MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la nature et de l'Homme – ED 227

Année 2025

N°attribué par la bibliothèque
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Écologie marine

Présentée et soutenue publiquement par

Morgane Amelot

Le 07/11/2025

Variabilité passée, présente et future des communautés marines face au changement climatique : le cas de la Mer Celtique

---

Sous la direction de **:** Madame Maud Mouchet, maîtresse de conférence, madame Dorothée Kopp, cadre de recherche et madame Marianne Robert, cadre de recherche

JURY :

Mme. Niquil, Nathalie	**Directrice de Recherche, CNRS, Caen (014)**	**Présidente**
Mme. Mouchet, Maud	**Maîtresse de Conférence, MNHN, Paris (075)**	**Directrice de Thèse**
M. Villéger, Sébastien	**Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier (034)**	**Rapporteur**
Mme. Argillier, Christine	**Directrice de Recherche, INRAE, Aix en Provence (013)**	**Rapportrice**
M. Leroy, Boris	**Maître de Conférence, MNHN, Paris (075)**	**Examinateur**
Mme. Kopp,Dorothée	**Cadre de Recherche, IFREMER, Lorient (056)**	**Encadrante invitée**
Mme. Robert, Marianne	**Cadre de Recherche, IFREMER, Lorient (056)**	**Encadrante invitée**

Résumé

Le changement climatique bouleverse profondément les conditions environnementales permettant la survie des espèces. Il existe une relation entre la niche écologique d'une espèce (*i.e.* l'ensemble des contraintes biotiques et abiotiques qui conditionne sa survie) et sa distribution. Les espèces occupant des niches écologiques similaires partagent des traits écologiques communs renseignant sur leurs relations à leurs environnements (Chapitre 1). Dans ce travail de thèse, j'ai cherché à déterminer si l'utilisation d'approches par traits écologiques permettait de développer des indicateurs de suivis des impacts du changement climatique sur les communautés marines afin de mieux comprendre les phénomènes de restructuration des écosystèmes face à cette pression. Pour répondre à cette question je me suis focalisée sur la Mer Celtique, une mer tempérée à l'interface d'aires de répartitions biogéographiques boréale et lusitanienne. J'ai d'abord décrit les variations environnementales passées et futures qui caractérisent cette zone (Chapitre 2). J'ai ensuite déterminé si la structure passée des communautés avait été modifiée du fait du changement climatique. Pour ce faire, j'ai exploré la relation entre les valeurs de traits écologiques dominantes au sein des communautés de poissons et céphalopodes en Mer Celtique et la variabilité environnementale sur cette zone entre 1997 et 2020 (Chapitre 3). J'ai observé une boréalisation de la zone Nord-Est au cours

du temps, ainsi qu'une lusitanisation de la zone Sud-Ouest. Les traits écologiques les plus fortement impactés par le changement climatique sont liés à l'alimentation et aux stratégies d'histoire de vie des espèces. Ces résultats m'ont amené à m'interroger sur les facteurs influençant la variabilité temporelle des traits associés à la fonction alimentaire au sein des communautés et des espèces. Pour cela, j'ai analysé la variabilité trophique intra-spécifique au cours des années 1980 à 2020 (Chapitre 4). J'ai mis en évidence des changements de valeurs des traits alimentaires pour 10 espèces en relation avec les groupes de préférendum biogéographiques ou guildes trophiques auxquelles elles appartiennent. Les communautés d'affinité boréale subissent une contraction de leur niche trophique tandis que celle des communautés d'affinité lusitaniennes s'étend. Face à ces changements passés observés à l'échelle des espèces et des communautés, dépendant des traits écologiques des espèces, je me suis questionnée sur l'impact des changements environnementaux futurs sur la restructuration des communautés en Mer Celtique. Pour projeter la répartition future des habitats favorables, j'ai développé un cadre de modélisation (Chapitre 5) basé sur l'abondance passée des espèces en relation avec la variabilité environnementale sur plusieurs pas de temps en fonction de leur longévité. Ces modèles mettent en évidence une participation à court terme des variables biotiques et à long terme des variables abiotiques à la distribution en abondance des espèces. L'ensemble de mes résultats ont permis d'identifier les traits fonctionnels associés au processus d'acquisition des ressources comme des indicateurs particulièrement pertinents pour le suivi des impacts du changement climatique sur la biodiversité marine (Chapitre 6). Les changement de valeurs de traits trophiques liés au changement climatique à l'échelle de la communauté et des espèces sont importants, structurés par groupes biogéographiques et suivent des directions attendues. Les résultats de cette thèse fournissent des indicateurs spa-

tialisés de vulnérabilité des communautés et des espèces face au changement climatique qui peuvent être utilisés dans un cadre de gestion.

Abstract

Climate change is profoundly disrupting the environmental conditions that enables species to survive. A relationship does exist between a species ecological niche (*i.e.* the set of biotic and abiotic constraints that condition its survival) and its distribution. Species, occupying similar ecological niche, share common ecological traits that provide information on their relationships with their environments (Chapter 1). In this PhD thesis, I sought to determine if trait-based approaches could support the development of indicators for monitoring the impacts of climate change on marine communities in order to understand the drivers of ecosystem restructuring against climate change. To answer that main question, I focused on the Celtic Sea, a temperate sea at the interface between boreal and lusitanian biogeographic distribution ranges. I first described the past and future environmental variations that characterize this area (Chapter 2). Then, I determined if the historical structure of the communities have been impacted by climate change. To do this, I explored the relationship between the dominant values of ecological traits within fish and cephalopod communities in the Celtic Sea and the environmental variability in this area between 1997 and 2020 (Chapter 3). I observed a borealisation of the North-East area over time as well as a lusitanisation of the South-West area. These changes in community compositions, associated with divergent

abundance variations between biogeographic groups, could be explained by the existence of both cooling and warming areas in the region. The ecological traits most impacted by climate change are related to the diet and life history strategies of species. These results led me to question more specifically the factors influencing temporal variability in feeding processes within communities and species. To this end, I analyzed the intra-specific variability of some traits associated with feeding function between 1980 and 2020 (Chapter 4). I demonstrated changes in the values of feeding traits for 10 species in relation to their biogeographic groups or trophic guilds. Communities with boreal affinities are experiencing a contraction of their isotopic niche while the isotopic niche of communities with lusitanian affinities isotopic niche is expanding. The most specialized piscivorous Gadiformes shifted to a more generalist diets, while their prey quality deteriorated over time. These historical changes, observed both at the species and community level were dependent of species ecological traits, and made me consider the future environmental change impacts on community structures in the Celtic Sea. To answer this question, I developed a modeling framework to project future suitable habitat distribution (Chapter 5). Based on the results from the previous chapters, I hypothesizes that future distributional shifts would be conditioned by species ecological traits. The models built were based on the historical abundance of three species in relation to the environmental variability over several time steps according to the species longevity. These models highlight different contributions of biotic and abiotic variables to species abundance distribution. Biotic variables impact short-term distribution of the species studied, while abiotic variables, such as temperature, contribute to species distribution through their entire lifespan. All of my results indicate that functional traits associated to feeding processes are particularly relevant indicators of climate change impacts on marine biodiversity (Chapter 6). Changes

in trait values linked to climate change at the community and species levels are important, structured by biogeographical groups and follow expected trends. The results of this thesis provide spatialized indicators of community and species vulnerability to climate change that can be used in a management framework. This manuscript concludes with research perspectives related to my thesis work.

Remerciements

Ce n'est jamais la section la plus simple à écrire non pas par manque de contenus, mais plutôt par trop plein... Par ordre anti-chronologique je souhaite remercier mon jury : Christine Argillier, Sébastien Villéger, Boris Leroy et Nathalie Niquil, d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Je remercie mes encadrantes de thèse pour leur soutien et leurs conseils. Merci Maud pour les discussions parisiennes enrichissantes, notamment sur les concepts en écologie et sur la recherche en France et ses enjeux. Ces moments d'échanges ont grandement apporté à ce travail. Merci Marianne pour ton enthousiasme et la confiance que tu m'as accordée, y compris dans mes idées les plus farfelues. Merci Dorothée pour ta fiabilité, ton soutien et les moyens que tu as mis à ma disposition pour que cette thèse se passe dans les meilleures conditions. Être encadré par vous trois avec vos compétences et vos perspectives différentes ainsi que la patience et la disponibilité que vous partagez, m'a permis de mener à bien ce projet dont ces derniers mois de thèse.

Merci à l'équipe de Lorient pour son accueil, je sais que je n'étais pas censée rester aussi longtemps avec vous mais ça tout de même paru court. Merci à l'équipe pédagogique de Bio Mol de Concarneau, cette semaine annuelle à vos côtés à mettre les mains dans l'eau salée ont été d'incroyables récréations. Merci aux équipes de campagnes d'EVHOE 2023 et

ORHAGO 2024, embarquer avec vous a été un plaisir, et vu qu'en embarquant au mois de novembre c'est le risque, boire des coups entre deux tempêtes l'était tout autant. Merci au Comité Départementale des pêches d'avoir bien voulu travailler avec nous et apporter un aspect un petit peu plus pratique à une partie des travaux de cette thèse. Thank you to the whole Potsdam macro-ecoly lab to have been so welcoming and offered me a very nice german summer.

Merci à mes dessinateurs et peintres Julien, Naïmé, Raphaël, Alexa et Romane, parce que le plus important c'est peut être de conserver la beauté.

Merci à mes nombreux correcteurs (pas si automatique que ça) Adri, Romane, Domi (faut bien que ça serve les profs), Mika et Dorothée. Merci à l'équipe de Port en Bessin, c'est probablement à cause/grâce à vous que je me suis embarquée dans cette aventure.

Et puis trois ans ça ne se vit pas seule, de Lorient aux Philippines, de Bilbao à Newcastle, de la Bretagne à la Normandie, à l'Allemagne, au Sud-Ouest ou à Marseille alors merci les copains pour la joie, la douceur et le reste : Angela, Fanchon, Titi, Youena, Jeanne, Joss, Alexa, Flo, Mika, Matthieu, Flore, Mich, Zoé, Clem, Manon, Mathou, Manon, Julia, Julien, Ludo, Quentin, Julien, Laurent, Camille, Carine, Jehanne, Julie, Mido, JP, Matthias, Mallory, Sofia, Liza je suis certaine d'en oublier énormément, mais vous êtes incroyables.

Merci aux toujours là, à la famille, qui a bien du s'habituer à ma lubie des poissons et s'est déplacée moults fois profiter de la pluie bretonne.

Et à celle.s qui nagent à contre-courant

Table des matières

Résumé **i**

Abstract **iii**

Remerciements **vi**

1 Indicateurs d'impact du changement climatique sur la biodiversité : l'intérêt des approches par communautés **2**

1.1 Le changement climatique une thématique de recherche contemporaine ? 4

1.1.1 Un (très) succinct historique de l'écologie 4

1.1.2 De la définition d'Anthropocène à celui de "crise" climatique, des termes appelant à une réaction 6

1.1.3 Suivre les impacts du changement climatique sur le vivant 7

1.2 Biodiversité et changement climatique 11

1.2.1 A propos de niche écologique 11

1.2.2 Définition d'un indicateur 12

1.2.3 Des hypothèses reliant changement climatique et biodiversité 13

1.2.4 Quelle facette de la biodiversité est impactée par le changement climatique ? 15

1.3 Écologie des communautés, étude des traits et changement climatique 17

1.3.1 Traits écologiques et traits fonctionnels 17

1.3.2 L'étude des traits écologiques pour comprendre les impacts du changement climatique 19

1.4 La structure des communautés en Mer Celtique face aux pressions d'origine anthropique 20

1.4.1 La Mer Celtique et la pression de pêche 20

1.4.2 Quels processus pour quelles réponses biologiques face au changement climatique ? 22

1.5 Problématique générale de la thèse et présentation du plan de travail 25

Références 28

2 Un écosystème marin tempéré face au changement climatique : quelle exposition passée et future pour la Mer Celtique ? **33**

2.1 La Mer Celtique éléments de contexte et données 35

2.1.1 Variables environnementales relatives au changement climatique 36

2.1.2 Données locales sur les communautés de macrofaunes 39
2.1.3 Caractérisation des traits écologiques des espèces 42
2.2 Changement climatique en milieu marin tempéré : le cas de la Mer Celtique . . 45
2.2.1 Choix de l'échelle spatiale 45
2.2.2 Changements environnementaux passés 45
2.2.3 Projection des futurs changements environnementaux 48
2.3 Caractérisation des communautés de macrofaunes, de leurs stratégies d'histoire de vie et de leurs affinités biogéographiques 52
2.4 Éléments clés 55
Références 56

3 Variabilité passée des communautés biologiques 59
3.1 Quelle relation entre vulnérabilité climatique et trait écologique ? 61
3.1.1 De la vulnérabilité des communautés aux gradients d'histoire de vie . . 61
3.1.2 Patrons biogéographiques globaux dans la répartition des traits écologiques des espèces et réponses attendues au changement climatique . . 65
3.1.3 Cas d'étude et hypothèses 68
3.2 Caractériser l'impact du changement climatique sur la structure des communauté marine à travers des approches par traits 69
3.2.1 Quels traits choisir ? 69
3.2.2 Mise en évidence des phénomènes de boréalisation et lusitanisation via le *turn-over* spatio-temporel des traits 73
3.2.3 Relation entre *CWM* et variables environnementales 77
3.2.4 Estimer la robustesse des tendances spatio-temporelles de traits comme indicateurs d'impact du changement climatiques à la variabilité intra-spécifique des traits écologiques 78
3.3 Explorer la variabilité des traits au sein des communautés 79
3.4 Relier traits écologiques et variabilité environnementale 86
3.5 Variabilité intra-spécifique des traits écologiques et détections de tendances temporelles 94
3.6 Conclusions et perspectives 97
3.6.1 Partitionnement spatial de la structure des communautés 97
3.6.2 Filtrage environnemental et structure trophique. 98
3.6.3 Variabilité intra-spécifique des traits et dynamique des communautés . 99
3.7 Éléments clés 100
Références 101

