

# ÉTUDE DU REGIME ALIMENTAIRE DE L'ANCHOIS EUROPEEN (*ENGRAULIS ENCRASICOLUS*) EN ATLANTIQUE NORD-EST ET EN MEDITERRANEE

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

<sup>1</sup>C.N.R.S., centre national des sciences marines, B.P. 534 Batroun, Liban

<sup>2</sup>Laboratoire d'océanologie et de géosciences, UMR 8187 CNRS, Université du Littoral Côte d'Opale, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France  
sharif.jemaa@cnrs.edu.lb

(Received 25 September 2014 - Accepted 11 April 2016)

## RÉSUMÉ

**Jemaa Sharif, Perrine Cuvilliers, Mahmoud Bacha, Gaby Khalaf et Rachid Amara. Étude du régime alimentaire de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) en Atlantique nord-est et en Méditerranée. 2016. Lebanese Science Journal, 17(1): 75-90.**

*Cette étude représente la variation du régime alimentaire de l'anchois européen *Engraulis encrasicolus* entre les régions productives et les régions oligotrophes. Le régime alimentaire de l'anchois, a été étudié au niveau de 13 sites répartis le long de son aire de distribution. Quel que soit le site, le régime alimentaire est basé essentiellement sur les copépodes qui représentent entre 33 et 98% comme fréquences numériques des proies identifiées et qui se retrouvent dans plus de 80% des estomacs analysés. Les espèces de copépodes dominantes et le type de proies secondaires tels que les ostracodes, gastéropodes, œufs, diffèrent selon les sites. Des analyses multivariées (AFC, CAH, nMDS) permettent de distinguer trois groupes de sites: groupe 1 Nord-Ouest de la Méditerranée, Nador, Atlantique, Manche/mer du Nord, groupe 2 bassin Algéro-provinciale (Ghazaouet, Bénisaf et Béjaia) et, groupe 3 Méditerranée orientale (Liban et Turquie). Les différences entre les groupes sont basées sur la présence de groupes zooplanctoniques spécifiques comme les larves cypris cirripèdes dans le premier groupe, les bivalves et les amphipodes dans le groupe 2 et les ostracodes, mysidacés-euphausiacés dans le groupe 3. Ces groupements reflètent les dissimilarités de productivité biologique et hydrographiques qui existent entre les régions. L'examen des contenus stomacaux met en exergue la présence non négligeable de plastiques (13-16% des contenus à certains sites) dont la grande majorité est constituée de fils de pêche.*

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

### ABSTRACT

**Jemaa Sharif, Perrine Cuvilliers, Mahmoud Bacha, Gaby Khalaf et Rachid Amara. A study on the diet variation of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Atlantic and Mediterranean water. 2016. Lebanese Science Journal, 17(1): 75-90.**

*This study evaluated diet variation of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in productive and oligotrophic areas. The diet of the European anchovy was studied at 13 different sites along its geographic distribution range. In all sites, the diet was mainly based on copepods that represented 33 to 98% of the prey identified and were found in over 80% of the stomachs analyzed. The dominant copepod species and the various secondary preys such as ostracods, gastropods, and eggs varied among locations. Multivariate analyses (AFC, CAH, nMDS) distinguished three groups according to sites: group 1 in the Northwestern Mediterranean, Atlantic, Channel/North Sea; group 2 in the Algero-Provençal Basin (Ghazaouet, Bénisaf and Bejaia); and group 3 in the Eastern Mediterranean (Lebanon and Turkey). The differences among groups were based on the presence of specific prey types, such as zooplankton, cyprid larvae, barnacles in the first group, bivalves and amphipods in the second group, and ostracods, mysids, and euphausiids in the third group. These groupings reflected the dissimilarities of hydrographic characteristics and biological productivity between regions. Examination of the stomach contents highlights the significant presence of plastic (13-16% of the content in some sites), where the vast majority came from fishing gear filaments.*

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

### INTRODUCTION

La compréhension du régime alimentaire est à la base de nombreuses études écologiques en milieu marin, et il est essentiel à l'élaboration de modèles de réseaux trophiques (Costalagoetal, 2014). L'étude de l'alimentation d'une espèce peut permettre d'expliquer les variations de croissance, certains aspects de la reproduction, les migrations et le comportement de recherche et de prise de nourriture (Rosecchi & Nouaze, 1987). L'analyse du régime alimentaire des populations naturelles se fait le plus souvent de façon indirecte, par l'examen du contenu de l'estomac ou du tube digestif tout entier (Hyslop, 1980).

L'anchois européen *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus 1758), également appelé anchois commun, est un petit poisson pélagique grégaire présent de la côte jusqu'à 150 m de fond. Cette espèce est distribuée dans tout l'Atlantique Est, depuis l'Afrique du Sud jusqu'aux mers du Nord et Baltique. Elle est également répandue dans tout le bassin méditerranéen y compris la mer Noire et la mer d'Azov. L'anchois est d'une grande importance économique et écologique. C'est la plus importante ressource de poissons pélagiques en Méditerranée (Checkley, 2009). Sa forte biomasse aux niveaux intermédiaires de la chaîne trophique lui confère un rôle écologique important comme lien entre la production planctonique et le niveau trophique des piscivores (Bakun, 2006; Palomera *et al.*, 2007).

L'anchois est essentiellement zooplanctonophage. Il s'alimente d'organismes planctoniques essentiellement des copépodes et en moindre importance des amphipodes, décapodes, euphausiacés, mysidacés, mollusques et parfois des larves de poissons (Tudela & Palomera, 1997; Plounevez & Champalbert, 1999; 2000). Ainsi une alimentation sporadique de phytoplancton est signalée respectivement en mer Noire et dans la mer d'Azov (Mikhman

& Tomanovich, 1977; Bulgakova, 1993). L'anchois présente deux comportements alimentaires: il peut se nourrir par filtration en absorbant la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement pendant la journée ou par prédation lorsqu'il repère visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Plounevez & Champalbert, 2000; Palomera *et al.*, 2007). Cela fait de lui une espèce opportuniste 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 (Van der Ligen *et al.*, 2009).

