

# COMPARAISON DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE L'ANCHOIS (*ENGRAULIS ENCRASICOLUS*) ET DE LA SARDINE (*SARDINA PILCHARDUS*) EN ATLANTIQUE ET EN MÉDITERRANÉE

Sharif Jemaa<sup>1,2</sup>, Mélanie Dussene<sup>1</sup>, Perrine Cuvilier<sup>1</sup>, Mahmoud Bacha<sup>1</sup>, Gaby Khalaf<sup>2</sup> et Rachid Amara<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire d'océanologie et de géosciences, UMR 8187 CNRS, université du Littoral Côte d'Opale, 32 avenue Foch, 62930 Wimereux, France

<sup>2</sup>Conseil national de la recherche scientifique, centre national des sciences marines, B.P. 534 Batroun, Liban  
jemaa.sharif@hotmail.com

## RÉSUMÉ

L'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) et la sardine commune (*Sardina pilchardus*) sont deux espèces pélagiques qui partagent le même habitat et consomment une large gamme de proies planctoniques. Cette étude a pour objectif d'étudier la composition et le chevauchement du régime alimentaire de ces deux espèces au niveau de 7 sites situés en Méditerranée et en Atlantique. Les résultats montrent que le régime alimentaire est essentiellement zooplanctonophage pour ces deux espèces. Les copépodes sont dominants avec 84.7% et 94.7% en fréquence numérique respectivement pour la sardine et l'anchois. Le diagramme d'Amundsen indique que les 2 espèces ont une stratégie alimentaire généraliste avec une large niche écologique. Les indices de Shoener (*D*) et de Morisita-Horn (*O*) montrent un chevauchement du régime alimentaire de l'anchois et de la sardine principalement en Méditerranée, dans le Golfe de Cadix, en mer catalane, dans le Golfe du Lion et dans le bassin Algéro-provençal. Par contre, un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces est observé particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques (Manche, côte nord-ouest africaine et mer d'Alboran).

**Mots-clés:** *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, régime alimentaire, Atlantique, Méditerranée

## ABSTRACT

The European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and common sardine (*Sardina pilchardus*) are two pelagic species that share the same habitat and consume a wide range of planktonic preys. This study aims to investigate the composition and overlap in the diet of both species at seven sites in the Mediterranean and Atlantic. The results showed that the diet is mainly zooplanktivorous for these two species. Copepods are dominant with 84.7% and 94.7% by frequency of occurrence and number, respectively. The Amundsen diagram shows that the 2 species have a generalist feeding strategy with a wide ecological niche. Shoener indices (*D*) and Morisita-Horn (*O*) show an overlap in diet of anchovy and sardine mainly in the Mediterranean, in the Gulf of Cadiz, in Catalan Sea, in the Gulf of Lion and the Algero-provençal basin.

However, low dietary overlap between the two species is observed particularly in areas of high biological productivity (English Channel, north-west coast of Africa and Alboran Sea).

**Keywords:** *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, diet, Atlantic, Mediterranean sea

## INTRODUCTION

Les petits poissons pélagiques (SPF) jouent un rôle important dans les réseaux trophiques marins, car ils sont les principaux moyens de transfert d'énergie du plancton vers les grands prédateurs (poissons, oiseaux, mammifères marins (Cury *et al.*, 2000). L'étude de l'écologie trophique de ces espèces est essentielle pour déterminer les facteurs qui contrôlent leurs distributions et abondances. Les petits pélagiques comme l'anchois européen *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) et la sardine européenne *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) sont largement répartis de la mer du Nord à l'Afrique centrale, y compris dans l'ensemble de la mer Méditerranée (Pauly & Froese, 2012). Ces deux espèces présentent un intérêt commercial, à la fois en termes de débarquements et de valeur économique (Bellido *et al.*, 2000; Dulčić, 1997; Stergiou *et al.*, 1997; Tsikliras *et al.*, 2005). Sardines et anchois ont été largement étudiés car leur abondance et leur position dans la chaîne alimentaire les rendent particulièrement importants pour l'écosystème (Coll *et al.*, 2009; Palomera *et al.*, 2007).

De nombreuses études se sont intéressées aux régimes alimentaires et au comportement des anchois et sardines. L'alimentation des adultes d'anchois a été décrite en mer baltique (Raab *et al.*, 2011; Schaber *et al.*, 2010), en Atlantique (Plounevez & Champalbert, 1999), en Méditerranée occidentale (Bacha & Amara, 2009; Plounevez & Champalbert, 2000; Tudela and Palomera, 1997), en Méditerranée centrale (Borme *et al.*, 2009), en Méditerranée orientale (Nikolioudakis *et al.*, 2012) et en mer Noire (Budnichenko *et al.*, 1999). Des informations sont également disponibles sur l'alimentation de la sardine en Atlantique (Varela *et al.*, 1988) et en mer Cantabrique (Munuera Fernandez & Gonzalez-Quiros, 2006). Dans le nord-ouest de la Méditerranée des études ont été faites sur la comparaison du régime alimentaire des larves (Morote *et al.*, 2010) et des juvéniles (Costalago *et al.*, 2014) d'anchois et de sardines.