4 La fonction trophique, un indicateur majeur de restructuration des écosystèmes marins 109
4.1 Du processus d'alimentation à la niche trophique 111
4.1.1 Qu'est ce que le processus d'alimentation ? 111
4.1.2 Qu'est qu'une niche trophique ? 114
4.1.3 Cas d'études et hypothèses 114
4.2 Quels outils pour étudier les différentes facettes de l'alimentation ? 118
4.2.1 Contenus stomacaux et régime alimentaire 119

4.2.2 Isotopie et niche trophique . . . 121
4.2.3 Qualité nutritionnelle et compromis énergétique . . . 124
4.3 Mobilité : Une structure trophique liée au mouvement des espèces . . . 125
4.3.1 Contraction de niche et changement de régime alimentaire . . . 127
4.3.2 Augmentation de la compétition : faire face à de nouveaux compétiteurs 134
4.4 Adaptabilité : ré-organisation trophique à la recherche de compromis énergétique . . . 136
4.4.1 Stratégies alimentaires et valeurs énergétiques des proies . . . 136
4.4.2 Changement de composition lipidique des proies et processus "*bottom up*" . . . 140
4.5 Conclusions et perspectives . . . 144
4.5.1 Répercussions de la ré-organisation trophique sur les fonctions des prédateurs . . . 144
4.5.2 Des chaînons manquants dans notre compréhension du processus d'alimentation . . . 145
4.5.3 Avantages compétitifs face à la réorganisation trophique en lien avec le changement climatique . . . 147
4.6 Éléments clés . . . 148
Références . . . 149

5 Trajectoires futures des communautés face au changement climatique, quelle échelle biologique pour quels processus ? 157
5.1 Projeter les conséquences du changement climatique . . . 159
5.1.1 Quels outils pour projeter quelle réponse ? . . . 159
5.1.2 De l'espèce à la communauté, évolution des modèles de distribution d'espèces . . . 162
5.1.3 Cas d'études et hypothèses . . . 164
5.2 Présentation du cadre de modélisation *SDM* . . . 165
5.2.1 Définition des étapes essentielles de l'approche *SDM* . . . 165
5.2.2 Préparation des données . . . 167
5.2.3 Définition des modèles . . . 169
5.2.4 Évaluation des modèles . . . 171
5.2.5 Contributions des variables environnementales et prédictions des modèles 174
5.3 Explorer la capacité prédictive des modèles en fonctions des caractéristiques spécifiques . . . 175
5.3.1 Performances générales des modèles . . . 175
5.3.2 Performances des prédictions spatiales et temporelles passées . . . 178
5.4 Comprendre les dynamiques passées et futures des habitats favorables en fonction des stratégies d'histoire de vie . . . 181
5.4.1 Contribution relative des variables biotiques et abiotiques à différentes échelles temporelles . . . 181
5.4.2 Trajectoires passées et futures . . . 183
5.5 Conclusion et perspectives . . . 191
5.5.1 Différentes stratégies d'histoire de vie associées à différents types de filtrages environnementaux . . . 191

5.5.2 Quelles utilisations possibles à ces résultats ? . . . 192
5.5.3 Mono-spécifique, multispécifique ou écosystémique : quelles projections pour quels enjeux ? . . . 193
5.6 Éléments clés . . . 195
Références . . . 196

6 Discussion générale **201**
6.1 Relier approche par trait en macro-écologie et fonctionnalité des écosystèmes . 204
6.1.1 Les traits écologiques comme indicateurs d'impact du changement climatique sur des fonctions écosystémiques . . . 204
6.1.2 Fonction trophique et flux de matière à travers les taxa . . . 207
6.1.3 De la fonction aux services écosystémiques, quels enjeux ? . . . 210
6.2 Indicateurs et mesures de gestion, quelles conséquences et quels leviers ? . . . 213
6.2.1 Enjeux autour de l'identification de taxa sensibles . . . 213
6.2.2 Des stades de vie et des zones sensibles : juvéniles et nourriceries . . . 214
6.2.3 Aires marines protégées et changement climatique . . . 216
6.3 Limites des approches fonctionnelles à la lumière de la variabilité intra-spécifique et des biais qu'elle induit . . . 217
6.3.1 Considérer la variabilité intra-spécifique des traits en écologie des communautés . . . 217
6.3.2 Différencier plasticité et évolution ? . . . 218
6.3.3 Quel traits et quels taxa sujet à cette variabilité ? . . . 223
6.3.4 Perspectives méthodologiques . . . 224
6.4 Conclusion . . . 226
Références . . . 227

7 Annexe 1 **233**

8 Annexe 2 **290**

9 Annexe 3 **301**

10 Annexe 4 **308**

11 Annexe 5 **316**

Table des figures

1.1 Illustration . . . 3
1.2 Évolution des variables climatiques du Pléistocène à l'Anthropocène . . . 8
1.3 Nombre d'occurrence par année des termes "crise climatique" (rouge) et "changement climatique" . . . 9
1.4 Nombre de publication par année pour la recherche "climate change" . . . 9
1.5 Approche de quantification diversité α, β et γ . . . 16
1.6 Cartographie de la Mer Celtique . . . 21

2.1 Illustration . . . 34
2.2 Stations associé au plan d'échantillonnage EVHOE . . . 40
2.3 Traits écologiques disponibles sur Fishbase . . . 43
2.4 Nombre de station échantillonné par rectangle . . . 46
2.5 Conditions environnementales 2000-2020 . . . 49
2.6 Conditions environnementales RCP4.5 . . . 50
2.7 Conditions environnementales RCP8.5 . . . 51
2.8 Moyenne des scores du premier axe de la RLQ par grand groupe taxonomique 53

3.1 Illustration . . . 60
3.2 Composants de la vulnérabilité . . . 62
3.3 Cadre conceptuel faisant le lien entre stratégie d'histoire de vie,sensibilité au changement climatique et mobilité . . . 65
3.4 Arbre de décision pour l'attribution des traits écologiques des espèces pour les poissons . . . 71
3.5 Arbre de décision pour l'attribution des traits écologiques des espèces pour les céphalopodes . . . 71
3.6 Relation attendue entre les valeurs de traits écologiques et le gradient de stratégie d'histoire de vie et de préférendum biogéographique . . . 72
3.7 Représentation schématique des processus de (de)-boréalisation/(de)-lusitanisation 75
3.8 Tendances significatives des *CWM* pour les poissons . . . 81
3.9 Tendances significatives des *CWM* pour les céphalopodes . . . 85
3.10 Contribution relative des variables environnementales et des prédicteurs spatiaux aux Random Forest pour les poissons . . . 90
3.11 Contribution relative des variables environnementales et des prédicteurs spatiaux aux Random Forest pour les céphalopodes . . . 91
3.12 Comparaison des résultats obtenus des *CWM* de taille des poissons . . . 96

4.1 Illustration . . . 110
4.2 Résumé schématique du processus d'alimentation . . . 113
4.3 Représentation graphique des typologies de mouvements de niche entre deux prédateurs . . . 115
4.4 Surface des ellipses bayésienne standardisée des niches isotopiques des groupes boréal et lusitanien au cours du temps . . . 128
4.5 Ellipses ($\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$) des groupes biogéographiques au cours du temps . . . 129
4.6 Fréquence d'occurrence relative des différents taxa de proies au sein des estomacs de gadiformes . . . 132
4.7 Évolution des groupes de qualité nutritionnelle par période selon les résultats des deux premières dimensions de l'AFC. . . . 141
4.8 Représentation schématique de l'hypothèse de dégradation *bottom-up* de la qualité des proies. . . . 143

5.1 Illustration . . . 158
5.2 Représentation conceptuelle des impacts attendus du changement climatique sur les espèces en fonction de leurs stratégies d'histoire de vie . . . 166
5.3 Représentation schématique du cadre méthodologique utilisé . . . 172
5.4 Abondances relatives observées et prédites au cours du temps . . . 180
5.5 Covariation des courbes de réponses des variables environnementales pour *Callionymus lyra* . . . 184
5.6 Covariation des courbes de réponses des variables environnementales pour *Melanogrammus aeglefinus* . . . 185
5.7 Répartition spatiale des points chauds et des points froids pour *Callionymus lyra* . . . 187
5.8 Répartition spatiale des points chauds et des points froids pour *Melanogrammus aeglefinus* . . . 188
5.9 Répartition spatiale des points chauds et des points froids pour *Squalus acanthias* 189
5.10 Évolution du centre de gravité et de l'inertie de la distribution des espèces au cours du temps . . . 190

6.1 Illustration . . . 202
6.2 Représentation schématique des liens entre stœchiométrie et fonctionnement des écosystèmes . . . 209
6.3 Relations entre fonctions chez les poissons, processus écosystémiques et services écosystémiques . . . 210
6.4 Inventaire des approches existantes dans l'intégration de la variabilité intraspécifique des traits . . . 219
6.5 Représentation idéalisée du processus de plasticité initiant un phénomène évolutif 222

Liste des tableaux

2.1 Typologie de données utilisées dans l'estimation de la variabilité environnementale . . . 37
2.2 Variables environnementales issues de modèles bio-géo-chimique . . . 38
2.3 Données de macrofaune . . . 41
2.4 Traits écologiques disponibles . . . 44
2.5 Variabilité des facteurs environnementaux entre 2000 et 2020 . . . 47
2.6 Scores du premier axe de la RLQ par grand groupe taxonomique et proportion des groupes biogéographique . . . 54

3.1 *Turn-overs* temporels des communautés de poissons . . . 82
3.2 *Turn-overs* temporels des communautés de céphalopodes . . . 87

4.1 Descriptif des données . . . 126
4.2 Fréquences d'occurrence au cours du temps des différents groupes de proies . . . 138

5.1 Performances des différents algorithmes par espèce et sous période utilisée . . . 176
5.2 Performances des différents algorithmes par espèce et pour les six modèles . . . 177
5.3 Contribution des variables environnementales aux prédictions d'abondance . . . 182

6.1 Description des liens existants entre fonctions des hétérotrophes et traits stœchiométriques . . . 208

Chapitre 1

Indicateurs d'impact du changement climatique sur la biodiversité : l'intérêt des approches par communautés



Julien Normand

1.1 Le changement climatique une thématique de recherche contemporaine ?

1.1.1 Un (très) succinct historique de l'écologie

L'écologie, en tant que champ disciplinaire indépendant, émerge vers le début du 20me siècle (Maris, 2014 ; Morange, 2013). Cette discipline est souvent définie comme "La science des relations des organismes avec le monde environnant, c'est à dire dans un sens large, la science des conditions d'existence" selon les termes de Haeckel (1866) (Egerton, 2013). Les concepts fondateurs de l'écologie scientifique datent du 19me siècle, bien que le terme "écologie" n'était pas encore utilisé à cet escient. La définition du terme "biosphère" dans le domaine de la géologie, comme espace permettant la vie à la surface de la terre, fait partie de ces concepts fondateurs (Suess, 1875 ; Vernadsky, 1998). A ce concept, vient s'ajouter par la suite celui de "biocénose", désignant le fait qu'un assemblage donné d'espèces amène à une "communauté de vie" (Möbius, 1877). Dès lors, les chercheurs se sont attachés à explorer les liens entre les pressions humaines et ces assemblages (*e.g.* effet de la surpêche sur les bancs d'huîtres du Schleswig-Holstein en 1877 étudié par Karl Möbius, Morange, 2013).

Parce que les êtres vivants, humains compris, entretiennent avec leur environnement des relations réciproques, des mesures de gestion "écologiques" ont vu le jour bien avant que la recherche scientifique ne s'intéresse à ce domaine. Ces mesures de gestion naissent de préoccupations économiques, sociales ou environnementales. Pour ne prendre qu'un exemple, l'histoire de l'exploitation des ressources marines, par la récolte et la pêche, par l'Homme date *a minima* du Mésolithique (Gilman *et al.*, 1981 ;Bailey et Milner, 2008 ;Aldeias et

Bicho, 2016 ; Astrup *et al.*, 2021). On trouve des traces de gestion de ces pêches à travers les siècles, et ce dès l'Antiquité (Caddy et Cochrane, 2001), notamment en réponse à la diminution perçue de certaines ressources. L'introduction du volume d'Histoire oeconomique de la pêche de La Roche, 1760 en est un exemple parlant :

"[...] Mais cet Ouvrage touche le Public de plus près ; il tend à rétablir l'abondance des alimens, que la Mer ne semble plus fournir qu'à regret. Dés le quinzième siècle on s'appercut de la décadence des Pêches : dés-lors et dans les siècles suivans, on s'efforça de les rétablir.[...] Depuis on a perdu cet objet de vue : peu à peu on s'est accoutumé à la disette ; enfin on eft venu jusqu'à perdre le souvenir de l'anvienne fécondité de nos Mers."