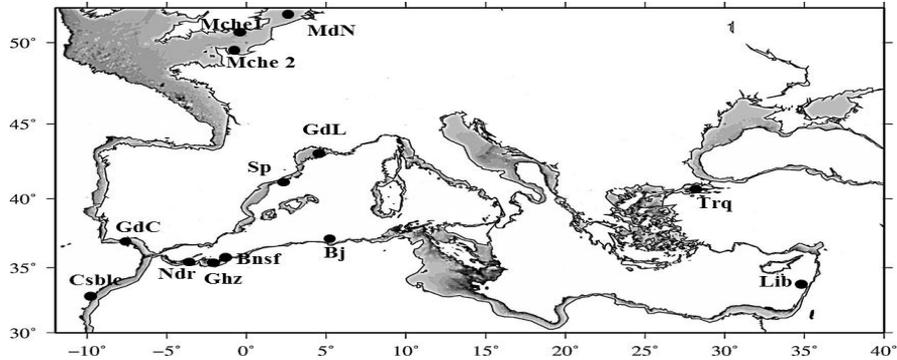
De nombreuses études se sont penchées sur le régime alimentaire des anchois dans différentes zones: en Méditerranée: au niveau du golfe du Lion (Palomera *et al.*, 2007; Plounevez & Champalbert, 2000), de la mer Catalane (Palomera *et al.*, 2007), de la côte algérienne (Bacha *et al.*, 2010; Bacha & Amara, 2009; 2012), et de la mer Egée (Catalán *et al.*, 2009) mais aussi plus récemment au niveau de la mer du Nord ou encore de la mer Baltique (Raab *et al.*, 2011). Toutefois, peu d'études ont analysé l'écologie alimentaire de l'anchois en relation avec les conditions environnementales (*e.g.* Bacha & Amara, 2009) et aucune étude n'a tenté de comparer le régime alimentaire à grande échelle. Pourtant, comme beaucoup de petits pélagiques, la dynamique des populations de l'anchois est tributaire des conditions environnementales (Checkley *et al.*, 2009). Sur son aire de répartition, l'anchois peut vivre dans des conditions environnementales variées.

L'objectif de ce travail est d'étudier et de comparer le régime alimentaire de l'anchois au niveau de treize sites couvrant différentes zones de son aire de répartition. Ces sites représentent des régions productives (côtes atlantiques et zones d'upwelling) et des régions oligotrophes comme la Méditerranée (et plus particulièrement sa partie orientale).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Échantillonnage

13 sites couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce (Figure 1) ont été échantillonnés entre 2007 et 2014 : 3 sites en Manche-mer du Nord, 2 sites en Atlantique et 8 sites en Méditerranée. Les individus récoltés proviennent soit de pêcheries commerciales locales, soit de captures réalisées dans le cadre de campagnes scientifiques comme pour les sites de la Manche et de la mer du Nord (campagnes Ifremer du programme IBTS (International Bottom Trawl Survey), ou du golfe du Lion (campagne Ifremer du programme PELMED (PELAGiques MEDiterranée)). Les poissons récoltés ont été rapidement congelés puis les estomacs prélevés ont été conservés dans de l'éthanol à 95°. L'étude du régime alimentaire porte uniquement sur les adultes dont la taille est supérieure à 9 cm (Jemaa *et al.*, 2015). Le nombre d'estomacs traités et la longueur des poissons sont présentés dans le Tableau 1.



**Figure 1. Localisation des sites d'échantillonnages. Les codes sont présentés dans le Tableau 1. La couleur grise représente la limite de la bathymétrie 500m.**  
**Étude des contenus stomacaux**

Pour chaque estomac un indice de remplissage est attribué selon la résistance de la paroi à la pression de la pince. Il y a plusieurs degrés de remplissage; 0 (vide), 1/4, 2/4, 3/4, 4/4 (plein). 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 à la classe, sous-classe ou à l'ordre en utilisant les clés de détermination (Rose, 1933; Trégouboff & Rose, 1957; Larink & Westheide, 2011). Pour les copépodes, seule l'espèce majoritaire dans chaque contenu stomacal est déterminée, si l'état de dégradation le permet. Concernant les mysidacés et les euphausiacés, on avait considéré ces deux groupes zoologiques comme un seul pour ne pas tomber dans les erreurs d'identification. Cet examen est réalisé à la loupe binoculaire et/ou au microscope pour la détermination de l'espèce. Les débris retrouvés dans l'estomac (matières plastiques, verre, etc...) sont également dénombrés, et les résidus de fils de pêche sont classés par couleur (Boerger *et al.*, 2010).

**TABLEAU 1**

**Récapitulatif des Sites et des Échantillons Analysés: A-H; Automne-Hiver. P-E: Printemps-Été. LT: Moyenne de la Longueur Totale**

Région	Code	saison	Zone	Date	nb d'Estomac	LT cm ± SD
<b>Mer du Nord</b>	MDN	A-H	Mer du Nord	janv-14	30	10.96 ± 0.54
<b>Manche 1</b>	Mch1	A-H	Manche	nove-13	30	9.79 ± 0.71
<b>Manche 2</b>	Mch2	A-H	Manche	janv-14	19	11.48 ± 2.45
<b>Portugal</b>	GdC	P-E	Atlantique	mai-13	30	12.06 ± 0.54
<b>Casablanca</b>	Csbl	A-H	Atlantique	fév-13	30	12.67 ± 0.98
<b>Nador</b>	Ndr	A-H	Mer d'Alboran	fév-14	30	13.55 ± 0.76
<b>Ghazaouet</b>	Ghz	A-H	Bassin Algero-Provençal	déc-07	74	13.58 ± 1.41
<b>Bénisaf</b>	Bnsf	A-H	Bassin Algero-Provençal	déc-07	92	12.35 ± 2.20
<b>Béjaia</b>	Bj	P-E	Bassin Algero-Provençal	janv et mai-07	84	12.96 ± 1.68
<b>Liban</b>	Lib	P-E	Bassin Levantin	juin-12	10	8.38 ± 0.83
<b>Turquie</b>	Trq	P-E	Mer de Marmara	avr-13	8	11.71 ± 1.41
<b>Golfe de Lion</b>	GdL	P-E	Nord-Ouest Méditerranée	juil-13	30	9.96 ± 0.28
<b>Espagne</b>	Sp	A-H	Mer Catalane	oct-13	30	12.96 ± 0.58

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

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

Pour chaque catégorie de proies, des indices alimentaires sont calculés selon Hyslop (1980) et décrits ci-dessous:

La fréquence d'occurrence, 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 pleins examinés (N), exprimé en pourcentage :

$$O\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Sorbe (1972) classe les groupes de proies en trois catégories:

-O% supérieur ou égal à 50% : proies préférentielles ; elles définissent globalement le type de régime alimentaire, et peuvent satisfaire en totalité les besoins énergétiques de l'espèce étudiée.