Anchois et sardines sont connus pour coexister et partager le même habitat et, par conséquent, interagir entre eux d'un point de vue trophique (Alheit *et al.*, 2009; Checkley *et al.*, 2009). Ces deux espèces sont planctonophages et consomment une grande variété de proies planctoniques durant leurs stades de développement (Bacha & Amara, 2009; Borme *et al.*, 2009; Costalago *et al.*, 2012; Morote *et al.*, 2010; Plounevez & Champalbert, 2000; Tudela & Palomera, 1997) et leurs niches écologiques sont susceptibles de se chevaucher. Les recouvrements trophiques entre les anchois et les sardines ont été peu étudiés à ce jour alors que les abondances de ces deux espèces fluctuent généralement de façon asynchrone (Checkley *et al.*, 2009). Il a été suggéré que ces fluctuations sont en partie liées à des problèmes trophiques (Nikolioudakis *et al.*, 2014). Van der Lingen *et al.* (2006) ont émis l'hypothèse que la structure de taille du zooplancton, tel que déterminé par les conditions hydrologiques, et les différences d'écologie trophique entre les anchois et la sardine pourraient réguler les alternances de la biomasse de ces 2 espèces dans le courant du Benguela. Dans le golfe du Lion, Costalago *et al.* (2014) ont montré que les juvéniles de sardines et d'anchois n'entrent pas en compétition pour la nourriture. Dans le golfe de Gascogne, le régime alimentaire des adultes des deux espèces a été comparé à partir de l'analyse des isotopes stables (Chouvelon *et al.*, 2014). Cette étude a montré que l'anchois a une plus grande plasticité trophique en se nourrissant plus au large et sur une plus grande variété de tailles de

proies, alors que la sardine semble plus limitée aux zones côtières et aux espèces mesozooplanktoniques de ces eaux pour l'alimentation. Les habitudes alimentaires de ces deux espèces n'ont jamais été examinées de manière comparative dans différentes régions.

Les objectifs de cette étude sont d'étudier et de comparer le régime alimentaire de l'anchois et de la sardine à partir de l'examen des contenus stomacaux et d'en apprécier le chevauchement dans différents sites en Atlantique et en Méditerranée. L'analyse des contenus stomacaux est considérée comme une méthode standardisée dans l'étude de l'écologie des poissons et des vertébrés marins (Hyslop, 1980). Elle consiste en l'observation directe des contenus stomacaux fournissant des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Elliott & Hemingway, 2002; Marshall & Elliott, 1996).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Échantillonnage

Dans le cadre de cette étude, l'échantillonnage des sardines et anchois a été effectué pour chaque site au même jour. Sept sites ont été échantillonnés entre 2007 et 2014 (Figure 1): quatre sites en mer Méditerranée (mer catalane, golfe du Lion, bassin Algéro-provençal et sud mer d'Alboran) et trois sites en Atlantique (Manche, golfe de Cadix et côte nord-ouest Africaine). Les individus récoltés proviennent soit de pêcheries commerciales locales, soit de captures réalisées dans le cadre de campagnes scientifiques comme pour le site de la Manche (campagnes Ifremer du programme IBTS (*International Bottom Trawl Survey*)), et le site du golfe du Lion (campagne Ifremer du programme PELMED (*Pélagiques Méditerranée*)).

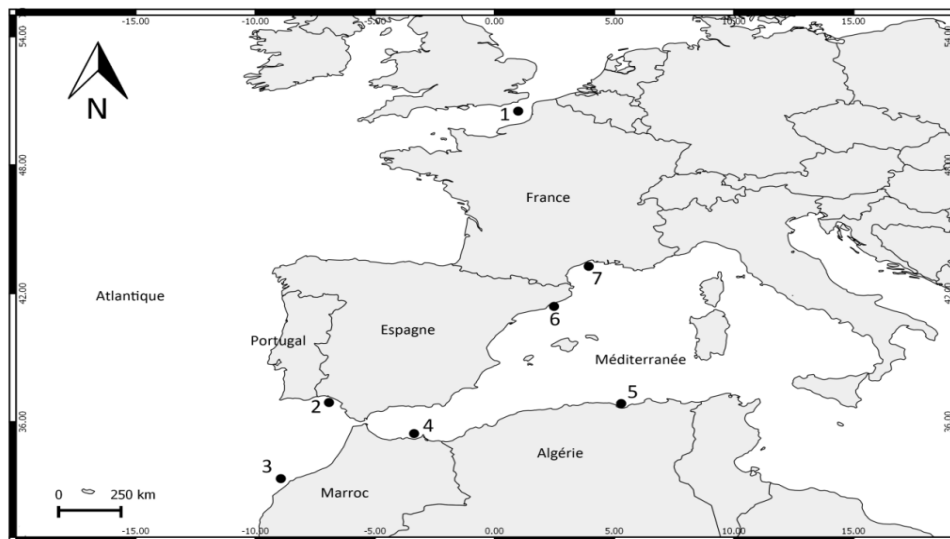


Figure 1. Localisation des sites d'échantillonnages de l'anchois (*E. encrasicolus*) et de la sardine (*S. pilchardus*). Les codes sont présentés dans le Tableau 1.

Les poissons récoltés ont été rapidement congelés, puis transportés au laboratoire où les estomacs sont prélevés et conservés dans l'éthanol à 95 °. Les analyses ont été effectuées sur 210 estomacs d'anchois et 80 estomacs de sardines. L'étude du régime alimentaire porte sur les adultes uniquement (taille supérieure à 9 cm), le nombre d'estomacs traités par site et la longueur des poissons sont présentés dans le Tableau 1.

TABLEAU 1

**Récapitulatif des Sites et des Échantillons Analysés : E (*E. encrasicolus*), S (*S. pilchardus*),  
LT : Longueur Totale**

Zone	Région	Code		Espèce	nb d'Estomacs	Moy. LT cm ± SD
Manche	Manche	Man	1	E	30	9.79 ± 0.71
				S	10	14.46 ± 0.55
Atlantique	Golfe de Cadix	GdC	2	E	30	12.06 ± 0.54
				S	10	17.37 ± 0.81
	Casablanca	Cas	3	E	30	12.67 ± 0.98
				S	10	15.57 ± 0.75
Mer Alboran	Nador	Nad	4	E	30	13.55 ± 0.76
				S	10	14.15 ± 0.71
Bassin Algéro-Provençal	Béjaia	Béj	5	E	30	12.96 ± 1.68
				S	20	12.3 ± 1.44
Mer Catalane	Espagne	Esp	6	E	30	12.96 ± 0.58
				S	10	14.62 ± 0.70
Nord-Ouest Méditerranée	Golfe du Lion	GdL	7	E	30	9.96 ± 0.28
				S	10	11.35 ± 0.43

### Composition du régime alimentaire

Une estimation de l'intensité de l'alimentation est calculée par le biais du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Ce coefficient permet d'analyser l'intensité de l'activité alimentaire et correspond au pourcentage d'estomacs vides (EV) par rapport au nombre total (NT) d'estomacs analysés:

$$CV = \frac{EV}{NT} \times 100$$

Après ouverture de l'estomac, les proies sont soigneusement séparées les unes des autres, puis identifiées et comptées. Selon l'état de digestion et de conservation, les proies sont en général déterminées en utilisant les clés de détermination et peuvent être séparées suivant la classe, la sous-classe ou l'ordre (Larink & Westheide, 2011; Rose, 1933; Trégouboff & Rose, 1957).