La Roche, *1760*

De son côté, le concept d'écologie politique émerge à la fin du 20me siècle (Larrère, 2018). Avec le rapport Brundtland (1987) et la conférence de Rio (1992), le lien est fait entre une préoccupation politique associée au changement climatique et cette discipline scientifique émergente (Deléage et Coutellec, 2015), l'une comme l'autre venant motiver et renseigner la mise en place de mesure de "gestion de l'environnement". De cette interaction entre (i) écologie en tant que champ disciplinaire, (ii) nécessité de mesures de gestion environnementale et (iii) écologie politique, émerge de nouvelles thématiques de recherche associées au besoin de comprendre, de suivre et d'agir sur les interactions Humain-environnement.

1.1.2 De la définition d'Anthropocène à celui de "crise" climatique, des termes appelant à une réaction

En 1995, Paul J. Crutzen formalise le concept d'"Anthropocène", précédemment popularisé par la biologiste Eugene F. Stoermer, pour définir l'époque géologique actuelle (depuis la dernière partie du 18me siècle jusqu'à nos jours), du fait de l'importance de l'impact récent de l'humanité sur son environnement (Crutzen, 2006). Il souligne que l'augmentation des activités humaines (démographie, urbanisation, industrialisation, *etc.*) a eu un impact notable sur les concentrations relatives des composants atmosphériques (dioxyde de carbone, méthane, e*tc.*), résultant en une importante variabilité climatique (Syvitski *et al.*, 2020). Waters *et al.*, 2022 formalisent ce passage de l'Holocène à l'Anthropocène à travers la caractérisation d'une combinaison d'événements ayant eu lieu à partir du milieu du 20me siècle dont une augmentation du CO2 atmosphérique 100 fois plus rapide que durant la transition Pléistocène-Holocène (Figure 1.2, A). Ces événements ont donné lieu à des changements environnementaux globaux dont une augmentation des températures moyennes de surface de 1°C de 1975 à 2020 (Figure 1.2, B) et l'augmentation du niveau de l'océan après une longue période de relative stabilité (Figure 1.2, C). Par ailleurs, l'utilisation du terme de "crise climatique" se généralise au cours des dernières décennies (Courson et Azoulay, 2021, Figure 1.3). Une crise se définit comme : "Situation de trouble profond dans laquelle se trouve la société ou un groupe social et laissant craindre ou espérer un changement profond ; période ainsi caractérisée." (Pierrel, 2014). Cette définition ne fournit pas de critère objectif à la définition d'une période comme crise. Le choix du terme de "crise"est un choix sémantique qui motive les actions mises en place pour amorcer ce "changement profond". Face aux questions

climatiques, le terme de “crise climatique” semble être celui induisant le plus grand nombre de mesures d’atténuation et d’adaptation, en comparaison avec “changement climatique”, “urgence climatique” ou “réchauffement global”(Haueis, 2024) L’émergence de ces termes, l’un scientifique, l’autre politique, sous-entend le besoin d’une réponse politique et sociétale, d’une part par l’affirmation d’une responsabilité humaine sur ces changements (*i.e.* à travers le concept d’Anthropocène) et, d’autre part, par l’affirmation des effets négatifs de ces changements sur les sociétés (*i.e.* à travers l’utilisation du terme crise climatique). Cette affirmation publique (*i.e.* sociétale et politique) appelle à des actions (*e.g.* mesures de gestion ou conservation) qui crée une demande associée à la recherche en écologie. Celle-ci porte à la fois sur la compréhension et l’exploration des processus biologiques à l’œuvre (passés, présents et futurs) et sur l’exploration scientifique de leviers de gestion et de conservation permettant de minimiser cette “crise”. De fait, la recherche scientifique n’est pas indépendante du contexte sociétal, politique et culturel dans lequel elle s’inscrit (Eck *et al.*, 2024 ;Gavroglu, 2009). Le nombre de travaux traitant du changement climatique n’a cessé d’augmenter au cours des dernières années (Figure 1.4). Pour illustration, une recherche bibliographique comportant le mot clé “Climate change” sur Web of Science montre que le nombre annuel de travaux scientifiques passe de moins de 5 000 à plus de 70 000, entre 2001 et 2024.

1.1.3 Suivre les impacts du changement climatique sur le vivant

Le changement climatique, dans son acceptation actuelle, se caractérise par une variabilité environnementale accrue du fait de perturbations anthropiques (Jouzel *et al.*, 2018). Un des phénomènes majeurs participant à l’amplification de cette variabilité climatique est la perturbation du cycle du carbone. L’utilisation d’énergies fossiles entraîne l’émission de dioxyde

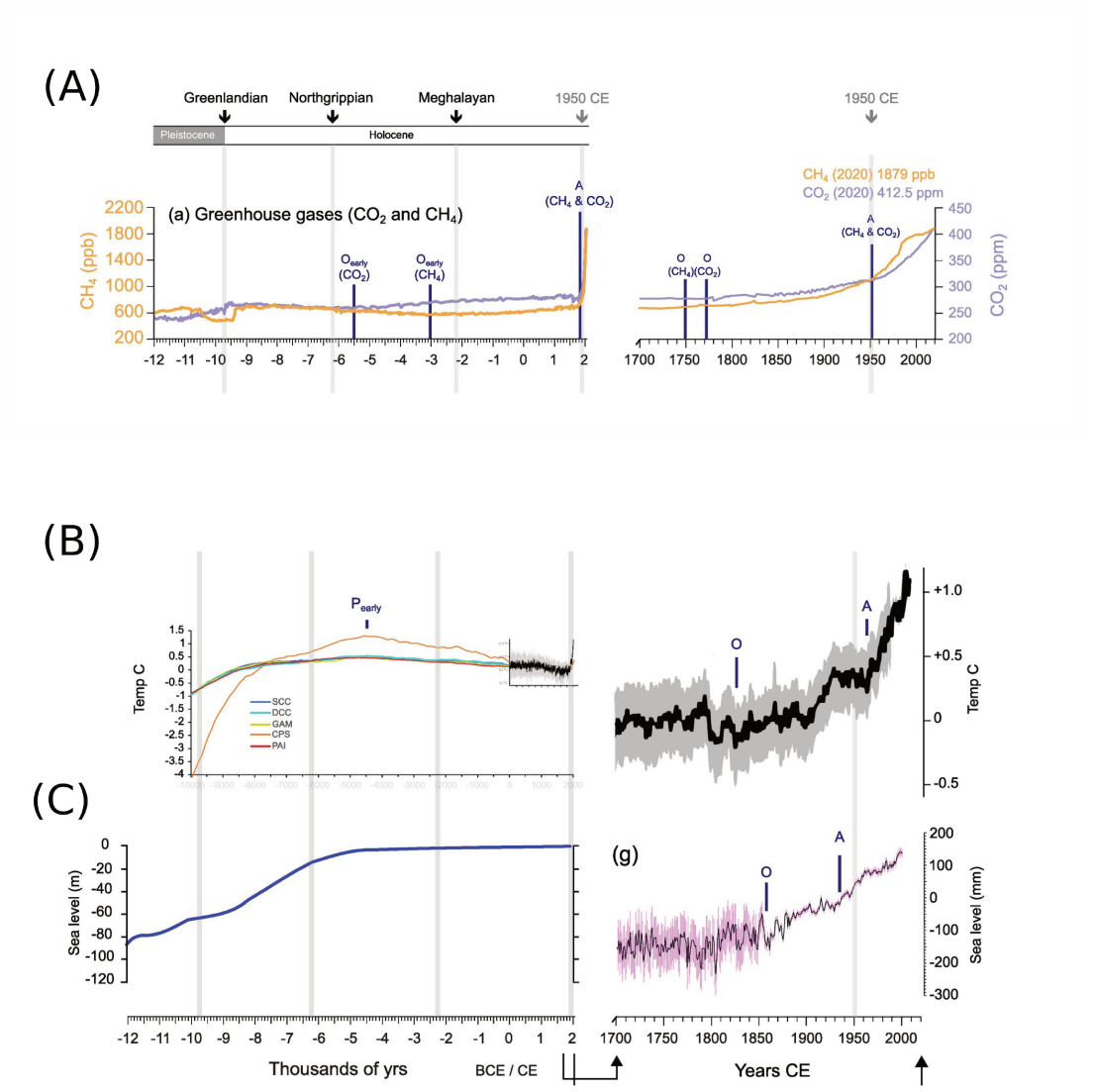


Figure 1.2 : Évolution des variables climatiques du Pléistocène à l'Anthropocène, (A) Gaz à effet de serre (CO2 et CH4), de la température (B) et du niveau de la mer (C), le panel de gauche correspond à la variabilité de -12 000 ans à 2020, le panel de droite correspond à la variabilité entre 1700 et 2020 et met en évidence un décrochage pour l'ensemble de ces variables à partir de 1950.
Source WATERS *et al.*, 2022

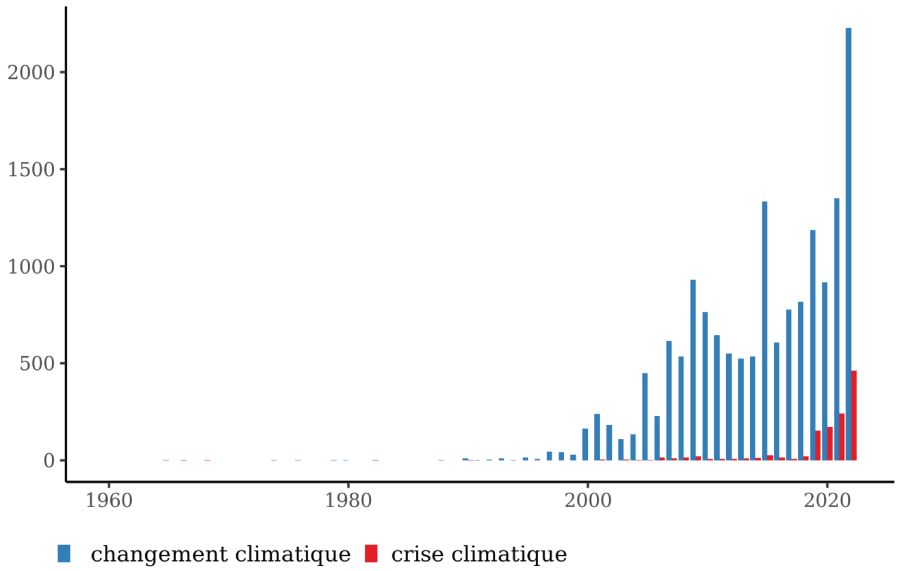


Figure 1.3 : Nombre d'occurrence par année dans le corpus "Le Monde 1944-2022" des termes "crise climatique" (rouge) et "changement climatique" (bleu) entre 1950 et 2022, adapté de : https ://shiny.ens-paris-saclay.fr/app/gallicagram)

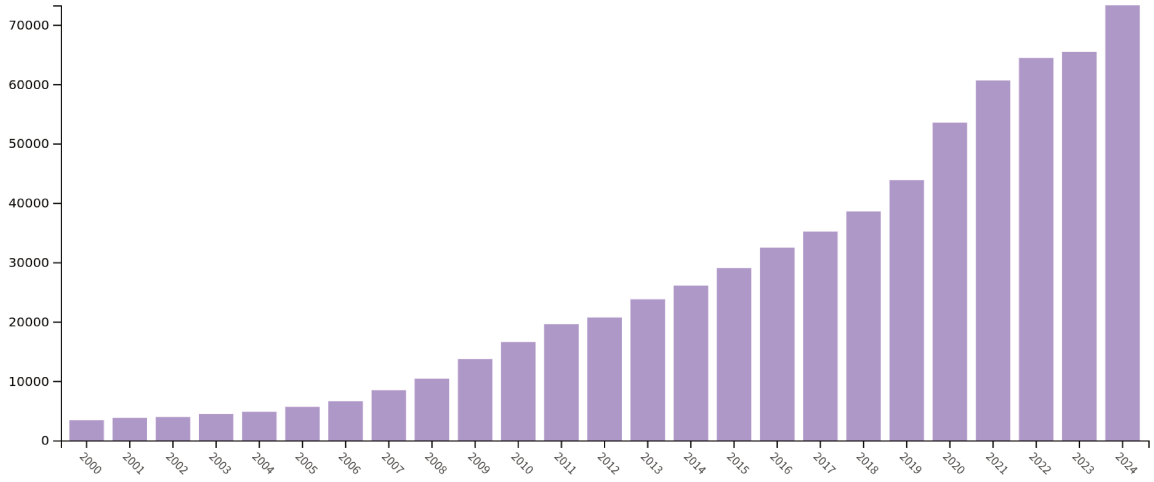


Figure 1.4 : Web of Science, nombre de publication par année pour la recherche "climate change"

de carbone dans l'atmosphère qui cause à la fois un réchauffement global de l'atmosphère terrestre et des océans (Mukherji, 2023). Lorsque l'on évoque le "changement climatique", on englobe généralement toute la variabilité environnementale associée à des facteurs abiotiques relevant du climat. Une des facettes des impacts du changement climatique est leurs résultantes sur les compartiments biotiques. Parmi celles-ci, l'effondrement de la biodiversité et ses conséquences font partie des éléments critiques (Pörtner *et al.*, 2023 ;Rinawati *et al.*, 2013). La biodiversité est définit comme :

"[...]la variabilité des organismes vivants de toute origine, y compris, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces, et entre les espèces et ainsi que celle des écosystèmes."

