mar. Biol. 115, 301–308. doi:10.1007/BF00346348

Takasuka, A., Oozeki, Y., Aoki, I., 2007. Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 64, 768–776. doi:10.1139/f07-052

Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H., Lluch-Cota, S.E., 2008. Contrasting spawning temperature optima: Why are anchovy and sardine regime shifts synchronous across the North Pacific? Prog. Oceanogr. 77, 225–232. doi:10.1016/j.pocean.2008.03.008

Tanaka, H., Yoneda, M., Kitano, H., Kawamura, K., Imanaga, Y., Matsuyama, M., Okamura, K., Ohshimo, S., 2016. Stable isotope evidence for income resource allocation to egg production in the Japanese anchovy Engraulis japonicus. Mar. Biol. 163, 28. doi:10.1007/s00227-015-2773-y

Teal, L.R., van Hal, R., van Kooten, T., Ruardij, P., Rijnsdorp, A.D., 2012. Bio-energetics underpins the spatial response of North Sea plaice (Pleuronectes platessa L.) and sole (Solea solea L.) to climate change. Glob. Change Biol. 18, 3291–3305. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02795.x

Tirelli, V., Borme, D., Tulli, F., Cigar, M., Umani, S.F., Brandt, S.B., 2006. Energy density of anchovy Engraulis encrasicolus L. in the Adriatic Sea. J. Fish Biol. 68, 982–989. doi:10.1111/j.1095-8694.2005.00987.x

Travers-Trolet, M., Verin, Y., 2014. CAMANOC cruise, RV Thalassa.

Tudela, S., Palomera, I., Quilez, G., 2002. Feeding of anchovy Engraulis encrasicolus larvae in the north-west Mediterranean. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 82, 349–350. doi:10.1017/S0025315402005568

Van der Lingen, C., Hutchings, L., 2005. Estimating the lipid content of pelagic fish in the southern Benguela by visual assessment of their mesenteric fat. Afr. J. Mar. Sci. 27, 45–53.

Van der Lingen, C.D., Hutchings, L., Field, J.G., 2006. Comparative trophodynamics of anchovy Engraulis encrasicolus and sardine Sardinops sagax in the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? Afr. J. Mar. Sci. 28 3, 465–477.

Van Winkle, W., Shuter, B.J., Holcomb, B.D., Jager, H.I., Tyler, J.A., Whitaker, S.Y., 1997. Regulation of energy acquisition and allocation to respiration, growth and reproduction: simulation model and example using rainbow trout, in: Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Springer, pp. 103–137.

Vandromme, P., Nogueira, E., Huret, M., Lopez-Urrutia, A., Gonzalez-Nuevo Gonzalez, G., Sourisseau, M., Petitgas, P., 2014. Springtime zooplankton size structure over the continental shelf of the Bay of Biscay. Ocean Sci. 10, 821–835. doi:10.5194/os-10-821-2014

Winberg, G.D., Duncan, A., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals.

Wuenschel, M.J., Jugovich, A.R., Hare, J.A., 2006. Estimating the energy density of fish: The importance of ontogeny. Trans. Am. Fish. Soc. 135, 379–385. doi:10.1577/T04-233.1

Yoneda, M., Kitano, H., Tanaka, H., Kawamura, K., Selvaraj, S., Ohshimo, S., Matsuyama, M., Shimizu, A., 2014. Temperature- and income resource availability-mediated variation in reproductive investment in a multiple-batch-spawning Japanese anchovy. Mar. Ecol. Prog. Ser. 516, 251–262. doi:10.3354/meps10969

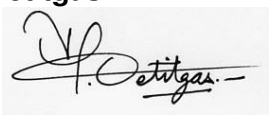
Zenitani, H., Kono, N., 2012. Daily growth rate model of Japanese anchovy larvae Engraulis japonicus in Hiuchi-nada Sea, central Seto Inland Sea. Fish. Sci. 78, 1001–1011. doi:10.1007/s12562-012-0532-2

Zwolinski, J., Stratoudakis, Y., Sares, E., 2001. Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. J. Fish Biol. 58, 1633–1645. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb02318.x

VU :

Le Directeur de Thèse

Pierre Petitgas



VU :

Le Responsable de l'École Doctorale

VU pour autorisation de soutenance

Rennes, le

Le Président de l'Université de Rennes 1

David ALIS

VU après soutenance pour autorisation de publication :

Le Président de Jury,
(Nom et Prénom)