-O% compris entre 10 et 50% : les proies sont secondaires et représentent un substitut alimentaire, lorsque la proie principale fait défaut.

-O% inférieur ou égal à 10% : les proies sont accidentelles et n'ont pas de signification précise dans le régime alimentaire.

La fréquence numérique 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 (Ni), exprimé en pourcentage.

$$N\% = \frac{ni}{Ni} \times 100$$

Comme estimation de la productivité biologique planctonique sur l'aire de répartition de l'anchois, nous avons utilisé 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.

### Analyses statistiques

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée pour visualiser les variations du régime alimentaire des anchois échantillonnés aux différents sites. L'AFC est représentée graphiquement à partir des données de fréquence d'occurrence, afin de déterminer le plan de distribution des proies et des stations. Les proies avec une fréquence d'occurrence inférieure à 10 (O% <10) ont été exclues de ces analyses (Sinclair & Zeppelin, 2002; Bacha & Amara, 2009). Une classification hiérarchique ascendante (CAH) basée sur l'analyse de Bray-Curtis est utilisée pour regrouper les sites à base de similarité du régime alimentaire. Une Non-metric Multi Dimensional Scaling (nMDS) a été réalisée pour confirmer les résultats du CAH (Faye *et al.*, 2011). Deux tests ont été réalisés, l'ANOSIM et le SIMPER respectivement pour tester la similarité des proies entre les sites et pour trouver les proies caractéristiques et discriminantes pour chaque groupe de sites. Les logiciels utilisés pour les analyses statistiques sont XLSTAT et PRIMER6.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Remplissage des estomacs

497 estomacs d'anchois ont été analysés. Pour tous les sites étudiés, le coefficient de vacuité est faible. Sa valeur varie entre zéro où tous les estomacs sont pleins (mer du Nord, Casablanca et Ghazaouet) et un max de 56.57% en Espagne (Figure 2). Les faibles valeurs de l'indice de vacuité peuvent être un indice de la disponibilité de la nourriture et/ou de la fréquence de l'activité trophique de l'anchois. La productivité biologique est variable selon les sites étudiés. La Méditerranée est une mer chaude et oligotrophe, présentant un gradient d'appauvrissement d'Ouest en Est et du Nord au Sud. On constate des pics de productivité au niveau de certaines côtes: Tunisie, Est de l'Italie, Golfe du Lion et Sud de l'Espagne. L'Atlantique, la Manche et la mer du Nord sont des zones beaucoup plus riches (Figure 3).

Toutefois, il n'existe pas de corrélation entre le coefficient de vacuité des estomacs et la concentration moyenne en chlorophylle *a* des différents sites étudiés ( $R^2 = 0.008$ ;  $p = 0.751$ ). Le long des côtes Algériennes, Bacha et Amara (2012) n'ont pas trouvé de corrélation entre la concentration en chlorophylle *a* et la croissance et l'indice de vacuité des juvéniles d'anchois. Dans d'autres études, la concentration en chlorophylle *a* semble être un bon indicateur de la disponibilité de la nourriture pour l'anchois (Basilone *et al.*, 2004; Bacha & Amara, 2009). Il est à noter que le coefficient de vacuité est à traiter avec prudence, car il repose sur l'estimation du remplissage des estomacs. Il peut varier selon le stade de digestion au moment de l'analyse (Plouvenez & Champalbert, 2000), l'augmentation du volume des gonades en période d'activité sexuelle peut comprimer le tube digestif et réduire l'alimentation, la disponibilité des proies accessibles du milieu, le type de nourriture (les proies molles sont rapidement digérées) ou le moment de capture du poisson dans la journée (Morote *et al.*, 2010). L'indice de vacuité ne reflète donc pas forcément l'intensité alimentaire du poisson.

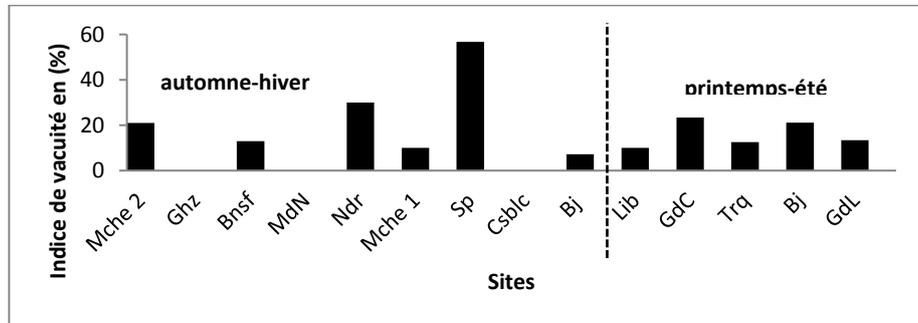


Figure 2. Indice de vacuité (exprimé en pourcentage) aux différents sites étudiés. La ligne hachurée sépare les saisons.