Pour chaque catégorie de proie, des indices alimentaires sont calculés selon Hyslop (1980): la fréquence d'occurrence ( $O\% = n/N \times 100$ ), fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population, c'est le rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie donnée (n) et le nombre total d'estomacs examinés (N), exprimé en pourcentage. La fréquence numérique ( $N\% = ni / Nt \times 100$ ), renseigne sur le comportement alimentaire du prédateur, c'est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée (ni), et le nombre total de diverses proies (Nt), exprimé en pourcentage. L'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire, est exprimée par l'indice d'importance relative (IRI):

$$IRI = N\% \times O\% \text{ et } IRI\% = (IRI / \sum IRI) \times 100.$$

L'IRI permet de classer les proies par ordre de leur contribution au régime alimentaire. Dans cet article le IRI sera utilisé sans prendre en compte la masse des proies (Morote *et al.*, 2010).

### Stratégie alimentaire et chevauchement du régime alimentaire

Le diagramme d'Amundsen (Amundsen *et al.*, 1996) est utilisé pour représenter l'abondance spécifique de chaque proie en fonction de la fréquence d'occurrence (Figure 2). Il permet de mettre en évidence l'importance des proies et la stratégie alimentaire du poisson selon la position des proies dans la zone graphique: la diagonale partant du haut à gauche jusqu'à droite en bas indique la stratégie du prédateur qui peut être spécialiste (se nourrissant d'un type/d'une gamme de proies) ou généraliste (pouvant se nourrir d'une grande variété de ressources). La diagonale partant du bas gauche vers le haut à droite caractérise l'importance de la proie qui peut être rare (pas particulièrement sélectionnée) ou dominante (importante dans l'alimentation).

Dans ce travail l'indice (D) de Schoener's (Costalago *et al.*, 2014) et l'indice (O) de Morisita–Horn (Horn, 1966) sont utilisés pour analyser s'il y a un chevauchement du régime alimentaire entre la sardine et l'anchois:

$$D = 1 - 0.5 [\sum |T_i - V_i|]$$

$i = 1, \dots, n$ ;  $T_i$ : proportion de proie  $i$  dans les estomacs de l'espèce  $T$ ;  $V_i$ : proportion de proie  $i$  dans les estomacs de l'espèce  $V$

$$O = \frac{2 \sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P_{ij}^2 + \sum_i^n P_{ik}^2}$$

$P_{ij}$ : proportion de proie mangée par la sardine

$P_{ik}$ : proportion de proie mangée par l'anchois

Si la valeur de  $D$  et  $O$  est comprise entre 0 et 0.6 cela signifie que les deux espèces n'ont pas un même régime alimentaire, par contre si la valeur est supérieure à 0.6 cela signifie qu'il y a un chevauchement du régime alimentaire.

L'estimation de la productivité biologique planctonique dans la zone d'étude, est calculée selon la concentration en chlorophylle  $a$  de surface obtenue à partir des données satellitaires (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). Des moyennes saisonnières (printemps-été: du 15 mars au 15 septembre, automne-hiver: du 15 septembre au 15 mars) sur trois ans (2010-2013) ont été calculées pour mettre en relation le régime alimentaire et la productivité biologique.

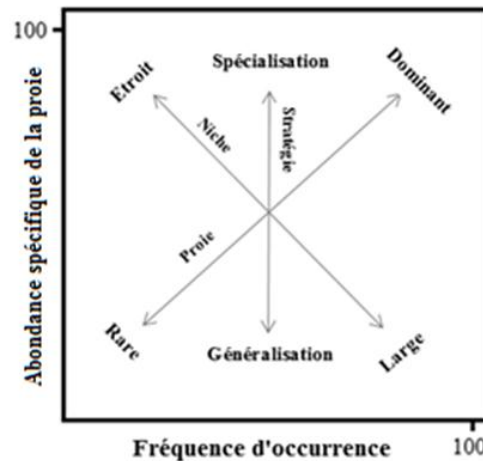


Figure 2. Diagramme d'Amundsen qui représente la stratégie alimentaire, la contribution de la niche et l'importance de la proie (Amundsen *et al.*, 1996).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Composition du régime alimentaire de l'anchois et de la sardine

La totalité des estomacs de sardines étaient pleins, tandis que pour l'anchois le coefficient de vacuité a varié selon les sites avec un maximum de 56.67 % en mer catalane (Figure 3). Le nombre de proies ou groupe de proies consommées par la sardine et l'anchois, tous sites confondus est similaire: respectivement 22 et 21 proies (Tableau 2). Anchois et sardines sont essentiellement zooplanctonophages. Ils consomment majoritairement des copépodes (85% et 97.1% comme fréquence d'occurrence respectivement pour la sardine et l'anchois), comme cela a déjà été démontré en mer du Nord et en mer Baltique (Raab *et al.*, 2011), en mer catalane (Palomera *et al.*, 2007), dans le golfe du Lion (Costalago *et al.*, 2014; Morote *et al.*, 2010; Plounevez & Champalbert, 2000), en mer Égée (Catalán *et al.*, 2010) et dans la partie sud de Méditerranée (Bacha & Amara, 2009; 2012). Cela n'est pas étonnant puisque les copépodes représentent le groupe zooplanctonique majeur en matière de biomasse et d'abondance en Méditerranée (Champalbert, 1996; Siokou-Frangou *et al.*, 2010), en Manche-mer du Nord (Hecq, 1976) et en Atlantique (Beauchard *et al.*, 2014). Les œufs des crustacés sont aussi des proies préférentielles pour la sardine (%O = 50%) et secondaire pour l'anchois (%O = 24%) comme cela a été montré au sud du Portugal pour la sardine (Garrido *et al.*, 2008).