Convention sur la Diversité Biologique de Rio de Janeiro (1992)

L'effondrement actuel de la biodiversité est d'une ampleur telle qu'il est qualifié par un certain nombre de chercheur de sixième extinction de masse à l'échelle de l'histoire de la Terre (Cowie *et al.*, 2022). Il ne se traduit pas uniquement par une perte d'espèces mais aussi par des changements atteignant plus profondément la structure des écosystèmes (*e.g.* perte d'interactions, de fonctions, *etc.*) (Sage, 2020). L'étude des impacts du changement climatique sur la biodiversité est donc essentielle et nécessite des indicateurs adaptés, permettant le suivi des différentes facettes de cette dernière. L'effondrement de la biodiversité n'est pas uniquement lié au changement climatique mais bien à une combinaison de pressions : (1) développement urbain, (2) agriculture et aquaculture, (3) production d'énergie et extraction minière, (4) transports et services, (5) exploitation des ressources biologiques, (6) perturbation anthropique, (7) modification des systèmes naturels, (8) espèces invasives, (9)

pollution, (10) changement climatique (Driscoll *et al.*, 2018). Cependant, le changement climatique participe grandement à l'accélération des processus précédemment listés (Urban, 2015)

1.2 Biodiversité et changement climatique

1.2.1 A propos de niche écologique

Un des concepts structurant dans le suivi des impacts du changement climatique sur la biodiversité est le concept de "niche écologique". La niche d'une espèce a été définie comme l'ensemble des conditions abiotiques et biotiques permettant l'existence d'une espèce à un endroit donné (Grinnell, 1917). Ce concept de niche a, par la suite, été réduit aux relations biotiques notamment de compétition et prédation, faisant l'hypothèse que ce sont ces relations qui expliquent la relative stabilité observée dans la structure des communautés biotiques, quelque soit l'écosystème considéré et bien que les conditions abiotiques tolérées par les espèces diffèrent (Elton, 1927). Ces deux définitions sont unifiées, par la suite, dans la conceptualisation de Hutchinson, 1957 qui décline la niche en niche potentielle, qui correspond à l'ensemble des conditions théoriques permettant l'existence d'une espèce, principalement abiotique, et en niche réalisée, qui sont les conditions empiriques pour lesquelles cette espèce a été observée, principalement associées à des contraintes trophiques. La niche potentielle est donc généralement plus large que la niche réalisée d'une espèce. Par conséquent, deux processus sont essentiels lorsque l'on considère la niche écologique d'une espèce (i) le filtrage environnemental, qui rend optimales certaines caractéristiques (*e.g.* morpho-anatomique, trophique, *etc.*) pour des conditions abiotiques données (ii) l'exclusion compé-

titive qui induit une minimisation de la superposition de niches entre individus ou espèces (Pocheville, 2015). S'il existe un lien entre la présence des espèces et un filtrage environnemental, pour des conditions environnementales proches et contraignantes pour les espèces, on devrait observer des assemblages d'espèces présentant des caractéristiques biologiques similaires (Kraft *et al.*, 2015, 2015). L'étude du lien entre ces caractéristiques communes mais aussi leurs limites (*i.e.* différences entre assemblage d'espèces présentes dans des conditions similaires) peut permettre de différencier les processus de filtrage environnemental des processus d'exclusion compétitive. Ainsi, on s'attend à ce que les caractéristiques communes partagées par plusieurs espèces et communautés évoluant dans des conditions environnementales similaires soient le résultat de processus de filtrage environnemental, tandis qu'à l'inverse les divergences de caractéristiques entre espèces soient associées à des processus d'exclusion compétitive (Kraft *et al.*, 2015). Dans ces deux cas les processus à l'œuvre sont directionnels. Néanmoins, les communautés biologiques ne sont jamais parfaitement à l'équilibre. La variabilité dans leurs compositions spécifiques et leurs abondances rendent parfois difficile l'identification des processus à l'œuvre au milieu d'un bruit de fond causé par des processus non directionnels (Guillerme *et al.*, 2025). Pour identifier la participation du changement climatique à ces processus, des indicateurs d'impact du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle des communautés sont nécessaires.

1.2.2 Définition d'un indicateur

Il existe plusieurs définitions du terme "indicateur". Un indicateur peut être perçu comme un composant de l'écosystème dont la présence, l'absence ou l'abondance informe sur les conditions environnementales ou bien comme la mesure d'un phénomène permettant d'inférer ces

conditions environnementales (Heink et Kowarik, 2010). Si l'on applique ces deux aspects, *i.e.* composant ou mesure d'un phénomène, de la définition d'indicateur à la biodiversité, un indicateur de biodiversité peut être le suivi d'une unité biologique considérée comme permettant l'observation d'un phénomène d'intérêt ou bien la mesure de la biodiversité par elle même (Duelli et Obrist, 2003).

1.2.3 Des hypothèses reliant changement climatique et biodiversité

A l'échelle de la biodiversité spécifique, qui est historiquement la plus étudiée (Magurran et McGill, 2010), les impacts du changement climatique (*i.e.* entendu comme les changements que celui-ci engendre sur le vivant) peuvent a minima être quantifiés via deux grandes approches en adéquation avec les deux versions de la définition d'indicateurs de biodiversité présentés précédemment.

(i) Le suivi des composants de la biodiversité, ici les espèces.

Le changement climatique impacte les espèces de manière différentielle (Foden *et al.*, 2013). Les espèces les plus sensibles au changement climatique, utilisées comme indicateur d'impact, sont souvent appelées espèces sentinelles (Clark-Wolf *et al.*, 2024 ; Howes *et al.*, 2017 ;Bednaršek *et al.*, 2014). Les espèces sentinelles sur une zone donnée sont celles dont la niche est assez restreinte pour les obliger à réagir face à de nouvelles conditions environnementales (Butler *et al.*, 2012). Lorsque l'adaptation n'est pas suffisamment rapide, il faut alors que l'espèce en question se déplace ou disparaisse de la zone impactée. Le suivi de l'abondance de telles espèces permet alors de renseigner cette variabilité environnementale, que celle-ci soit d'origine anthropique ou non. D'autre part, le changement climatique favorise l'installation de nouvelles espèces pouvant aussi être un vecteur de perturbation au

sein d'un écosystème (Bellard *et al.*, 2018). Une espèce peut arriver dans une nouvelle zone pour plusieurs raisons : (1) échapper à des conditions environnementale sortant de sa niche écologique (2) accéder à de nouvelles conditions environnementales correspondant à sa niche écologique du fait de la disparition de barrière à sa dispersion ou du fait de son introduction par l'homme (Fernández et Hamilton, 2015). En colonisant de nouveaux espaces, ces espèces vont influer sur les processus d'exclusion compétitive affectant les espèces déjà présentes. Ainsi, le suivi d'espèce sentinelles d'une part ou d'espèces "arrivantes" d'autre part, peut permettre le suivi des impacts du changement climatique sur les deux processus (*i.e.* filtrage environnemental et exclusion compétitive) associés aux niches écologiques des espèces.

(ii) Le suivi de métriques de biodiversité (*e.g.* richesse, diversité, *etc.*)

On s'attend d'une part à ce que les impacts du changement climatique sur un écosystème ne soient pas uniquement la somme des impacts de cette pression sur les espèces prises individuellement. D'autre part, la sensibilité d'un écosystème au changement climatique ne devrait elle-même pas être uniquement dépendante des espèces le composant mais aussi de la structure de cet écosystème (connectivité, uniformité, *etc.*). Ainsi, parmi les théories ayant émergées sur les facteurs participant à la sensibilité des écosystèmes au changement climatique, la diversité d'espèces les composant ainsi que la force des interactions les reliant font partie des facteurs principaux structurant la résilience (*i.e.* "capacité d'un système socio-écologique à absorber ou à résister aux impacts du changement global [...] en conservant l'essentiel de sa structure et de ses fonctions.", Lecina-Diaz *et al.*, 2024) d'un écosystème à la suite d'une pression (Pearson *et al.*, 2021 ; Mumby et Hastings, 2008). Un réseau écologique plus connecté est théoriquement moins sensible à l'arrivée de nouvelles espèces et

plus résiliant à des pertes d'espèces bien que des relations causales entre ces éléments soit difficiles à identifier (Polazzo *et al.*, 2023). Des métriques prenant en compte ces propriétés des communautés et des écosystèmes peuvent donc être utilisées comme indicateurs de sensibilité mais aussi d'impacts d'une pression sur la biodiversité. En dehors du choix du type d'indicateur, caractériser les impacts du changement climatique sur la biodiversité nécessite de savoir quel aspect de la biodiversité risque d'être impacté par ces changements.

1.2.4 Quelle facette de la biodiversité est impactée par le changement climatique ?

La diversité au sein d'un écosystème peut être estimée à travers plusieurs prismes, tant dans ses caractéristiques (*e.g.* richesse, dispersion) que dans ses facettes (*e.g.* diversité α, β, γ). Ainsi des indicateurs différents doivent être sélectionnés en fonction de l'aspect de la biodiversité étudiée . La division entre diversité α, β et γ, par exemple, est principalement focalisée sur une notion d'emprise spatiale, mais choisir l'un de ces indicateurs au dépend d'un autre va permettre d'appréhender différents processus. La diversité α correspond à la diversité présente sur une surface réduite (Tuomisto, 2010), autrement dit la diversité locale. La diversité gamma est une diversité globale, soit la somme des diversités alpha sur une large surface (Socolar *et al.*, 2016). La diversité β correspond à une composante de la diversité gamma associée aux différences entre sites (Anderson *et al.*, 2011). Cela inclut la variabilité associée aux différences de diversité entre habitats le long de gradients environnementaux, mais aussi la dimension temporelle en quantifiant les différences de diversité au sein d'un site au cours du temps. La diversité β est particulièrement adaptée à l'étude des impacts du

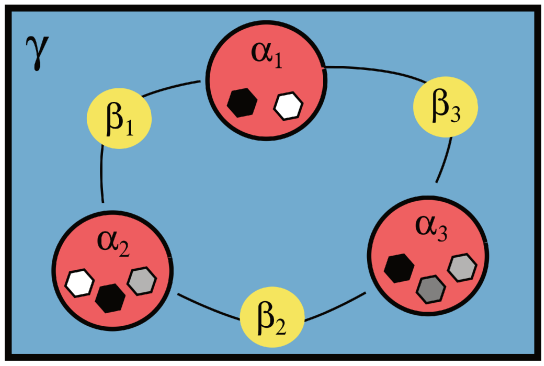


Figure 1.5 : Schéma figurant une approche (parmi d'autres) de quantification diversité α, β et γ pour une région (rectangle turquoise) et trois sous régions (cercles saumon). Les hexagones correspondent aux espèces.

changement climatique dans la mesure où elle permet de suivre à la fois la variabilité spatiale et temporelle de la biodiversité et ainsi de pouvoir la relier à la variabilité environnementale à même échelle (Fitzpatrick *et al.*, 2013) (Figure 1.5).

A l'échelle taxonomique l'interprétation d'indicateurs d'impact du changement climatique sur la biodiversité, est parfois limitée. La composition en espèces des communautés n'est pas seulement conditionnée par la niche écologique des espèces. Les barrières géographiques conditionnent pour beaucoup la diffusion des espèces (Eiserhardt *et al.*, 2013). Ainsi deux écosystèmes exposés à de même conditions environnementales ou à une même pression ne vont pas voir leurs espèces changer de manières identiques (Fleishman *et al.*, 2006). Cela fait de la biodiversité taxonomique un indicateur peu représentatif des processus que l'on cherche à étudier. D'autres types d'indicateurs de biodiversité dont l'interprétation plus mécaniste

permet une compréhension plus fine des processus à l'œuvre et transférables d'un écosystème à l'autre se sont développés pour répondre aux challenges associés au suivi des impacts anthropiques sur le vivant.

1.3 Écologie des communautés, étude des traits et changement climatique

1.3.1 Traits écologiques et traits fonctionnels

Parmi les outils d'étude de la biodiversité qui offrent une perspective transférable et mécaniste, la diversité fonctionnelle a pris de l'importance dans l'étude des impacts du changement climatique notamment à travers l'étude des caractéristiques des espèces (Villéger *et al.*, 2017). Ces caractéristiques (*e.g.* morpho-anatomique, trophique, *etc.*) sont regroupées sous le terme de traits. Un trait peut être défini comme :

"Any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organization. "

Violle et al., (2007)

soit, une propriété permettant de décrire un individu tout en transcendant sa taxonomie (Kiørboe *et al.*, 2018). Il existe plusieurs catégories de traits dont les propriétés et rôles dans la structuration des communautés diffèrent (Dawson *et al.*, 2021). Par exemple, un trait fonctionnel renseigne sur la contribution d'un individu à un processus écologique (contribution au cycle des nutriments via l'excrétion par exemple) ; un trait d'histoire de vie

est en lien avec les processus démographiques des populations (longévité, maturité, *etc.*) ; un trait d'habitat correspond aux conditions environnementales dans lesquelles est observé un individu. Tous ces traits ne sont pas directement concernés par les règles d'assemblage évoquées auparavant. Cependant, dès lors que la variation d'un trait répond à celles des paramètres environnementaux, ce trait peut être considéré comme un indicateur pertinent des impacts environnementaux sur la structure des communautés. Parmi ces traits, les traits fonctionnels ont focalisé les débats au cours des dernières années ; à la fois dans leur définition et leur usage (Weiss et Ray, 2019). Pour ne citer qu'une définition, le trait fonctionnel a été défini par Violle *et al.*, 2007 comme :

"Any morphological, physiological or phenological trait which impacts fitness indirectly via its effects on growth, reproduction and survival."