### Composition du régime alimentaire de l'anchois

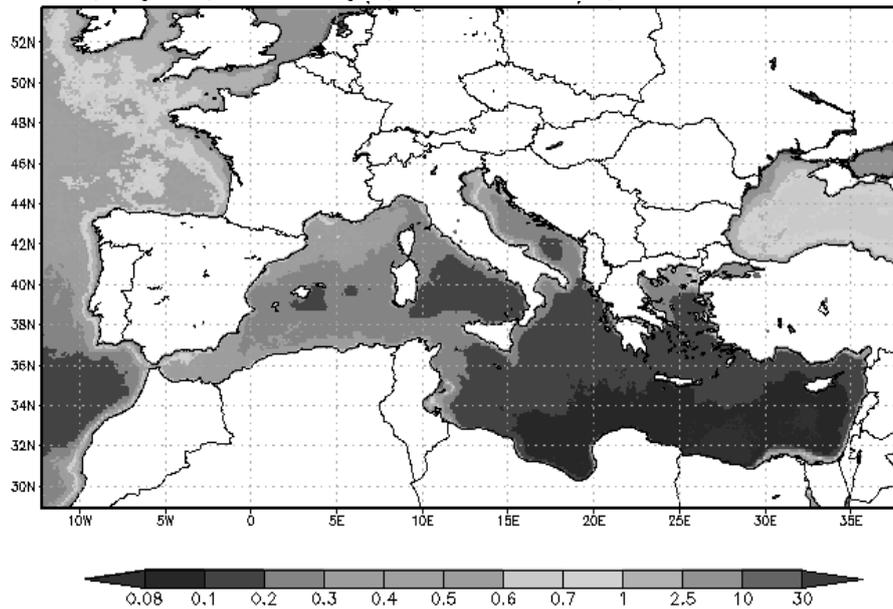
Pour chaque groupe de proies et pour chaque station, les indices alimentaires O% et N% ont été calculés. Le Tableau 2 représente la contribution de chaque catégorie de proies au régime alimentaire de l'anchois. 17 types de proies ont été répertoriés. Les copépodes dominent les contenus de tous les sites analysés ( $75 < O\% < 100$ ;  $78.51 < N\% < 97.81$ ), excepté pour un site en Manche et au Liban où les mysidacés-euphausiacés les devancent avec des valeurs respectives ( $O\% = 78.95$ ;  $N\% = 43.24$ ) et ( $O\% = 80$ ;  $N\% = 32.79$ ). Les proies secondaires sont les mollusques, cladocères ou encore larves de crustacés selon les périodes de l'année et les sites. Aussi, au niveau du golfe de Cadix et du golfe du Lion, on retrouve dans les estomacs des plathelminthes, qui ne font pas partie de l'alimentation des anchois mais qui sont des parasites des poissons que l'on retrouve assez fréquemment à l'intérieur des contenus stomacaux (Larink & Westheide, 2011). Nous avons pu constater que les anchois consommaient également une petite proportion du phytoplancton en hiver à Casablanca, sans doute quand les ressources sont moins importantes. L'alimentation du phytoplancton par les anchois est observée dans les zones d'upwelling (Van der Lingen *et al.*, 2009) et en mer Noire où elle est attribuée à l'eutrophisation et l'abondance du phytoplancton (Yunev *et al.*, 2005). Il est nécessaire de mentionner qu'avec un nombre limité des individus échantillonnés, il faut prendre les résultats de la mer Noire avec beaucoup de précaution.

**TABLEAU 2**

**Récapitulatif des Fréquences d'Occurrence (%O) et des Fréquences Numériques (%N) pour les Proies Observées dans les Estomacs d'Anchois Analysés aux Différents Sites**

GROUPES DE PROIES	Lib	Trq		GdL		GdC		Bj été		MdN		Mche 2		Ndr		Csbk		Esp		Mche 1		Bj hïer		Bmf		Ghz					
		%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N		
PHYTOPLANCTON																															
DIATOMÉES	DIA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
FORAMINIFÈRES	FOR	-	-	-	-	6.67	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
CNIDAIRES																															
Polypes cnidaires	CNI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.26	0.90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
PLATHÉLMINTES	FLA	-	-	-	-	10	0.13	26.67	3.60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
ANNÉLIDES																															
Polychètes indéterminés	ANN	20	2.92	37.5	0.52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
MOLLUSQUES																															
Gastéropodes	GAS	10	2.27	12.5	0.85	16.67	0.38	-	-	23.08	8.31	33.33	2.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30.95	0.60	40.22	3.59	44.59	0.73	
Bivalves	BIV	-	-	-	-	60	1.13	-	-	13.46	0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16.67	0.22	3.26	0.06	17.57	0.11	
Larves de céphalopodes	LCE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.08	0.03	-	-	
CRUSTACÉS																															
Larves nauplius crustacés	LNC	10	0.97	-	-	3.33	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ostracodes	OST	60	6.17	62.5	4.74	10	0.13	3.33	0.12	26.92	5.49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.9	0.21	15.22	0.32	25.68	0.83	
Copépodes	CCP	80	32.79	87.5	83.24	96.67	96.26	96.67	78.51	75	85.69	100	89.72	78.95	43.24	100	91.43	100	95.65	100	90.94	100	91.11	94.05	97.81	82.61	83.81	100	81.31		
Copépodes parasites	CPA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.26	0.90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.09	0.38	1.35	0.01	
Cirripés																															
Larves cypis cirripés	LCC	-	-	-	-	3.33	0.02	30	1.61	-	-	-	-	-	10	1.05	70	3.32	-	-	-	-	-	-	1.19	0.01	-	-	1.35	0.01	
Cladocères	CLA	-	-	25	2.92	3.33	0.02	10	0.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Mysidacés/Euphausiacés	M+E	90	24.68	37.5	0.52	6.67	0.13	23.33	0.99	-	-	3.33	0.09	78.95	33.15	36.67	3.85	6.67	0.29	23.33	7.81	30	1.32	19.05	0.33	14.13	1.14	29.73	8.81		
DÉCAPODES																															
Larves mégalope crustacés	LMC	-	-	-	-	3.33	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Larves de décapodes	LDE	40	2.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.04	0.75	20.27	0.44	
Larves non décapodes	ZDE	-	-	12.50	0.07	3.33	0.02	80	11.68	-	-	-	5.26	0.90	20	1.40	3.33	0.06	-	-	-	33.33	5.22	-	-	3.26	0.08	1.35	0.01		
Larves non brachyours	ZBR	-	-	-	-	-	-	-	9.62	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.1	0.28	47.82	2.26	48.65	3.14	
Larves proto-mé brachyours	PBR	10.00	0.65	25.00	0.59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.17	0.06	1.35	0.01	
Larves mégalope brachyours	MBR	-	-	-	-	-	-	-	1.92	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.38	0.11	39.13	2.64	27.05	0.52	
Amphipodes	AMP	20	0.97	25	0.22	-	-	-	9.62	0.11	23.33	1.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.12	10.71	0.31	53.26	4.84	48.65	4.07		
Œufs non identifiés	CNI	50	25.97	50	6.33	83.33	1.72	16.67	1.86	-	-	70	6.06	5.26	0.90	16.67	2.27	23.33	0.46	16.67	1.25	30	1.92	-	-	-	-	-	-	-	
Fragments crustacés	FRA	-	-	-	-	-	-	3.33	0.75	-	-	-	-	-	-	-	6.67	0.17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
APPENDICULAIRES	APP	-	-	-	-	-	-	10	0.37	-	-	10	0.46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VERTEBRÉS																															
Œufs de poissons	ŒFP	-	-	-	-	-	-	-	-	6.67	0.46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Larves de poissons	LAP	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.95	0.13	2.17	0.03	1.35	0.01