Contrairement à l'anchois, du phytoplancton est retrouvé en faible quantité (%O = 15%) dans les estomacs de sardines. Les études sur l'écologie alimentaire des sardines adultes à partir de l'analyse des contenus stomacaux suggèrent que son régime alimentaire se compose de phyto et zooplancton dans des proportions différentes selon la région (Bode *et al.*, 2004). Dans une étude récente, Garrido *et al.* (2008) ont trouvé une corrélation entre la concentration en chlorophylle *a* dans le milieu et l'intensité de la prise alimentaire de la sardine. Dans le régime alimentaire de l'anchois, les bivalves (%O = 10.7%) et les larves zoé de décapodes (%O = 19.9%) sont des proies secondaires (Bacha *et al.*, 2010) et sont absentes chez la sardine. Les euphausiacés

et les mysidacés sont présents respectivement %O = 26.2% et %O = 3.8% dans les régimes de l'anchois et de la sardine. Le régime alimentaire d'un poisson reflète la disponibilité des proies dans l'environnement, mais il dépend également des appendices de capture et de sélection des proies que le poisson possède. La morphologie de l'appareil d'alimentation détermine la taille minimale des proies que le poisson est capable de retenir, alors que l'aspect de la proie (qui est fonction de sa taille, de sa forme, sa pigmentation et son comportement) déterminera sa sélection par les poissons. Par exemple, l'anchois ne peut pas cibler les organismes <200  $\mu\text{m}$  (c'est à dire le phytoplancton et le microzooplancton), alors que les proies dans les estomacs de la sardine n'excèdent jamais 1600  $\mu\text{m}$  (Nikolioudakis *et al.*, 2014).

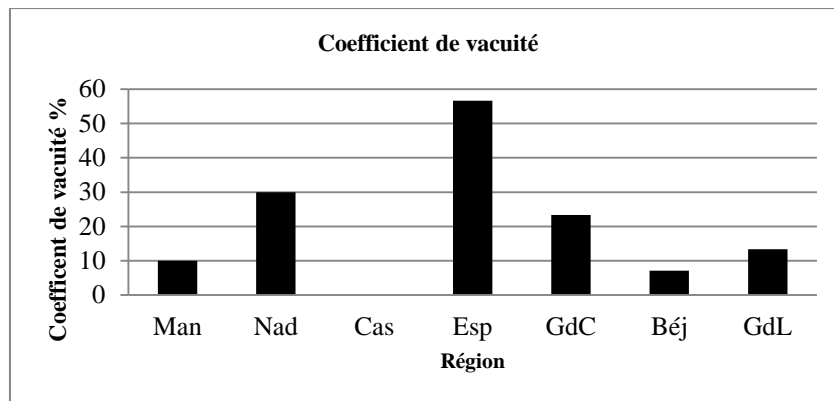


Figure 3. Coefficient de vacuité pour l'anchois *E. encrasicolus* dans les sites étudiés.

Les différences de prise alimentaire observées pourraient s'expliquer par des différences morphologiques et du comportement alimentaire des deux espèces. Une répartition des proies zooplanctoniques basée sur la taille des proies est généralement observée entre les anchois et les sardines d'une même zone (Ganias, 2014). Les sardines se nourrissent de zooplancton de plus petite taille que ne le font les anchois. Les sardines consomment également plus de phytoplancton que les anchois et donc se nourrissent à un niveau trophique inférieur (Chouvelon *et al.*, 2014). Ces différences de régime alimentaire sont en partie dues à des appendices morphologiques différents, les sardines ayant des branchiospines plus fines et plus resserrées que l'anchois, leur permettant ainsi de retenir des proies plus petites. Cela est également dû à des comportements trophiques différents. Sardines et anchois utilisent deux comportements alimentaires: ils peuvent se nourrir par filtration en absorbant toute la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement en journée ou par prédation lorsqu'ils repèrent visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Palomera *et al.*, 2007; Plounevez & Champalbert, 2000). Toutefois, les anchois ont un comportement alimentaire principal de type «particulate-feeding» qui est une prise de nourriture volontaire par la bouche avec une périodicité d'alimentation majoritairement durant le jour alors que la sardine a un type d'alimentation dominant de type «filter-feeding» et se nourrit tout au long de la journée. Plusieurs études soulignent la possibilité pour la sardine de changer de mode d'alimentation lui permettant d'être opportuniste et capable de maximiser sa prise alimentaire en utilisant l'un des deux modes de nutrition selon les conditions environnementales rencontrées comme la concentration ou le type de proies (Garrido *et al.*, 2008; Van der Lingen *et al.*, 2009). Garrido *et al.* (2008) ont montré que l'intensité alimentaire (saisonniers et spatiale) de la sardine est corrélée à la concentration en chlorophylle *a* de surface obtenue à partir des données satellitaires.