Les définitions proposées par d'autres auteurs, diffèrent sur l'indépendance ou non par rapport à l'environnement des traits, le niveau biologique (*e.g.* organismes versus individus) auquel les traits sont définis et la restriction à certaines catégories de traits (*e.g.* morphologiques, physiologiques ou phénologiques). La fonctionnalité du trait est, elle, définie soit par rapport au fonctionnement de l'individu soit par rapport au fonctionnement de l'écosystème (Dawson *et al.*, 2021). Cette large gamme de définitions permet de désigner la majorité des traits comme fonctionnels sans forcément que le sens donné à cette fonctionnalité soit la même entre auteurs.

Les traits fonctionnels sont sous catégorisés entre traits de réponses : *"Any trait the attribute of which varies in response to changes in environmental" et traits d'effets : "Any trait which reflects the effects of a plant [species] on environmental conditions ; community or ecosystem properties."* (Violle *et al.*, 2007)

Dans ce travail de thèse j'utiliserai les traits comme outils afin de comprendre les impacts du changement climatique sur les communautés. Les relations corrélatives entre les valeurs de traits et la variabilité environnementale due au changement climatique seront explorées. Cela se fera sans tester la relation de ces traits à la fitness de l'unité biologique. J'ai donc choisi d'utiliser le terme de traits écologiques dans ce manuscrit (Adler *et al.*, 2014).

1.3.2 L'étude des traits écologiques pour comprendre les impacts du changement climatique

L'utilisation de l'écologie fonctionnelle dans l'étude des communautés présente différents avantages. Là où les espèces différent d'un écosystème à l'autre, les traits conditionnant leurs présences sont théoriquement comparables (Westoby, 2025). La surface des feuilles est un trait lié à la production d'oxygène pour les plantes terrestres tout comme pour les plantes aquatiques et, à l'instar de la surface des thalles chez les algues. Cette mesure, qui peut être effectuée au niveau de l'individu, permet notamment d'estimer les effets de la température sur la composition relative des assemblages d'espèces végétales et algales à l'échelle mondiale (Wright *et al.*, 2017). La transferabilité de ces métriques a donc un intérêt pour étudier l'impact du changement climatique au sein de différents écosystèmes et à différentes échelles temporelles (Green *et al.*, 2022). Cette notion de transferabilité est essentielle dans le développement d'indicateurs du changement climatique afin d'identifier des espèces ou zones prioritaires en terme de conservation. Finalement, l'application d'approche par traits en écologie des communautés induit aussi un questionnement sur la capacité d'adaptation des espèces face à cette pression (Bolnick *et al.*, 2011). Si les métriques de diversité spécifique

reflètent peu, voire pas, les processus adaptatifs (*e.g.* évolution et plasticité), les traits, en revanche, sont fortement exposés à ces mêmes processus (Albert *et al.*, 2010). L'effet cumulé des processus évolutifs et de plasticité est particulièrement difficile à démêler en milieu naturel (Ahrens *et al.*, 2021 ;Moran *et al.*, 2016). Pourtant, cette variabilité intra-spécifique est cruciale dans la prise en considération des effets du changement climatique sur la structure future des écosystèmes (Tautenhahn *et al.*, 2020).

1.4 La structure des communautés en Mer Celtique face aux pressions d'origine anthropique

1.4.1 La Mer Celtique et la pression de pêche

La Mer Celtique se situe entre les côtes anglaises, irlandaises et françaises (Figure 1.6). Cette localisation l'amène à être historiquement exposée à un grand nombre de pressions. Sa proximité avec des pays occidentaux, ayant une longue histoire d'exploitation des ressources halieutiques, en fait par exemple une zone de pêche privilégiée en Europe (Watson et Tidd, 2018).

Les impacts de la pêche en Mer Celtique ont été étudiés tant sous l'angle de la trajectoire des principales espèces commerciales (Kempf *et al.*, 2022) que sur la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés (Potier *et al.*, 2025 ; Receveur *et al.*, 2024 ; Hernvann et Gascuel, 2020 ; McKeon *et al.*, 2024). Ces travaux ont mis en évidence des ressources majoritairement sur-exploitées durant la seconde moitié du 20me siècle (Hernvann et Gascuel, 2020), ainsi qu'une contribution importante de l'effort de pêche à la structure passée des com-

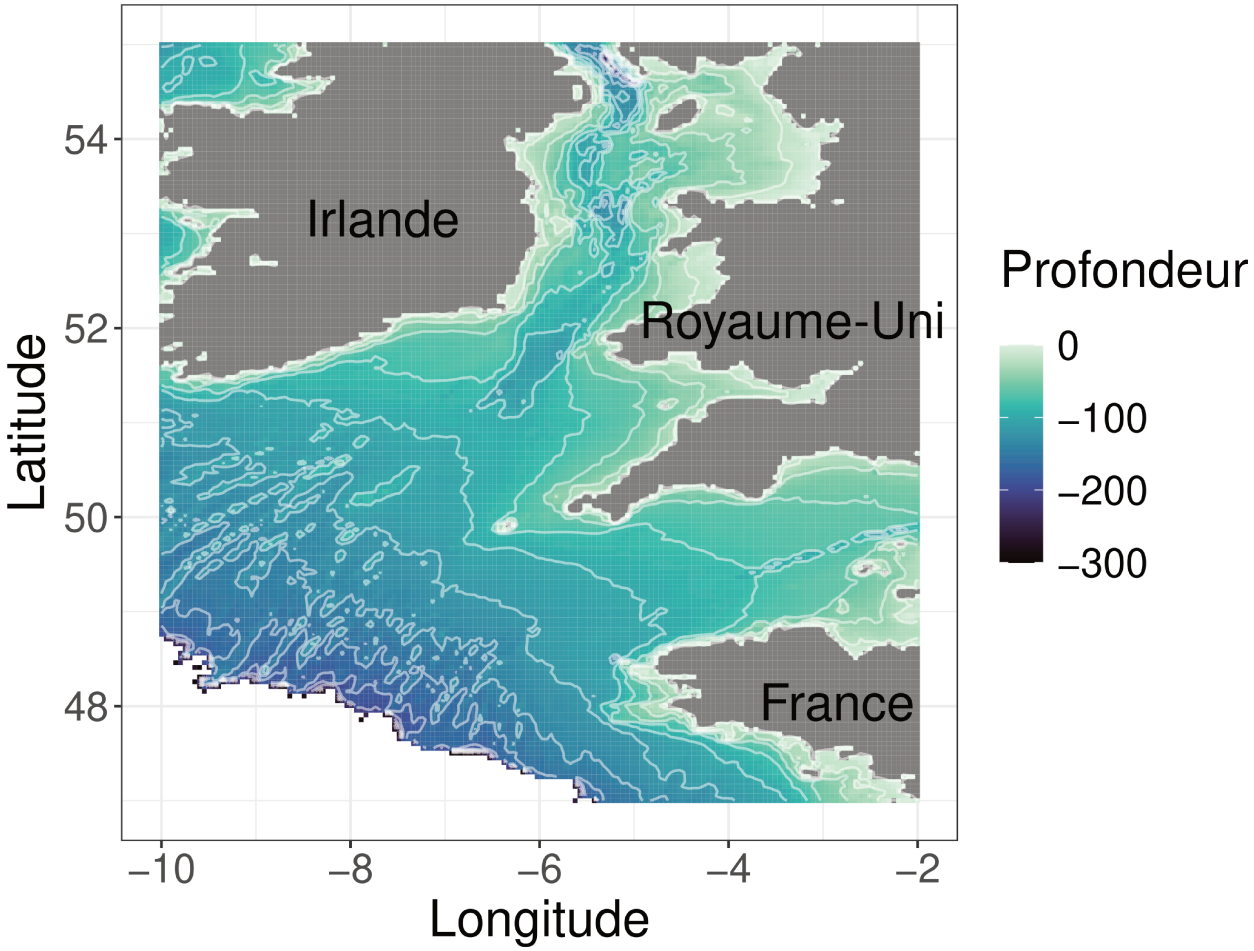


Figure 1.6 : Cartographie de la Mer Celtique et des gradients bathymétrique de 0 à 300m de profondeur sur le plateau continental

munautés (Receveur *et al.*, 2024 ; McKeon *et al.*, 2024) et un impact futur persistant sur la structure de l'écosystème (Potier et al., 2025). Au niveau de la communauté, ces recherches montrent une association entre des stratégies d'histoire de vie r et une pression de pêche élevée (McKeon *et al.*, 2024 ; Mérillet *et al.*, 2021). Ces travaux mettent aussi en avant des limites importantes quant la détection de ces signaux. Receveur *et al.*, 2024 observent un impact limité de la pression de pêche sur la structure en traits des communautés, probablement lié au manque de données temporelles spatialisées de l'effort de pêche. McKeon *et al.*, 2024 montrent que les signaux associés à la pression de pêche sont plus forts, en augmentant l'échelle spatiale considérée. Les effets du changement climatique se sont additionnés aux effets de la pêche au cours des dernières décennies et devraient s'amplifier dans le futur. Les résultats de différents travaux sur la zone montrent des signaux contradictoires quant à la contribution relative du changement climatique à la variabilité dans la composition des communautés. Ainsi, Mérillet *et al.*, 2021 ont montré une participation plus importante des variables environnementales à la structure des communautés passées, tandis que Hernvann et Gascuel, 2020 ont mis en évidence la pêche comme moteur principal des changements de structure au niveau de l'écosystème.

1.4.2 Quels processus pour quelles réponses biologiques face au changement climatique ?

Les zones océaniques tropicales sont censées être exposées à une variation importante de la composition spécifique du fait du changement climatique. En effet l'intervalle de tolérance thermique restreint des espèces qui peuplent ces zones, habituellement peu exposées à des

variations de température, devrait les rendre plus sensibles à cette pression (Cheung *et al.*, 2009 ; Doney *et al.*, 2012). D'autre part, les zones polaires sont, elles aussi, censées expérimenter des variations de compositions spécifiques importantes, liées cette fois-ci à l'arrivée de nouvelles espèces, tentant de se réfugier dans des eaux plus froides. A contrario, la composition des communautés dans les zones océaniques tempérées est censée varier relativement peu du fait du changement climatique, avec des apparitions et disparitions d'espèces en moindre quantité (Previdi *et al.*, 2021).Cependant les mers tempérées ne sont pas exemptes de variations climatiques, et ces variations risquent d'affecter les espèces déjà en place de manière différenciée, avantageant certains groupes au détriment d'autres (Costa *et al.*, 2014). La Mer Celtique est considérée comme tempérée et à la limite des aires de répartition biogéographiques boréales et lusitaniennes (Engelhard *et al.*, 2011). La présence d'espèces à la limite "chaude" de leurs aires de répartition ("*leading edge*"), d'une part, et d'espèces à la limite "froide" de leurs aires de répartition ("*trailing edg*"), d'autre part, sous-tend qu'elles se trouvent déjà à la limite de leur préférendum de température (Downie *et al.*, 2025 ; McKenzie *et al.*, 2021 ; Sandersfeld *et al.*, 2017). Cette configuration (*i.e.* limite de plusieurs aires de répartition biogéographiques) est censée limiter les capacités d'acclimatation des espèces à une variabilité climatique, associée à un réchauffement pour les espèces boréales, ou à un refroidissement pour les espèces lusitaniennes (Sasaki *et al.*, 2024). Cette disposition, à la limite entre aire de répartition boréale et lusitanienne, devrait conduire à des phénomènes de mobilité et variabilité d'abondance plus prégnant sur cette zone que sur d'autres et donc de probables restructurations des communautés amenant à une modification du fonctionnement de l'écosystème. Des changements de distribution d'espèces ont bien été observés par Le Luherne *et al.*, 2024, avec 56% de 93 taxa de poissons, céphalopodes et crustacés dont

les distributions ont significativement varié au cours des 23 dernières années. Cependant, les mouvements observés ne sont pas unidirectionnels avec une part des espèces se déplaçant vers le Sud-Est en profondeur, tandis qu'une autre part des espèces se déplace vers la surface au Nord Ouest. Ces mouvements semblent principalement liés à des changements de température à court et long terme. Des travaux récents sur cette zone ont aussi caractérisé la composition passée des communautés en utilisant des approches par traits (Receveur *et al.*, 2024 ; McKeon *et al.*, 2024 ; Mérillet *et al.*, 2021 ; Dupaix *et al.*, 2021). Un patron global semble émerger de ces études liant les traits d'histoire de vie des espèces et leur répartition spatiale. Mérillet *et al.*, 2021, montrent par exemple en évidence une prédominance d'espèce à stratégie d'histoire de vie K (*e.g. Squalus acanthias, Galeorhinus galeus, Dipturus batis, etc.*) sur la zone centrale de la Mer Celtique. Receveur *et al.*, 2024 observent une structure des communautés liée à ces traits à plus large échelle avec une augmentation de la dominance r dans les zones se réchauffant le plus rapidement et une augmentation de la dominance K dans les zones se réchauffant le plus lentement. Dans le cadre de cette thèse, je propose une lecture de la structure des communautés à la fois à partir de leurs stratégies d'histoire de vie et de leurs préférendums biogéographiques. Ces travaux ont permis de mettre en évidence l'impact indépendant ou cumulé de ces deux pressions sur la variabilité des communautés en Mer Celtique. A travers mon travail de thèse, j'ai cherché à valider les observations déjà existantes sur la zone puis à attribuer cette variabilité à des processus théoriques. Pour ce faire, j'ai formalisé les processus jouant sur la distribution des espèces (filtrage environnemental et exclusion compétitive) affectés par des forçages environnementaux liés au changement climatique. Cela a permis de relier la structure en traits des communautés (à plusieurs échelles), les forçages environnementaux (passés et futurs) et les réponses biologiques que ces forçages

induisent.