L'analyse des contenus stomacaux montre clairement que les anchois sont essentiellement zooplanctonophages. Ils consomment en grande partie des copépodes, espèce dominante dans les estomacs comme cela a déjà été démontré en mer du Nord et mer Baltique (Raab *et al.*, 2011), en mer Catalane (Palomera *et al.*, 2007), dans le golfe du Lion (Plouvenez & Champalbert, 2000; Morote *et al.*, 2010), en mer Egée (Catalán *et al.*, 2010) et dans la partie sud de la Méditerranée (Bacha & Amara, 2009; 2010). Ceci n'est pas étonnant puisque les copépodes représentent le groupe zooplanctonique majeur en terme de biomasse et d'abondance en Méditerranée (Frangoulis *et al.*, 2010; Champalbert, 1996), en Manche-mer du Nord (Hecq, 1976) et en Atlantique (Beauchard *et al.*, 2014).



**Figure 3. Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) entre janvier 2010 et janvier 2014 dans la zone d'étude.**

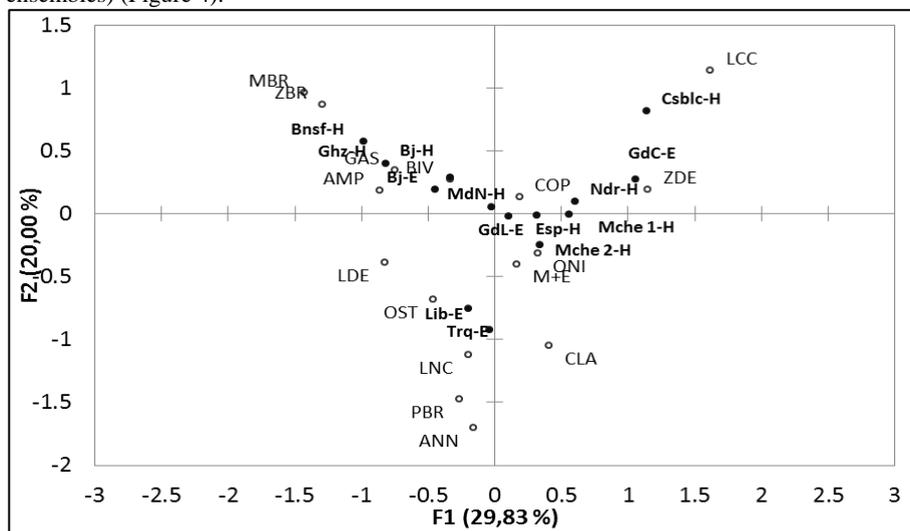
Source: (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>).

Les espèces de copépodes dominantes à l'intérieur des contenus stomacaux varient selon les zones d'échantillonnage: en Manche-mer du Nord, l'espèce *Temora longicornis* est abondante, en Méditerranée, on retrouve plutôt *Temora stylifera*, *Oncaea mediteranea* et *Microsetella rosea*. Les stations plutôt atlantiques se caractérisent par l'espèce *Euterpina acutifrons*. En terme d'espèces de copépodes majoritaires, nous trouvons la même dominance que les auteurs ayant étudié les contenus stomacaux des anchois en mer du Nord (Raab *et al.*, 2011) et au N.O. de la Méditerranée (Plouvenez & Champalbert, 2000). Pour les autres sites, les dissemblances avec ce qui a été trouvé par les différents auteurs peuvent être attribuées à des périodes d'échantillonnage décalées dans le temps, puisque les successions d'espèces sont très variables au cours de l'année (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Les anchois se nourrissent non seulement de petites proies telles que les copépodes *Microsetella rosea* et *Oncaea mediteranea* (taille inférieure à 2 mm), mais aussi de proies de taille plus importantes comme les mysidacés, euphausiacés et amphipodes.

Cela résulte de leur alimentation mixte : ils s'alimentent de petites proies lorsqu'ils filtrent l'eau et de proies plus conséquentes lorsqu'ils exercent la prédation (Plouvenez & Champalbert, 2000; Palomera *et al.*, 2007). Dans nos échantillons, on peut noter l'absence de cannibalisme. Nous n'avons pas retrouvé d'œufs d'anchois dans les contenus stomacaux examinés. Pourtant, cela a déjà été relaté, pour deux autres espèces d'anchois: *Engraulis capensis* et *Engraulis anchoita* notamment (Valdés *et al.*, 1987).