TABLEAU 2

La Fréquence d'Occurrence (%O), la Fréquence Numérique (%N) et l'Indice d'Importance Relative (%IRI) de Différentes Proies Trouvées dans les Estomacs de l'Anchois et de la Sardine

Groupes	Code	Sardine			Anchois			
		O %	N %	IRI %	O %	N %	IRI %	
PHYTOPLANCTON	Diatomées	Dia	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0
	Phytoplancton (NI)	Pht	12.5	1.6	0.3	0.0	0.0	0.0
	Dinoflagellés	Din	15.0	0.7	0.1	0.0	0.0	0.0
FORAMINIFERES		For	1.3	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
CNIDAIRES	Polypes cnidaires	Cni	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
CHAETOGNATHES		Chae	20.0	8.9	2.4	0.0	0.0	0.0
PLATHELMINTES		Pla	3.8	0.0	0.0	5.3	0.3	0.0
ANNELIDES	Polychètes indéterminés	Ann	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
MOLLUSQUES	Gastéropodes	Gas	3.8	0.0	0.0	5.3	0.2	0.0
	Bivalves	Biv	0.0	0.0	0.0	10.7	0.5	0.1
CRUSTACES	Larves nauplius crustacés	LNC	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0
	Ostracodes	Ost	20.0	0.1	0.0	2.4	0.1	0.0
	Copépodes	Cop	85.0	84.7	95.9	97.1	94.7	99.0
	Larves cypris cirripèdes	LCC	11.3	0.8	0.1	16.5	0.6	0.1
	Cladocères	Cla	16.3	0.2	0.0	1.9	0.0	0.0
	Euphausiacés	Eup	16.3	0.5	0.1	0.0	0.0	0.0
	Mysidacés	Mys	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Euphausiacé/mysidacé (NI)	E/M	3.8	0.1	0.0	26.2	0.7	0.2
	Larve Zoé Mysidacé	LZM	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Décapodes Larves mégalope crustacés	LMC	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0
	Larves zoé décapodes	LZD	0.0	0.0	0.0	19.9	1.2	0.3
	Larves zoé brachyours	LZB	20.0	0.6	0.2	1.0	0.0	0.0
	Larves protozoé brachyours	LPB	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Larves mégalope brachyours	LMB	2.5	0.0	0.0	1.0	0.1	0.0
	Larve métazoé brachyours	LMzB	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Amphipodes	Amp	7.5	0.0	0.0	1.9	0.2	0.0
	Isopodes parasites	Iso	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Œufs crustacés	Ocr	50.0	1.2	0.8	0.0	0.0	0.0
	Œufs non identifiés	ONI	0.0	0.0	0.0	24.3	1.1	0.3
	Fragments crustacés	FCr	0.0	0.0	0.0	1.5	0.1	0.0
APPENDICULAIRES		App	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0
VERTEBRES	Œufs de poissons	Opo	12.5	0.6	0.1	0.0	0.0	0.0
	Larves de poissons	LPo	0.0	0.0	0.0	2.4	0.1	0.0

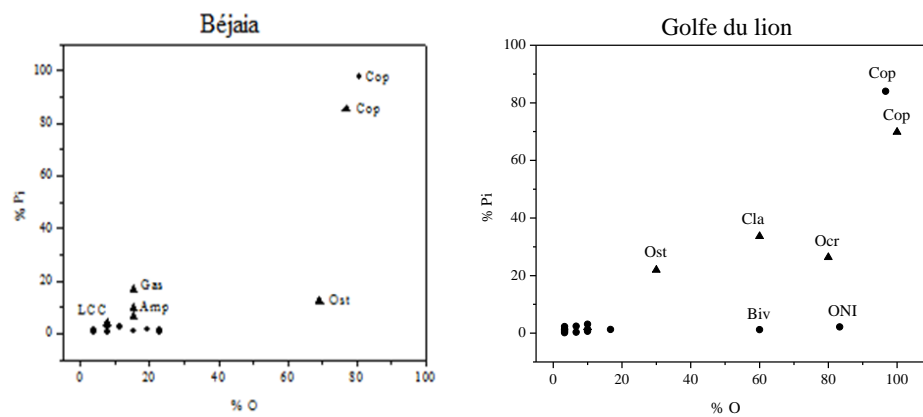


Les anchois ont une adaptation anatomique moins efficace pour filtrer l'alimentation que la sardine (Costalago & Palomera, 2014). Ces différents éléments pourraient expliquer le meilleur succès de l'alimentation de la sardine tel qu'il ressort de l'examen des estomacs.

Dans cette étude, l'heure de prélèvement n'est pas prise en compte et donc le biais possible associé à ce paramètre. Les informations sur la variation circadienne et l'intensité de l'alimentation de l'anchois et de la sardine sont rares et contradictoires. Andreu (1969) suggère que les sardines se nourrissent pendant la journée, mais Gómez-Larrañeta (1960) affirme que l'alimentation est continue tout au long de la nuit. Dans les régions d'upwelling, ils ont une alimentation continue (Van der Lingen *et al.*, 2006), mais une étude récente montre qu'ils se nourrissent principalement autour du coucher de soleil (Nikolioudakis *et al.*, 2011). L'anchois se nourrit essentiellement durant la journée surtout le matin (Tudela & Palomera, 1995; 1997) et il ne se nourrit pas durant la nuit (Mikhman & Tomanovich, 1977).

### Stratégie alimentaire

L'interprétation du diagramme d'Amundsen *et al.* (1996) montre la stratégie alimentaire et l'importance des proies pour l'anchois et la sardine (Figure 4). Dans les trois sites Casablanca, Béjaïa et golfe du Lion, les copépodes sont dominants dans l'alimentation de l'anchois et de la sardine. À Casablanca, les larves zoé brachyures (LZB) et les larves cypris cirripède (LCC) sont des proies communes pour les deux espèces, tandis qu'à Béjaïa ce sont les ostracodes. En mer catalane, les copépodes sont dominants dans le régime alimentaire de l'anchois, alors que les euphausiacés sont dominants dans le régime de la sardine; d'autres proies comme les copépodes et les chaetognathes tendent à être communs. En Manche, les chaetognathes et les copépodes sont dominants pour les deux espèces, alors que les œufs des crustacés et les copépodes sont communs pour la sardine. À Nador les copépodes et le phytoplancton sont dominants et dans le golfe de Cadix ces proies sont communes aux deux espèces.