1.5 Problématique générale de la thèse et présentation du plan de travail

Ce travail de thèse vise à quantifier et comprendre à travers le prisme des règles d'assemblage, les réponses biologiques amenant à une restructuration des communautés face au changement climatique. Je fais l'hypothèse que la réponse biologique de chaque espèce étudiée correspondra à l'une des composantes du triptyque "s'adapter, se déplacer, périr", et que l'importance relative de cette réponse variera par espèce en fonction de ses traits. En Mer Celtique, les deux groupes d'affinités biogéographiques différentes (*e.g.* boréal et lusitanien) présents risquent de réagir de manières opposées à la variabilité environnementale à venir (Engelhard *et al.*, 2011). A cela s'ajoute un partitionnement spatial des stratégies d'histoire de vie au sein des communautés à la fois à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est mais aussi plus spécifiquement au sein de la Mer Celtique. Ce partitionnement spatial semble indiquer une relation entre des variables environnementales et la dominance de l'une ou l'autre de ces stratégies d'histoire de vie au sein des communautés (Beukhof *et al.*, 2019). Mon travail tente de répondre aux questions énoncées ci-dessous et a pour objectif de quantifier la variabilité passée, présente et future des communautés sur cette zone.

Objectif général

L'utilisation d'approches par traits permet-elle de développer des indicateurs de suivis des impacts du changement climatique sur les communautés et de mieux comprendre les phénomènes de restructuration des écosystèmes face à cette pression ?

Objectif du chapitre 2

La Mer Celtique est-elle affectée par une variabilité climatique d'importance ?

Passé ce premier chapitre introductif (chapitre 1), le deuxième chapitre (Chapitre 2) de cette thèse présente les ressources disponibles pour caractériser les composantes biologiques et environnementales ainsi que la variabilité environnementale passée et attendue dans le futur sur la zone d'étude. Ce chapitre explore notamment la variabilité environnementale passée et future en la recontextualisant à l'échelle régionale puis mondiale. A l'échelle biologique, les catégories biogéographiques ainsi que les gradients d'histoire de vie qui nous serviront au cours des chapitres suivants seront eux aussi détaillés dans ce chapitre.

Objectif du chapitre 3

La structure des communautés est-elle modifiée en raison du changement climatique en Mer Celtique ?

Le troisième chapitre (chapitre 3) de cette thèse propose une analyse spatio-temporelle de la variabilité des communautés pour deux des principaux groupes taxonomiques de macrofaune sur la zone, les poissons (regroupant téléostéens et chondrichtyens) et les céphalopodes. Les catégories biogéographiques et les gradients d'histoire de vie sont utilisés afin de caractériser cette variabilité spatio-temporelle. L'impact relatif de l'habitat et de la variabilité climatique a été exploré afin d'identifier des fonctions sensibles dont le suivi pourrait être prioritaire dans le cadre de développement d'indicateurs d'impact du changement climatique. Ces travaux ont donné lieu à un article (Article 1 en cours de finalisation, Annexe 1). Finalement la sensibilité d'un trait, identifié comme sensible à des variables climatiques, a été exploré en intégrant une notion de variabilité intra-spécifique.

Objectif du chapitre 4

Quels facteurs influencent la variabilité temporelle de la fonction trophique au sein d'un groupe d'espèce, et dans quelle mesure peuvent-ils être liés au changement climatique ?

Le quatrième chapitre (chapitre 4) approfondit une des fonctions précédemment identifiées comme sensible à la variabilité climatique, à savoir la fonction trophique. Il croise différents outils afin de mieux comprendre les phénomènes impliqués dans la variabilité trophique au cours du temps (pour un sous-échantillon d'espèces de téléostéens présents en Mer Celtique et dans le Golfe de Gascogne) et explore les liens entre ces changements et les pressions associées au changement climatique. Ce chapitre a donné lieu à la rédaction de trois articles publiés (Article 2,Annexe 2, Article 3, Annexe 3, Article 4, Annexe 4).

Objectif du chapitre 5

La variabilité environnementale future risque-t-elle d'amplifier la restructuration des communautés en Mer Celtique ?

Le cinquième chapitre (chapitre 5) porte sur l'exploration de modèles d'enveloppe climatique en abondance et de leur transférabilité dans le cadre d'études à l'échelle des communautés (Article 5 en cours de soumission, Annexe 5). Un cadre de modélisation a été développé et appliqué à trois espèces ayant des stratégies d'histoire de vie distinctes. Les performances des prédictions obtenues sur la base de ce cadre de modélisation ont été testées spatialement et temporellement. Puis, les variables environnementales sélectionnées par espèces ont été analysées en termes de contributions et de réponses. Finalement, les dynamiques futures des habitats souhaitables de ces trois espèces selon deux scenarios climatiques ont été explorées.

L'ensemble de ce travail sera mis en perspective dans une discussion générale (chapitre 6). Dans un premier temps je questionnerai mes résultats à travers une lecture fonctionnelle

des traits écologiques sélectionnés dans cette thèse. Dans un deuxième temps, j'explorerai les implications et utilisations possibles des résultats de ce travail, dans un cadre de gestion. Enfin, je développerai les problématiques liées à la prise en compte d'une variabilité intra-spécifique des traits dans l'étude de l'impact du changement climatique sur les communautés et les perspectives méthodologiques associées.

Références

Adler *et al.* (2014). "Functional traits explain variation in plant life history strategies". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.2, p. 740-745.

Ahrens, Rymer et Tissue (2021). "Intra-specific trait variation remains hidden in the environment". In : *The New phytologist* 229.3, p. 1183-1185.

Albert *et al.* (2010). "Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation". In : *Journal of Ecology* 98.3, p. 604-613.

Aldeias et Bicho (2016). "Embedded Behavior: Human Activities and the Construction of the Mesolithic Shellmound of Cabeço da Amoreira, Muge, Portugal". In : *Geoarchaeology* 31.6, p. 530-549.

Anderson *et al.* (2011). "Navigating the multiple meanings of diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity". In : *Ecology Letters* 14.1, p. 19-28.

Astrup *et al.* (2021). "A drowned Mesolithic shell midden complex at Hjarnø Vesterhoved, Denmark and its wider significance". In : *Quaternary Science Reviews* 258, p. 106854.

Bailey et Milner (2008). "Molluscan archives from European prehistory". In : *Early human impact on megamolluscs*. T. 1865. BAR Publishing, p. 111-134.

Bednaršek, Tarling, Bakker, Fielding et Feely (2014). "Dissolution dominating calcification process in polar pteropods close to the point of aragonite undersaturation". In : *PloS one* 9.10, e109183.

Bellard, Jeschke, Leroy et Mace (2018). "Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography". In : *Ecology and Evolution* 8.11, p. 5688-5700.

Beukhof *et al.* (2019). "Marine fish traits follow fast-slow continuum across oceans". In : *Scientific Reports* 9.1, p. 17878.

Bolnick *et al.* (2011). "Why intraspecific trait variation matters in community ecology". In : *Trends in ecology & evolution* 26.4. Publisher: Elsevier, p. 183-192.

Butler, Freckleton, Renwick et Norris (2012). "An objective, niche-based approach to indicator species selection". In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.2, p. 317-326.

Caddy et Cochrane (2001). "A review of fisheries management past and present and some future perspectives for the third millennium". In : *Ocean & coastal management* 44.9, p. 653-682.

Cheung *et al.* (2009). "Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios". In : *Fish and Fisheries* 10.3, p. 235-251.

Clark-Wolf *et al.* (2024). "The capacity of sentinel species to detect changes in environmental conditions and ecosystem structure". In : *Journal of Applied Ecology* 61.7, p. 1638-1648.

Costa *et al.* (2014). "Tropicalization of fish assemblages in temperate biogeographic transition zones". In : *Marine Ecology Progress Series* 504, p. 241-252.
Courson et Azoulay (2021). "Gallicagram: un outil de lexicométrie pour la recherche". In.
Cowie, Bouchet et Fontaine (2022). "The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation?" In : *Biological Reviews* 97.2, p. 640-663.
Crutzen (2006). "The "Anthropocene"". In : *Earth System Science in the Anthropocene*. Sous la dir. d'Ehlers et Krafft. Berlin/Heidelberg : Springer-Verlag, p. 13-18.
Dawson *et al.* (2021). "The traits of "trait ecologists": An analysis of the use of trait and functional trait terminology". In : *Ecology and Evolution* 11.23, p. 16434-16445.
Deléage et Coutellec (2015). "L'écologie scientifique, une science impliquée?" In : *Écologie & politique* 51.2, p. 55-64.
Doney *et al.* (2012). "Climate change impacts on marine ecosystems". In : *Annual review of marine science* 4.2012, p. 11-37.
Downie, Champion et Booth (2025). "Physiological Traits for Predicting Poleward Extensions in Tropical Fishes: From Lab to Management". In : *Global Change Biology* 31.4.
Driscoll *et al.* (2018). "A biodiversity-crisis hierarchy to evaluate and refine conservation indicators". In : *Nature Ecology & Evolution* 2.5, p. 775-781.
Duelli et Obrist (2003). "Biodiversity indicators: the choice of values and measures". In : *Agriculture, ecosystems & environment* 98.1, p. 87-98.
Dupaix, Mérillet, Kopp, Mouchet et Robert (2021). "Using biological traits to get insights into the bentho-demersal community sensitivity to trawling in the Celtic Sea". In : *ICES Journal of Marine Science* 78.3, p. 1063-1073.
Eck, Messling et Hayhoe (2024). "Challenging the neutrality myth in climate science and activism". In : *npj Climate Action* 3.1, p. 81.
Egerton (2013). "History of ecological sciences, part 47: Ernst Haeckel's ecology". In : *Bulletin of the Ecological Society of America* 94.3, p. 222-244.
Eiserhardt, Svenning, Baker, Couvreur et Balslev (2013). "Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents". In : *Scientific reports* 3.1, p. 1164.
Elton (1927). *Animal ecology*. New York: The Macmillan Company.
Engelhard, Ellis, Payne, Ter Hofstede et Pinnegar (2011). "Ecotypes as a concept for exploring responses to climate change in fish assemblages". In : *ICES Journal of Marine Science* 68.3, p. 580-591.
Fernández et Hamilton (2015). "Ecological niche transferability using invasive species as a case study". In : *PloS one* 10.3, e0119891.
Fitzpatrick *et al.* (2013). "Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280.1768, p. 20131201.
Fleishman, Noss et Noon (2006). "Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning". In : *Ecological indicators* 6.3. Publisher: Elsevier, p. 543-553.
Foden *et al.* (2013). "Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals". In : *PloS one* 8.6, e65427.
Gavroglu (2009). "Questioning the Neutrality of Science". In : *Historein* 9, p. 93-100.
Gilman *et al.* (1981). "The Development of Social Stratification in Bronze Age Europe [and Comments and Reply]". In : *Current Anthropology* 22.1, p. 1-23.
Green, Brookson, Hardy et Crowder (2022). "Trait-based approaches to global change ecology: moving from description to prediction". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289.1971, p. 20220071.