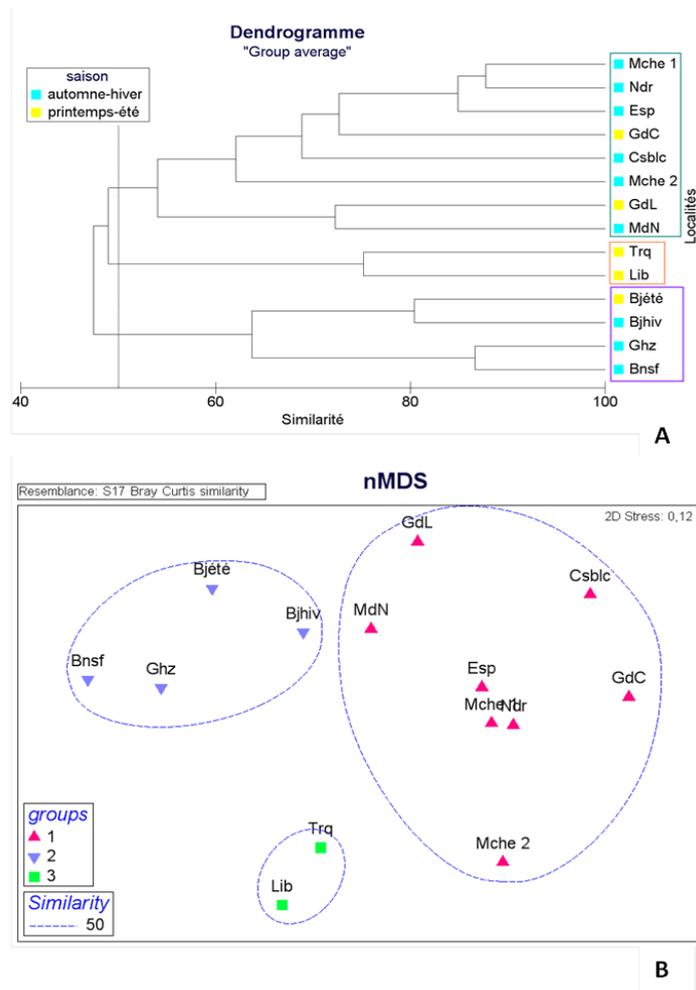
**Variation du régime alimentaire**

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour les proies et les stations basées sur la fréquence d'occurrence (O%) montre des groupements selon un gradient géographique et non pas saisonnier (les deux saisons hiver et été de Bejaia sont groupées ensemble) (Figure 4).



**Figure 4. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour les proies et les stations (en gras) basée sur la fréquence d'occurrence (%O), (voir Tableau 1 pour l'explication des codes des stations échantillonnées et Tableau 2 pour les codes des proies).**

Une autre AFC (non présentée) faite séparément pour automne-hiver et printemps-été montre les mêmes regroupements que la précédente. Les résultats du cluster mettent en évidence 3 groupes géographiquement distincts (Figure 5A): i) groupe des sites du nord-est de l'Atlantique, Nador et N.O. de la Méditerranée, ii) groupe de la côte algérienne (Bnsf, Ghz et Bj), iii) groupe de la Méditerranée orientale (Lib et Trq). Ces résultats sont confirmés par l'analyse multidimensionnel nMDS (Figure 5B). Le stress de Kruskal est estimé à 0.12, ce qui indique une représentation satisfaisante des groupes. L'ANOSIM met en évidence une bonne répartition des sites à l'intérieur des groupements ( $R_{global} = 0.768$ ,  $p=0.001$ ). Le test de comparaison des groupes (pair-Wise test) montre une différence significative entre les groupes 1-2 et 1-3 ( $R_{1-2}=0.756$ ,  $R_{1-3}=0.694$ ,  $p_{1-2}=0.002$ ,  $p_{1-3}=0.022$ ), mais une différence non significative entre les groupes 2-3 ( $R_{2-3}=1$ ,  $p_{2-3}=0.067$ ) (Tableau 3).



**Figure 5. A: Dendrogramme des assemblages des sites selon le régime alimentaire basé sur l'indice de Bray-Curtis et la méthode des groupements moyens. B: Graphique d'ordination en 2D (nMDS) des sites et regroupements selon la similarité du régime alimentaire des anchois.**

Dans le premier groupe, constitué du N.O. de la Méditerranée, de l'Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord, le régime alimentaire des anchois est sensiblement le même. Cette similarité du régime alimentaire peut être due aux caractéristiques hydrologiques et au flux de l'eau entre l'Atlantique et la Méditerranée. Les contenus stomacaux sont peu diversifiés en termes de proies et sont composés majoritairement de copépodes (79 à 100 %)

et de quelques proies peu représentées comme les diatomées, les cnidaires et les foraminifères. A l'intérieur de ce groupe, on trouve la Méditerranée, globalement chaude et oligotrophe, mais dont certaines zones sont riches en raison des caractéristiques hydrologiques particulières. C'est le cas du golfe du Lion et de la mer Catalane, où la présence d'un front (qui la sépare du bassin algéro-provinçal) et les apports fluviaux peuvent contribuer à l'enrichissement des communautés et augmenter considérablement les biomasses zooplanctoniques dans cette région (Champalbert, 1996; Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Ces zones présentent de fortes biomasses de copépodes, ce qui tend à rapprocher le régime alimentaire des anchois issus de l'ouest de la Méditerranée à ceux de Manche et de mer du Nord.

TABLEAU 3

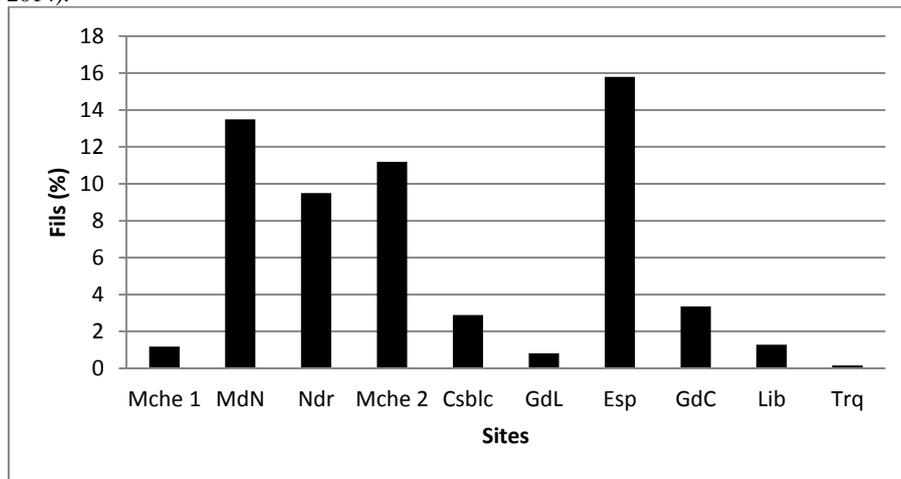
**Comparaison du régime alimentaire des 3 groupes obtenus par l'ANOSIM et le SIMPER (Amoy 1et Amoy 2: abondance moyenne dans le premier groupe et le second groupe).**