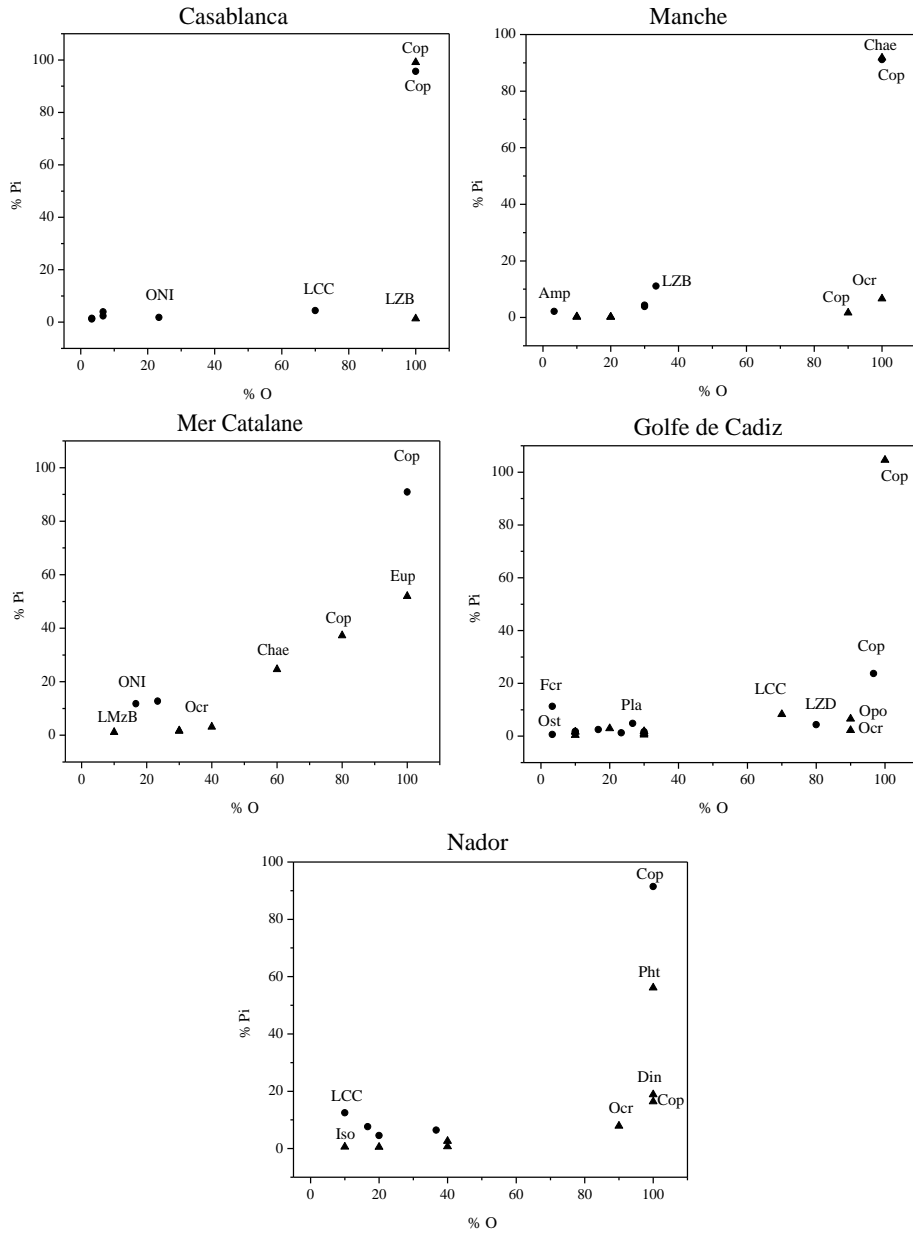


Figure 4. Diagramme de Costello modifié par Amundsen *et al.* (1996) pour les 7 sites. Proies mangés par la sardine (▲) et par l'anchois (●).

Pour résumer, selon les diagrammes d'Amundsen *et al.* (1996) il ressort que sardines et anchois ont une stratégie alimentaire généraliste et une large niche écologique. Sur ces graphiques, la plupart des proies sont situées dans le coin inférieur gauche correspondant à un nombre important de proies rares, tandis que les copépodes sont la proie la plus dominante.

### Indice de chevauchement du régime alimentaire

Peu d'études dans le monde se sont intéressées au recouvrement trophique de l'anchois et de la sardine. En Méditerranée et le long des côtes atlantiques européennes, l'étude du régime alimentaire concerne généralement l'étude de chaque espèce isolément. Pour les deux indices de Schoener et de Morisita-Horn, les résultats montrent à peu près les mêmes valeurs (Tableau 3).

TABLEAU 3

Indice (D) de Schoener et Indice (O) de Morisita-Horn Calculés pour les Sites Étudiés

Index	Man	GdC	Cas	Nad	Béj	Esp	GdL
Schoener index (D)	0.015	<b>0.811</b>	0.343	0.164	<b>0.957</b>	<b>0.716</b>	<b>0.834</b>
Morisita-Horn index (O)	0.016	<b>0.982</b>	0.506	0.246	<b>0.999</b>	<b>0.937</b>	<b>0.980</b>

Dans les sites situés en Manche, à Casablanca et à Nador les valeurs de ces deux indices sont inférieures à 0,6, ce qui montre qu'il n'y a pas de chevauchement du régime alimentaire entre l'anchois et la sardine, et que ces deux espèces se nourrissent de proies différentes. Cette différence du régime alimentaire peut être expliquée par la sélection des grosses proies par l'anchois dans ces zones (Bacha *et al.*, 2010; Karachle & Stergiou, 2013). Tandis que pour les autres sites situés au niveau du golfe de Cadix, en mer catalane, dans le golfe du Lion et à Bejaia, les résultats de ces deux indices sont compris entre 0,6 et 1, ce qui montre qu'il y a un chevauchement important entre le régime alimentaire de l'anchois et de la sardine.