Grinnell (1917). "The niche-relationships of the California Thrasher". In : *The Auk* 34.4, p. 427-433.
Guillerme, Cardoso, Jørgensen, Mammola et Matthews (2025). "The what, how, and why of trait-based analyses in ecology". In : *Ecography* 2025.7, e07580.
Haueis (2024). "Climate concepts for supporting political goals of mitigation and adaptation: The case for "climate crisis"". In : *WIREs Climate Change* 15.5, e893.
Heink et Kowarik (2010). "What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning". In : *Ecological indicators* 10.3, p. 584-593.
Hernvann et Gascuel (2020). "Exploring the impacts of fishing and environment on the Celtic Sea ecosystem since 1950". In : *Fisheries Research* 225, p. 105472.
Howes, Eagle, Gattuso et Bijma (2017). "Comparison of Mediterranean pteropod shell biometrics and ultrastructure from historical (1910 and 1921) and present day (2012) samples provides baseline for monitoring effects of global change". In : *PLoS One* 12.1, e0167891.
Hutchinson (1957). "Concluding remarks cold spring harbor symposia on quantitative biology, 22: 415–427". In : *GS SEARCH*.
Jouzel, Petit et Masson-Delmotte (2018). "Trente ans d'histoire du Giec". In : *La Météorologie* 100, p. 117-124.
Kempf, Breen, Rogan et Reid (2022). "Trends in the abundance of Celtic Sea demersal fish: Identifying the relative importance of fishing and environmental drivers". In : *Frontiers in Marine Science* 9, p. 978654.
Kiørboe, Visser et Andersen (2018). "A trait-based approach to ocean ecology". In : *ICES Journal of Marine Science* 75.6, p. 1849-1863.
Kraft *et al.* (2015). "Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor". In : *Functional Ecology* 29.5. Sous la dir. de Fox, p. 592-599.
La Roche (1760). *Essai sur l'histoire øeconomique des mers occidentales de France*. C.-J.-B. Bauche.
Le Luherne, Pawlowski et Robert (2024). "Northeast Atlantic species distribution shifts over the last two decades". In : *Global Change Biology* 30.6, e17383.
Lecina-Diaz, Martínez-Vilalta, Lloret et Seidl (2024). "Resilience and vulnerability: distinct concepts to address global change in forests". In : *Trends in ecology & evolution* 39.8. Publisher: Elsevier, p. 706-715.
Magurran et McGill (2010). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. OUP Oxford.
Maris (2014). "Nature à vendre: Les limites des services écosystémiques". In : Publisher: Éditions Quae.
McKenzie, Geffroy et Farrell (2021). "Effects of global warming on fishes and fisheries". In : *Journal of Fish Biology* 98.6, p. 1489-1492.
McKeon, Buckley, Moriarty, Lundy et Kelly (2024). "Increased signal of fishing pressure on community life-history traits at larger spatial scales". In : *Global Ecology and Biogeography* 33.5, e13815.
Mérillet, Pavoine, Kopp, Robert et Mouchet (2021). "Biomass of slow life history species increases as local bottom trawl effort decreases in the Celtic sea". In : *Journal of Environmental Management* 290, p. 112634.
Möbius (1877). *Die auster und die austernwirthschaft*. Verlag von Wiegandt, Hemple & Parey.
Moran, Hartig et Bell (2016). "Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses". In : *Global Change Biology* 22.1, p. 137-150.
Morange (2013). *Histoire de la biologie moléculaire*. La Découverte.

Mukherji (2023). "Climate Change 2023 Synthesis Report". In.
Mumby et Hastings (2008). "The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience". In : *Journal of Applied Ecology* 45.3, p. 854-862.
Pearson *et al.* (2021). "Disturbance type determines how connectivity shapes ecosystem resilience". In : *Scientific Reports* 11.1. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 1188.
Pierrel (2014). "Ortolang. Une infrastructure de mutualisation de ressources linguistiques écrites et orales". In : *Recherches en didactique des langues et des cultures. Les cahiers de l'Acedle* 11.11.
Pocheville (2015). "The Ecological Niche: History and Recent Controversies". In : *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Sous la dir. d'Heams, Huneman, Lecointre et Silberstein. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 547-586.
Polazzo, Hermann, Crettaz-Minaglia et Rico (2023). "Impacts of extreme climatic events on trophic network complexity and multidimensional stability". In : *Ecology* 104.2, e3951.
Pörtner *et al.* (2023). "Overcoming the coupled climate and biodiversity crises and their societal impacts". In : *Science* 380.6642, eabl4881.
Potier, Savina-Rolland, Belloeil, Gascuel et Robert (2025). "How will the cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea ecosystem?" In : *Science of the Total Environment* 969, p. 178942.
Previdi, Smith et Polvani (2021). "Arctic amplification of climate change: a review of underlying mechanisms". In : *Environmental Research Letters* 16.9. Publisher: IOP Publishing, p. 093003.
Receveur *et al.* (2024). "Long-term changes in taxonomic and functional composition of European marine fish communities". In : *Ecography* 2024.9, e07234.
Rinawati, Stein et Lindner (2013). "Climate change impacts on biodiversity—the setting of a lingering global crisis". In : *Diversity* 5.1, p. 114-123.
Sage (2020). "Global change biology: A primer". In : *Global Change Biology* 26.1, p. 3-30.
Sandersfeld, Mark et Knust (2017). "Temperature-dependent metabolism in Antarctic fish: Do habitat temperature conditions affect thermal tolerance ranges?" In : *Polar Biology* 40.1, p. 141-149.
Sasaki, Monaco, Booth et Nagelkerken (2024). "Ocean warming and novel species interactions boost growth and persistence of range-extending tropical fishes but challenge that of sympatric temperate species in temperate waters". In : *Journal of Biogeography* 51.11, p. 2243-2258.
Socolar, Gilroy, Kunin et Edwards (2016). "How should beta-diversity inform biodiversity conservation?" In : *Trends in ecology & evolution* 31.1, p. 67-80.
Suess (1875). *Die entstehung der Alpen*. W. Braumüller.
Syvitski *et al.* (2020). "Extraordinary human energy consumption and resultant geological impacts beginning around 1950 CE initiated the proposed Anthropocene Epoch". In : *Communications Earth & Environment* 1.1. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 32.
Tautenhahn, Migliavacca et Kattge (2020). "News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond". In : *The New Phytologist* 228.1, p. 6-10.
Tuomisto (2010). "A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity". In : *Ecography* 33.1, p. 2-22.
Urban (2015). "Accelerating extinction risk from climate change". In : *Science* 348.6234, p. 571-573.

Vernadsky (1998). *The biosphere*. Springer Science & Business Media.
Villéger, Brosse, Mouchet, Mouillot et Vanni (2017). "Functional ecology of fish: current approaches and future challenges". In : *Aquatic Sciences* 79.4, p. 783-801.
Violle *et al.* (2007). "Let the concept of trait be functional!" In : *Oikos* 116.5, p. 882-892.
Waters *et al.* (2022). "Epochs, events and episodes: Marking the geological impact of humans". In : *Earth-Science Reviews* 234, p. 104171.
Watson et Tidd (2018). "Mapping nearly a century and a half of global marine fishing: 1869–2015". In : *Marine Policy* 93. Publisher: Elsevier, p. 171-177.
Weiss et Ray (2019). "Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: synthesizing taxonomic divides". In : *Ecography* 42.12, p. 2012-2020.
Westoby (2025). "Trait-based ecology, trait-free ecology, and in between". In : *New Phytologist* 245.1, p. 33-39.
Wright *et al.* (2017). "Global climatic drivers of leaf size". In : *Science* 357.6354, p. 917-921.

Chapitre 2

Un écosystème marin tempéré face au changement climatique : quelle exposition passée et future pour la Mer Celtique ?



© Naïmé Amelot

Les impacts du changement climatique sur les conditions environnementales se déclinent à différentes échelles spatiales tant dans leurs intensités, que dans leurs typologies et dans leurs directions (Henson *et al.*, 2016 ;Brito-Morales *et al.*, 2020). Si l'on assiste à une augmentation globale de la température des océans, certaines zones ont au contraire, tendance à se refroidir (Cheng *et al.*, 2022). Les conséquences de ces changements environnementaux sur les trajectoires biologiques à l'échelle spécifique et communautaire sont elles aussi contrastées (Beaugrand *et al.*, 2015). Dans les chapitres suivants j'explorerais les trajectoires biologiques passées et futures en Mer Celtique. Afin de poser les bases de l'interprétation de celles-ci ce premier chapitre se propose (1) de faire l'inventaire des données environnementales et biologiques disponibles sur la zone (2) de présenter les grandes tendances de variabilités environnementales passées et futures sur cette zone (3) d'explorer les grandes caractéristiques des communautés en place.

2.1 La Mer Celtique éléments de contexte et données

Comme évoqué précédemment (paragraphe 1.4) la Mer Celtique de par sa situation géographique et les enjeux économiques qu'elle suscite, notamment lié à la pêche, est un sujet d'étude de longue date en écologie marine et dispose de ressources documentaires importantes. Dans cette section je présenterais dans un premier temps les données relatives aux variables environnementales qui seront utilisées tout au long de la thèse pour quantifier la variabilité environnementale associée au changement climatique. Dans un second temps je présenterais les données locales associées aux communautés biologiques de macrofaune qui permettront d'estimer l'impact du changement climatique sur ces communauté. Dans un dernier temps

je présenterais les sources d'informations relatives aux traits écologiques de ces espèces, mais n'étant pas spécifique à cette zone, qui permettront de faire le lien avec l'espace des traits et la niche écologique occupée par ces espèces.

2.1.1 Variables environnementales relatives au changement climatique

Les données environnementales relatives au changement climatique et estimées pour cette zone sont d'ordre abiotiques et biotiques. Celles-ci appartiennent à deux catégories (1) données issues de mesures directes (2) données issues d'estimation de modèle (Bartolino *et al.*, 2024). Le choix a été fait dans ce travail de thèse de n'utiliser que les secondes afin de pouvoir comparer les sorties associées à d'autres travaux récents menés sur la zone (Potier *et al.*, 2025 ; Sailley *et al.*, 2025 ;Receveur *et al.*, 2024). Plus spécifiquement deux modèles ont été utilisés. D'une part Copernicus pour le chapitre 3 et d'autre part POLCOMS-ERSEM pour le chapitre 5 de ce manuscrit. Le premier est le plus courant dans les approches cherchant à quantifier la relation entre variabilité environnementale passée et structure des communauté et reposent sur des données d'*hindcast* ré-analysées (2.1) tandis que le second propose des scénarios climatiques projectifs reposant sur des données en *forecast* (Encadré 2.1).

Pour ce qui est de la plateforme Copernicus les données utilisées viennent des bases NWSHELF ANALYSISFORECAST PHY 004 013 (https ://doi.org/10.48670/moi-00054) et NWSHELF ANALYSISFORECAST BGC 004 002 (https ://doi.org/10.48670/moi-00056). Elles sont estimées sur la base du modèle biogéochimique PISCES (v2 version, Aumont *et al.*, 2015). Celles-ci regroupent des informations sur de nombreuses variables dont la température océanique, la salinité, la profondeur, le pH et la production primaire, à une échelle spatiale de 1/36°, contenant 50 couches verticales et à une échelle temporelle journalière ou mensuelle.

Table 2.1 : Typologie de données utilisées dans l'estimation de la variabilité environnementale

Source des données
Observations : données collectées directement via des observation (*e.g.* station météorologique à l'instar de la station de Helgoland pour l'Europe)
Modèle : données estimées sur la base de modèles physique ou de couplage entre modèles biologique et physique (*e.g.* POLCOMS-ERSEM)
Type de prédiction de modèles
Forecast : « predictions over yet-to-be observed future periods » (Risbey et al., 2021)
Hindast : « forecasts over periods in the past » (Risbey et al., 2021)
Évaluation des données produite par des modèles
Ré-analyse (pour les données issue de modèle en hindcast) : ré-analyse des données estimées par un modèle en comparaison de données observées.

Table 2.2 : Variables environnementales issues de modèles bio-géo-chimique utilisés pour quantifier la relation des communautés biologiques à leur environnement au cours du manuscrit

Source	DOI/ Lien	Variables	Période temporelle	Étendue spatiale	Chapitres
Copernicus : NWSHELF_ANALYSISFORECAST_PHY_004_013	https://doi.org/10.48670/moi-00054	Tempéraure [°C]; Salinité [psu]; Profondeur [m]	1950 à aujourd'hui	Latitude 46,03° à 61,28° Longitude -16° à 9,97° Résolution 0,027° × 0,027°(~2-3km²) 50 couches verticales de profondeur	2 ; 3
Copernicus : NWSHELF_ANALYSISFORECAST_BGC_004_002	https://doi.org/10.48670/moi-00056	pH; Production primaire [mg.m^{-3}/j^{-1}]	1950 à aujourd'hui	Latitude 46,03° à 61,28° Longitude -16° à 9,97° Résolution 0,027° × 0,027°(~2-3km²) 50 couches verticales de profondeur	2 ; 3
POLCOMS-ERSEM	doi: 10.5194/gmd-9-1293-2016	Profondeur [m]; Température [°C]; Salinité [psu]; Oxygène [mmol/m^3]; pH; Production primaire brute [mgC/m^3/j^{-1}]; Production benthique (macro et meiobenthos) [mg/m^2]	Hindcast (RA2): 1985-2015; Forecast (RCP4.5/RCP8.5) : 2006-2099	Régionale : pan-européen Résolution 7km²	2 ; 5
EMODnet	https://emodnet.ec.europa.eu/en/geology	Catégories de substrat	2023	Latitude 21,03° à 75,25° Longitude -34,45° à 62,58° Résolution (~4km²)	2 ; 5

Cette base ne propose pas de projection vis à vis de scenarios climatiques. Ces données sont disponibles librement sur le site Copernicus (Tableau 2.2). Les données de POLCOMS-ERSEM sont estimées sur la base d'un couplage entre modèle hydrodynamique (POLCOMS) et modèle biogéochimique (ERSEM). Elle regroupe des informations détaillées à la fois sur des variables physiques : profondeur, salinité, température, oxygène, et des compartiments biologiques : production primaire, phytoplancton, zooplancton, benthos. L'échelle spatiale est de 7km^2, contenant 43 couches verticales et à une échelle temporelle journalière ou mensuelle. Cette base est disponible sur demande (Butenschön *et al.*, 2016) (Tableau 2.2). La typologie de substrat a été extraite de la base de données EMODnet à une échelle spatiale de 4 km^2 (Vasquez *et al.*, 2023) (Tableau 2.2).