Groupes	ANOSIM			esp.	SIMPER			
	R	P	Dissimilarité moyenne (%)		A moy 1	A moy 2	contrib (%)	cumulée
1 et 2	0.756	0.002	52.33	ONI	32.74	0	13.17	13.17
				GAS	6.25	34.71	12.1	25.27
				ZBR	0	29.8	11.29	36.56
1 et 3	0.694	0.022	51.04	OST	1.67	61.25	19.93	19.93
				M+E	26.12	63.75	14.01	33.94
				ONI	32.74	50	10.25	44.19
2 et 3	1	0.067	53.47	ONI	0	50	14.81	14.81
				M+E	15.73	63.75	14.45	29.26
				OST	19.93	61.25	12.24	41.5

Le reste des sites de la Méditerranée sont caractérisés par une plus grande diversité de proies et une moindre importance des copépodes dans le régime alimentaire. Deux groupes ont été identifiés ; le bassin Algéro-provinciale et Méditerranée orientale. Ces groupements reflètent les dissimilarités hydrographiques qui existent entre les 2 bassins (Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Bacha *et al.*, 2010). Le bassin Algéro-provinciale est une zone sous influence des eaux atlantiques. L'afflux d'eau océanique depuis le détroit de Gibraltar favorise un système de haute énergie, avec de nombreuses structures anticycloniques qui créent des remous permettant la remise en suspension de nutriments et le développement du plancton (Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Le régime alimentaire des anchois de cette région est riche en larves mégalopes et zoé de brachyours, gastéropodes et amphipodes.

Le groupe de la Méditerranée orientale se caractérise par le régime alimentaire le plus diversifié, notamment avec la présence d'annélides exclusivement à ces stations, des ostracodes et larves nauplius de cirripèdes en grand nombre. Le bassin Levantin est caractérisé par une grande oligotrophie (Salihoğlu *et al.*, 1990; Krom *et al.*, 1991; Siokou-Frangou *et al.*, 2002; Van Wambeke *et al.*, 2002) et de faible niveau de productivité primaire (Ignatiades *et al.*, 2002; Moutin & Raimbault, 2002). Il est moins riche en copépodes, alors on peut supposer que les anchois se nourrissent d'autres proies qui se trouvent en grande quantité

comme les annélides (Beauchard *et al.*, 2014) et les ostracodes (Champalbert, 1996; Beauchard *et al.*, 2014) et que l'on trouve dans les estomacs (%F=60%). La mer de Marmara est, quant à elle, eutrophe (Balkis, 2003), très riche en nutriments et la production primaire y est importante. On y retrouve une grande diversité d'espèces puisqu'elles proviennent de ces deux origines (Isinibilir, 2009; Beauchard *et al.*, 2014). De nombreux cladocères et annélides peuplent le bassin durant une grande partie de l'année (Isinibilir, 2009; Beauchard *et al.*, 2014).



**Figure 6. Pourcentage moyen de fils de pêche observés par rapport à l'ensemble des proies dans les estomacs analysés.**

Dans les estomacs analysés, nous avons relevé la présence de fils de pêche et des fragments de plastique, et cela, dans la totalité des sites échantillonnés (Figure 6). Les fils représentent 13.5 % (comme abondance) des contenus en mer du Nord et 15.8 % en Espagne. Ces particules proviennent souvent d'éléments communément utilisés dans l'industrie de la pêche comme cela a été révélé au niveau de la Manche (Lusher *et al.*, 2012) ou du gyre Pacifique (Boerger *et al.*, 2010). On les retrouve en grand nombre notamment en Méditerranée, où la configuration semi-fermée de la mer et les apports fluviaux favorisent leur concentration (Collignon *et al.*, 2012). Les plastiques retrouvés en milieu marin sont un problème grandissant. Les poissons peuvent ingérer les plastiques, provoquant le blocage du tractus gastro-intestinal et la mort. Dans d'autres cas, ils peuvent jouer le rôle de perturbateur endocrinien et affecter les fonctions vitales du poisson comme la reproduction (Lusher *et al.*, 2012).

## CONCLUSION

Cette étude montre la différence du régime alimentaire de l'anchois entre différents groupes de sites qui se présentent dans une grande partie de l'aire de distribution de l'espèce. Les anchois sont zooplanctonophages et consomment essentiellement des copépodes essentiellement *Oncaea mediterranea*, *Temora stylifera* et *Euterpina acutifrons*. Des variations de régime alimentaire sont observables entre les différents groupes à grande échelle et ce, en dépit de la variabilité saisonnière. Les anchois des sites à caractéristique

Atlantique (productives) montrent un régime alimentaire assez proche et peu diversifié, tandis que les sites Méditerranéens (oligotrophes) du Sud et de la partie orientale témoignent d'un régime plus diversifié. L'examen des contenus stomacaux met en exergue l'importance grandissante des plastiques trouvés en milieu marin.

### 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 et mer du Nord); F. Martinho de l'Université de Coimbra (Aveiro, Portugal); J. Lloret de l'Université de Girona (mer Catalane, Espagne); A. Yahyaoui de l'Université de Rabat (Casablanca et Nador, Maroc); C. Sarauet A. Jadaud d'Ifremer Sète (golfe du Lion, France) et l'équipe du bateau scientifique CANA -CNRS Libanais, aussi pour les collègues du Centre National des Sciences Marines. Le travail de thèse (S. Jemaa) a été conjointement financé par l'ULCO et le CNRS Libanais.