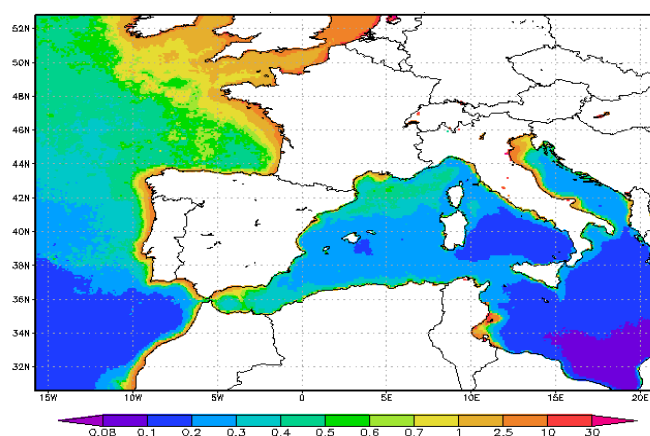


Figure 5. Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a (mg/m3) entre janvier 2007 et janvier 2014 dans la zone d'étude. Source (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giov> an ni/).

La présence ou l'absence de chevauchement du régime alimentaire entre l'anchois et la sardine au niveau d'une même région dépend de la disponibilité des proies et, d'autre part, des différences de morphologie de l'appareil d'alimentation et du comportement alimentaire de chaque espèce. Cette répartition des ressources entre sardines et anchois a été démontrée dans la zone d'étude (Chouvelon *et al.*, 2014) et dans d'autres régions, où les sardines sont plus spécialisées que les anchois pour s'alimenter sur les petites proies zooplanctoniques (*e.g.*, Espinoza, 2008; Van der Lingen *et al.*, 2006). En Méditerranée, où les eaux sont connues pour être oligotrophiques (Siokou-Frangou *et al.*, 2002) et donc peu productives (Figure 5), il y a chevauchement des niches trophiques des 2 espèces du fait de la probable compétition alimentaire entre les 2 espèces. Par contre, nos résultats suggèrent un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces dans les zones de fortes productivités biologiques.

### CONCLUSION

Cette étude a permis d'étudier et de comparer les régimes alimentaires de deux espèces de petits poissons pélagiques, la sardine et l'anchois, dans différentes régions en Méditerranée et en Atlantique. Cette approche du régime alimentaire qui consiste en l'observation directe des contenus stomacaux fournit des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Elliott & Hemingway, 2002; Marshall & Elliott, 1996). Toutefois cette approche présente certaines limites comme les problèmes de régurgitations (qui semblent peu importants dans notre cas notamment pour la sardine qui présentait un coefficient de vacuité nul) mais aussi des problèmes liés à la digestion des proies. En effet, la digestion peut être variable selon la constitution des proies et, par conséquent, entraîner une sous-estimation de la contribution des proies les plus rapidement digérées. D'autres approches se développent comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. Cette méthode reflète les nutriments biologiquement intégrés dans le régime alimentaire sur une longue période de temps, jusqu'à plusieurs mois pour le tissu musculaire. Par cette approche, il a été montré que l'anchois à un  $\delta^{15}\text{N}$  supérieur à celui de la sardine et, par conséquent, se nourrit à un niveau trophique supérieur (Ganias, 2014). Dans le golfe de Gascogne, le régime alimentaire des adultes des anchois et sardines a été comparé à partir de l'analyse des isotopes stables (Chouvelon *et al.*, 2014). Cette étude a montré que l'anchois a une plus grande plasticité trophique en se nourrissant plus au large et sur une plus grande variété de tailles de proies, alors que la sardine semble plus limitée aux zones côtières et aux espèces mésozooplanctoniques de ces eaux pour l'alimentation. Ces résultats et ceux de la présente étude suggèrent un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques.

### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont contribué à l'échantillonnage de poissons et en particulier Y. Verin de l'Ifremer Boulogne (Manche); J. Lloret de l'université de Girona (mer catalane, Espagne); A. Yahyaoui de l'université de Rabat (Casablanca et Nador, Maroc); C. Saraux et A. Jadaud d'Ifremer Sète (golfe du Lion, France). Ce travail a été financé par une bourse doctorale pour S. Jemaa par l'ULCO et le CNRS libanais.

## RÉFÉRENCES

- Alheit, J., Roy, C., Kifani, S. 2009. *Decadal-scale variability in populations*. Chapter 5, in: Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (eds.), *Climate change and small pelagic fish*, Cambridge University Press, pp. 64-87.
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48: 607-614.
- Andreu, B. 1969. Las branquiespinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb.). *Investigación Pesquera de Barcelona*, 33: 425-607.
- Bacha, M., Amara, R. 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85: 257-264.
- Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N.E., Brylinski, J.M., Mahe, K., Amara, R. 2010. Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Be'nisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, 34: 47-57.
- Bacha, M., Amara, R. 2012. Inter-cohort differences in growth, condition and feeding of juvenile anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Gulf of Bejaia (Algerian coast, SW Mediterranean): implications for recruitment success. *Fisheries Research*, 129: 73-81.
- Beauchard, O., Berg, T., Bizsel, K.C. 2014. Ecosystem overview of the European regional seas. <http://www.devotes-project.eu/>.
- Bellido, J.M., Pierce, G.J., Romero, J.L., Millán, M. 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Fisheries Research*, 48: 107-115.
- 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. *Scientia Marina*, 68: 165-178.
- Borme, D., Tirelli, V., Brandt, S., Fonda Umani, S., Arneri, E. 2009. Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 392: 193-209.
- Budnichenko, E.V., Firulina, A.V., Bulgakova, Y.U. 1999. Feeding conditions of Azov anchovy *Engraulis encrasicolus maeoticus* during summer-fall 1995-1996. *Journal of Ichthyology*, 39: 248-255.
- 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). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86: 299-312.
- Champalbert, G. 1996. Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the Western Mediterranean Sea: Relations to hydrology. *Scientia Marina*, 60: 97-113.
- Checkley, D.M., Dickson, A.G., Takahashi, M., Radich, J.A., Eisenkolb, N., Asch, R. 2009. Elevated CO<sub>2</sub> enhances otolith growth in young fish. *Science*, 324(5935): 1683.
- Chouvelon, T., Caurant, F., Cherel, Y., Simon-Bouhet, B., Spitz, J., Bustamante, P. 2014. Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 1073-1087.

- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Arneri, E. 2009. Food-web changes in the Adriatic Sea over the last three decades. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 17-37.
- Costalago, D., Navarro, J., Ivarez-Calleja, I., Palomera, I. 2012. Ontogenetic and seasonal changes in the feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species. *Marine Ecology Progress Series*, 460: 169-181.
- Costalago, D., Palomera, I. 2014. Feeding of European pilchard (*Sardina pilchardus*) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults. *Scientia Marina*, 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. *Journal of Sea Research*, 89: 64-72.
- 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 Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57: 603-618.
- Dulčić, J. 1997. Growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), larvae in the Northern Adriatic Sea. *Fisheries Research*, 31: 189-195.
- Elliott, M., Hemingway, K. 2002. *Fishes in estuaries*. Blackwell Science, London.
- Espinoza, M. 2008. Stomach content analyses of the threadfin anglerfish *Lophiodes spilurus* (Lophiiformes: Lophiidae) associated with deepwater shrimp fisheries from the central Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56: 1959-1970.
- Ganias, K. 2014. *Biology and ecology of sardines and anchovies*. CRC Press.
- Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P.B., Cunha, M.E., Châcharo, M.A., van der Lingen, C.D. 2008. Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Marine Ecology Progress Series*, 354: 245-256.
- Gómez-Larrañeta, M. 1960. Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. *FAO Fish Biol. Synop.*, 137-173.
- Hecq, J.H. 1976. Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-mer : l'holoplancton. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 9-10: 443-457.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, 100: 419-423.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Karachle, P.K., Stergiou, K.I. 2013. Feeding and ecomorphology of three clupeoids in the N. Aegean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 15: 9-26.
- Larink, O., Westheide, W. 2011. *Coastal plankton photo guide for European seas*. 2nd edition, in: Pfeil, V.D.F. (e
1996. The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. *Publicaciones Especiales. Instituto Espanol de Oceanografía*, 2: 231-242.
- Mikhman, A.S., Tomanovich, L.V. 1977. The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. *Journal of Ichthyology*, 17: 240-244.
- 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 Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 67: 897-908.
- Munuera Fernandez, I., Gonzalez-Quiros, R. 2006. Analysis of feeding of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. *Scientia Marina*, 70S1: 131-139.

- Nikolioudakis, N., Palomera, I., Machias, A., Somarakis, S. 2011. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 437: 215-228.
- Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P., Somarakis, S. 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an 'end-to-end' field study. *Marine Ecology Progress Series*, 453: 173-188.
- Nikolioudakis, N., Isari, S., Somarakis, S. 2014. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Marine Ecology Progress Series*, 500: 215-U246.
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B. 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Progress in Oceanography*, 74: 377-396.
- Pauly, D., Froese, R. 2012. Comments on FAO's state of fisheries and aquaculture, or 'SOFIA 2010'. *Marine Policy*, 36: 746-752.
- Plounevez, S., Champalbert, G. 1999. Feeding Behaviour and Trophic Environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49: 177-191.
- Plounevez, S., Champalbert, G. 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta*, 23: 175-192.
- Raab, K., Nagelkerke, L.A.J., Boerée, C., Rijnsdorp, A.D., Temming, A., Dickey-Collas, M. 2011. Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. *Journal of Sea Research*, 65: 131-140.
- Rose, M. 1933. Les copépodes pélagiques. *Faune de France*, 26, Lechevalier, pp. 374.
- Schaber, M., Petereit, C., Paulsen, M. 2010. Diet composition and feeding of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Kiel Bight, western Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 76: 1856-1862.
- Siokou-Frangou, I., Bianchi, M., Christaki, U., Christou, E.D., Giannakourou, A., Gotsis, O., Ignatiades, L., Pagou, K., Pitta, P., Psarra, S., Souvermezoglou, E., Van Wambeke, F., Zervakis, V. 2002. Carbon flow in the planktonic food web along a gradient of oligotrophy in the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *Journal of Marine Systems*, 33-34: 335-353.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A. 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences*, 7: 1543-1586.
- Stergiou, K.I., Christou, E.D., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Souvermezoglou, C. 1997. The Hellenic Seas: physics, chemistry, biology and fisheries. *Oceanography and Marine Biology*, 35: 415-538.
- Trégouboff, G., Rose, M. 1957. *Manuel de planctologie méditerranéenne*. Paris, CNRS.
- Tsikliras, A.C., Koutrakis, E.T., Stergiou, K.I. 2005. Age and growth of round sardinella (*Sardinella aurita*) in the northeastern Mediterranean. *Scientia Marina*, 69: 231-240.
- Tudela, S., Palomera, I. 1995. Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwest Mediterranean Sea during the spawning period. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 55-61.
- Tudela, S., Palomera, I. 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 160: 121-134.
- 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? *African Journal of Marine Science*, 28: 465–477.
- Van der Lingen, C.D., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L.A., Espinoza, L., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H., Temming, A. 2009. Trophic dynamics. *In*: Checkley, D., Roy, C., Alheit, J., Oozeki, Y. (eds.), *climate change and small pelagic fish*, Cambridge University Press.
- Varela, M., Larrañaga, A., Costas, E., Rodríguez, B. 1988. Contenido estomacal de la sardina (*Sardina pilchardus* Walbaum) durante la campaña Saracus 871 en la plataformas Cantábrica y de Galicia en febrero de 1987. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 5: 17-28.