### RÉFÉRENCES

- 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(2): 257-264. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2009.08.009>
- 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.
- 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 Benisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, 34, 47–57.
- Bakun, A. 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70: 105–122.
- Balkis, N. 2003. Seasonal variations in the phytoplankton and nutrient dynamics in the neritic water of Büyükçekmece Bay, Sea of Marmara. *Journal of Plankton Research*, 25(7): 703-717. doi: 10.1093/plankt/25.7.703
- Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., Kallianiotis, A. 2004. Linking habitat conditions and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Research*, 68(1–3): 9-19.
- Beauchard, O., Berg, T., Bizsel, K.C., Bizsel, N. 2014. Ecosystem overview of the European Regional Seas. Deliverable 1.4 Report on SWOT analysis of monitoring annex 3, 67p.
- Boerger, C.M., Lattin, G.L., Moore, S.L., Moore, C.J. 2010. Plastic ingestion by planktivorous fishes in the North Pacific Central Gyre. *Marine Pollution Bulletin*, 60(12), 2275-2278. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.08.007>
- Bulgakova, Y.U. 1993. Daily feeding dynamics of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*. *Journal of Ichthyology*, 33: 78–88.
- Catalán, I.A., Folkvord, A., Palomera, I., Quílez-Badía, G., Kallianoti, F., Tselepidis, 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(2): 299-312. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.033>
- Catalan, J., Barbieri, M.G., Bartumeus, F., BitusiK, P., Botev, I., Brancelj, A., Manca, M., Marchetto, A., Ognjanova-Rumenova, N., Pla, S., Rieradevall, M., Sorvari, S., Stefkova, El., StuchliK, E., Ventura, M. 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes. *Freshwater Biology*, 54(12): 2494-2517. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02286.x
- Champalbert, G. 1996. Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the western Mediterranean Sea: relations to hydrology. *Scientia Marina*, 60(2): 97-113.
- Checkley, D. 2009. Climate change and small pelagic fish: lonlinerresourceill.maps..., Cambridge, UK, New York: Cambridge University Press, 372p.
- Checkley, D.M., Dickson, A.G., Takahashi, M., Radich, J.A., Eisenkolb, N., Asch, R. 2009. Elevated CO2 enhances otolith growth in young fish. *Science*, 324: 1683.
- Collignon, A., Hecq, J.-H., Glagani, F., Voisin, P., Collard, F., Goffart, A. 2012. Neustonic microplastic and zooplankton in the North Western Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 64(4): 861-864. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.01.011>
- 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(0): 64-72.
- Faye, P., Courcoux, P., Qannari, E.M., Giboreau, A. 2011. Méthodes de traitement statistique des données issues d'une épreuve de tri libre. *Modulad*, 43: 1-24.
- Frangoulis, C., Psarra, S., Zervakis, V., Meador, T., Mara, P., Gogou, A., Zervoudaki, S., Giannakourou, A., Pitta, P., Lagaria, A., Krasakopoulou, E., Siokou-Frangou, I. 2010. Connecting export fluxes to plankton food-web efficiency in the Black Sea waters inflowing into the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research*, 32(8): 1203-1216. doi: 10.1093/plankt/fbq010
- Ganias, K. (2014). Biology and Ecology of Sardines and Anchovies: *CRC Press*, 367 p.
- Hecq, J.H. 1976. Cycle annuel du zooplankton à Boulogne-sur-mer: l'holoplancton. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 9-10: 443-457.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4) : 411-429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x
- Ignatiades, L., Psarra, S., Zervakis, V., Pagou, K., Souvermezoglou, E., Assimakopoulou, G., Gotsis-Skretas, O. 2002. Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Journal of Marine Systems*, 36(1-2): 11-28. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00132-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00132-X)
- Isinbilir, M., Yilmaz, I.N., Pirano, S. 2009. New contributions to the jellyfish fauna in the Marmara Sea. *Italian Journal of Zoology*, 77: 179-185.
- Jemaa, S., Dussene, M., Cuvilier, P., Bacha, M., Khalaf, G. et Amara, R. 2015. Comparaison du régime alimentaire de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine (*Sardina pilchardus*) en Atlantique et en Méditerranée. *Lebanese Science Journal*, 16(special issue):7-22.
- Krom, M., Kress, N., Brenner, S. 1991. Phosphorous limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology Oceanography*, 36: 424-432.
- Larink, O., Westheide, W. 2011. *Coastal plankton - Photo guide for European seas*. 2nd extended edition, Pfeil, München, 191p.

- Lusher, A.L., McHugh, M., Thompson, R.C. 2012. Occurrence of microplastics in the gastrointestinal tract of pelagic and demersal fish from the English Channel. *Marine Pollution Bulletin*, 67: 94-99.
- 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(5): 897-908. doi: 10.1093/icesjms/fsp302
- Moutin, T., Raimbault, P. 2002. Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *Journal of Marine Systems*, 33(34): 273-288.
- 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(2-3), 377-396. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2007.04.012>
- 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(2): 177-191. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/ecss.1999.0497>
- 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(2): 175-192. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)00120-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784(00)00120-1)
- 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(1): 131-140. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2010.09.002>
- Rose, M. 1933. Faune de France. Copépodes pélagiques. Paris: *Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles*, 374 p.
- Rosecchi, E., Nouaze, Y. 1987. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 49(3-4): 111- 123.
- Salihoğlu, İ., Saydam, C., Baştürk, Ö., Yılmaz, K., Göçmen, D., Hatipoğlu, E., Yılmaz, A. 1990. Transport and distribution of nutrients and chlorophyll-a by mesoscale eddies in the northeastern Mediterranean. *Marine Chemistry*, 29: 375-390. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0304-4203\(90\)90024-7](http://dx.doi.org/10.1016/0304-4203(90)90024-7)
- Sinclair, E.H., Zeppelin, T.K. 2002. Seasonal and spatial differences in diet in the Western stock of steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Journal of Mammalogy*, 83(4): 973.
- 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(0): 335-353. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00065-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00065-9)
- 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(5): 1543-1586.
- Sorbe, J.C. 1972. Régime alimentaire de micromesistws poutassou (Risso, 1826) dans le sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 44 (3) : 245-255,
- Trégoubouff, G., Rose, M. (1957). *Manuel de panctonologie méditerranéenne*. Vol. I, II, 377p.

- Tudela, S., Palomera, I. 1997. Tropic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 160: 121- 134.
- Valdés, E.S., Shelton, P.A., Armstrong, M.J., Field, J.G. 1987. Cannibalism in South African anchovy: egg mortality and egg consumption rates. *South African Journal of Marine Science*, 5(1): 613-622. doi: 10.2989/025776187784522595
- Van der Lingen, C.D., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L.A., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H., Temming, A. 2009. Trophic dynamics. *In*: Checkley Jr., D.M., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge University Press, pp. 112–157 (chapter 7).
- Van Wambeke, F., Christaki, U., Giannakourou, A., Moutin, T., Souvemerzoglou, K. 2002. Longitudinal and vertical trends of bacterial limitation by phosphorus and carbon in the Mediterranean Sea. *Microbial Ecology*, 43(1): 119-133.
- Yunev, O.A., Moncheva, S., Carstensen, J. 2005. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change. *Marine Ecology Progress Series*, 294: 95-107.