2.1.2 Données locales sur les communautés de macrofaunes

Après l'essor de la pêche hauturière européenne à la sortie de la seconde guerre mondiale, du fait de "progrès" technologiques et d'une forte demande alimentaire, la fin du 20me siècle voit l'effondrement d'un nombre important de stocks halieutiques (Holm, 2012 ;Froese et Proelss, 2010). En Europe la Politique Commune des Pêches (PCP) date des années 1970 (Lequesne, 1999). Celle-ci nécessite l'estimation formelle de l'état des ressources pour les principaux stocks halieutiques exploités et requiert des données pour alimenter ces estimations. Les campagnes internationales de suivis des stocks halieutiques (*International Bottom Trawl Survey, IBTS*) ont été mise en place dans les années 1960 du fait de cette demande ("The international bottom trawl survey in the North Sea, the Skagerrak and Kattegat" 1997). Ces campagnes multi-spécifique fournissent des proxy d'abondance et de biomasse pour un certains nombre d'espèces. Elles reposent sur de l'échantillonnage par pêche, effectué à l'aide d'un chalut à panneaux, par des navires océanographique de pêche appartenant à différents pays d'Europe. Leur plan d'échantillonnage est stratifié et, fixe ou semi-aléatoire en fonction des campagnes (Auber *et al.*, 2023). En Mer Celtique cette campagne se nomme EVHOE (Evaluation des ressources Halieutiques Ouest Europe, Laffargue *et al.*, 2021). Elle a lieu entre novembre et décembre chaque année depuis 1987 pour le Golfe de Gascogne et 1997 pour la Mer Celtique. Cette campagne prend place sur le N/O Thalassa. Les stations sont échantillonnées de manière fixe depuis 2016, tandis que le plan d'échantillonnage était stratifié semi-aléatoire auparavant. L'objectif est d'échantillonner 140 stations par année à l'aide d'un chalut à panneaux à Grande Ouverture Verticale (GOV 36/47) de maillage 20 mm. Le protocole comprend l'identification, le dénombrement et la pesée de l'ensemble des espèces

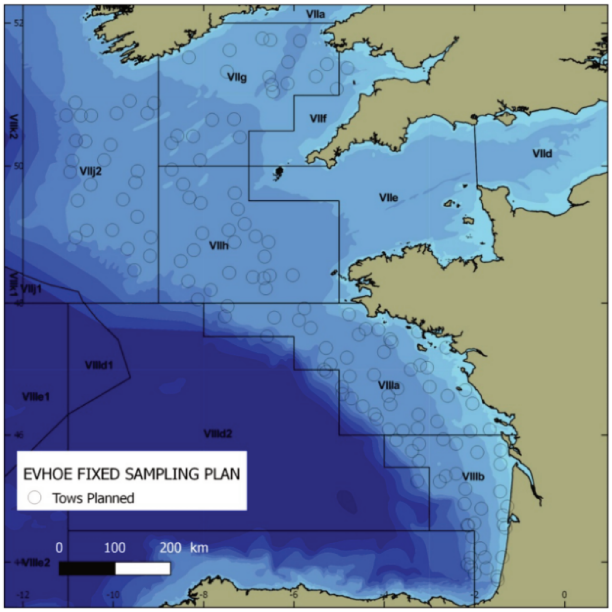


Figure 2.2 : Stations associé au plan d'échantillonnage EVHOE depuis 2016
source ICES, 2017

pêchées (Tableau 2.3). Pour l'ensemble des espèces de poissons (téléostéens et chondrichtyens) et de céphalopodes commerciaux, tout ou partie (considérée "représentative") des individus est mesurée. Finalement, pour un sous ensemble d'espèces considérées d'intérêt commercial majeur (20 espèces), l'âge des individus est déterminés sur la base d'une lecture des otolites. L'ensemble de ces données est accessible via l'Ifremer (https ://doi.org/10.17882/80041), via le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer, ICES Database on Trawl Surveys (DATRAS), https ://datras.ices.dk) et via la base de données FISHGLOB (Maureaud *et al.*, 2024, https ://zenodo.org/badge/latestdoi/580133169).

Les campagnes halieutiques européennes donnent aussi lieu à des collectes de données complémentaires souvent associées à des projets scientifiques. Certaines de ces données complémentaires ont été utilisées dans le cadre de ma thèse. C'est le cas des données trophiques

Table 2.3 : Données de macrofaune disponibles sur la zone Mer Celtique et Golfe de Gascogne mobilisées au cours du manuscrit

Source	DOI	Type de donnée	Nombre d'espèces	Période temporelle	Étendue spatiale	Chapitres
EVHOE	https://doi.org/10.17882/80041 ; https://zenodo.org/badge/latestdoi/580133169	Abondance	300	1997-2021	Golfe de Gascogne et Mer Celtique	2 ; 3 ; 4 ; 5
		Taille	300	1997-2021	Golfe de Gascogne et Mer Celtique	3 ; 5
		Maturité/Age	20	1997-2021	Golfe de Gascogne et Mer Celtique	5
	https://doi.org/10.1002/ece3.10744	Isotopie	10	2021-2022	Mer Celtique	4
Eatme	https://doi.org/10.17882/81149	Isotopie	114	2014-2016	Mer Celtique	4
		Contenus stomacaux	10	2014-2016	Mer Celtique	4
Stomach Content Database	https://doi.org/10.14466/CefasDataHub.144	Contenus stomacaux	10	1980s ;1990s	Golfe de Gascogne et Mer Celtique	4
M&M's	10.1111/jfb.70116	Qualité nutritionnelle	16	2022-2023	Golfe de Gascogne	4
Spitz et al.,	https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq008	Qualité nutritionnelle	16	2002-2008	Golfe de Gascogne	4

issues du projet EATME (Robert *et al.*, 2022) qui regroupent des informations sur la niche isotopique de 114 espèces et les contenus stomacaux de 10 espèces sur la zone. Des données historiques de contenus stomacaux existent aussi sur cette zone du fait de programmes européens passés (*cf.* Stomach Content Database, Pinnegar et Platts, 2014). Finalement cette thèse a elle même donné lieu à la collecte de données complémentaires : signatures isotopiques et qualité nutritionnelle pour un certain nombre d'espèces via le dépôt d'un projet Enjeux immédiat de France Filière Pêche (Tableau 2.3). Cette collecte de données s'est majoritairement appuyée sur la campagne EVHOE en Mer Celtique (*i.e.* données isotopiques) et dans le Golfe de Gascogne (*i.e.* qualité nutritionnelle) mais aussi sur la campagne ORHAGO pour le Golfe de Gascogne. Cette campagne a elle aussi lieu au mois de novembre à bord du N/O Côte de la Manche (Coupeau et Lecomte, 2023).

2.1.3 Caractérisation des traits écologiques des espèces

Le nombre de base de données regroupant des traits écologiques d'espèces animales et végétales a augmenté au cours des deux dernières décennies couvrant à la fois un grand nombre de taxa et d'écosystèmes (Schneider *et al.*, 2019). Ces bases sont régulièrement utilisées dans les approches par communautés en macro-écologie car elle permettent de caractériser des traits (définis au niveau de l'espèce) sur un nombre assez important d'espèce pour obtenir des métriques à l'échelle des communautés (Mouillot *et al.*, 2013). Cependant, la couverture de ces bases de données est loin d'être exhaustive. Au contraire, de nombreux groupes taxonomiques ne sont pas décrits et, quand ils le sont, de manière partielle (valeurs de trait manquantes). Ainsi, certaines bases de données croisent (1) des estimations de traits écologiques basées sur la moyenne d'observations individuelles élevées au niveau de l'espèce et (2) des inférences entre espèces phylogénétiquement proches afin d'obtenir des estimations de trait écologiques manquantes (Debastiani *et al.*, 2021). Les données de traits utilisées dans ces travaux de thèse sont issues de FishBase pour les téléostéens et chondrichtyens. Fishbase est une illustration parlante des efforts fait pour renseigner ces traits écologiques et permettre des approche par traits des communautés de poissons au niveau mondial. Fishbase est une base de données ouverte et internationales dont le développement commence à la fin des années 1980 et qui regroupe des informatisons sur les téleostéens et chondrichtyens (HumpHries *et al.*, 2023). La première version de cette base dont la publication date de 1992 regroupait des informations sur 6000 espèces dont un nombre important d'espèces nord américaines, nord atlantiques et méditerranéennes (Froese et Pauly, 1992). Elle regroupait à l'époque des informations assez disparates sur les caractéristique des espèces, allant de leur

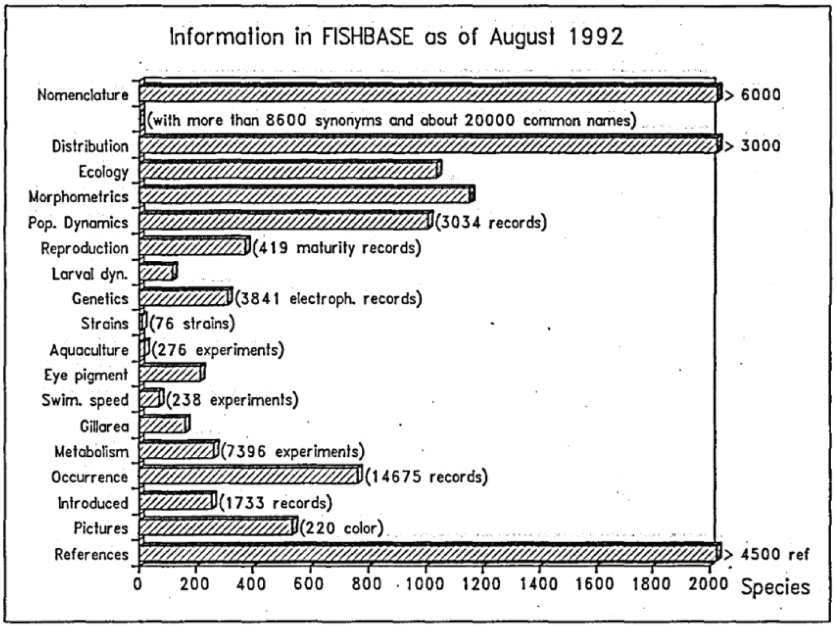


Figure 2.3 : Traits écologiques disponibles sur Fishbase en 1992 et leur niveau de complétude
Source Froese et Pauly, 1992

distribution (pour plus de 3000 espèces) à leurs vitesses de nage (238 expériences) (Figure 2.3)

Les récents développements ont notamment permis l'accès direct à ces informations via des packages (rfishbase, Boettiger *et al.*, 2012 ; FishLife, Thorson *et al.*, 2023) disponibles sur R (Team, 2020). Le second de ces packages basés sur des inférences phylogénétiques permet d'avoir accès à des proxies de l'ensemble des traits (Tableau 2.4) pour l'ensemble des espèces référencées (Thorson *et al.*, 2023)

Pour les céphalopodes, le second groupe taxonomique étudié dans ces travaux de thèse les données de traits ont été extraites de SeaLifeBase (Palomares et Pauly, 2019). Cette base bien que moins ancienne (2006) que Fishbase regroupait des informations sur 85 000 espèces d'invertébrés en 2023. Cette base n'a pour le moment pas d'extension permettant

Table 2.4 : Traits écologiques disponibles via la dépendance (package FihsLife) de Fishbase pour l'ensemble des espèces de la base (observation ou inférence phylogénétique)

Trait	Dénomination	Catégorie de trait
Longévité	age_max	Histoire de vie
Niveau trophique	trophic_level	Alimentation
Mode d'alimentation	feeding_mode	
Taux de croissance	growth_coefficient	Physiologie
Température	temperature	
Taille maximale	length_max	
Taille infinie (équation de van Bertalanffy)	length_infinity	
Taille à maturité (L50)	length_maturity	
Age à maturité (A50)	age_maturity	
Mortalité naturelle	natural_mortality	
Hauteur maximale du corps	max_body_depth	Morphologie
Largeur maximale du corps	max_body_width	
Taille de la mâchoire inférieure	lower_jaw_length	
Hauteur minimale du pédoncule caudal	min_caudal_peduncule_depth	
Forme du corps	body_shape	
Taille des descendants	offspring_size	Reproduction
Type de reproduction	spawning_type	
Fécondité	fecundity	
Habitat	habitat	Comportement

d'inférence phylogénétique des valeurs de traits manquantes. La disponibilité des traits est, par conséquent, très hétérogène selon les espèces.

2.2 Changement climatique en milieu marin tempéré : le cas de la Mer Celtique

2.2.1 Choix de l'échelle spatiale

L'utilisation de modèles bio-climatiques (paragraphe 2.1.1) dans le cadre de projection des températures passées et présentes permet une couverture spatiale fine et consistante au cours du temps. Cependant les données biologiques associées aux campagnes sont moins consistantes. Dans le but de pouvoir analyser l'ensemble des patrons spatiaux et spatiaux-temporels identifiés au cours de ce travail de thèse une grille spatiale de référence a été construite. Cette grille a été définie sur la base de plusieurs critères, à savoir que chacun de ses rectangles contiennent a minima une station échantillonnée au moins une fois par décennie, pendant plus d'un tiers de la séquence temporelle de 1997 à 2022 (Figure 2.4). Cela a résulté en une grille de référence de 31 rectangles de 5000 km^2.

2.2.2 Changements environnementaux passés

À l'échelle mondiale on observe une augmentation de la température (sur la zone 0-2000 m de 0,05°C/dec^{-1} entre 1993 et 2024) une augmentation de la salinité, une baisse du pH et une augmentation de la production primaire. En Mer Celtique, la direction et l'amplitude de ces changements ne correspondent pas à ces tendances planétaires avec une diminution de

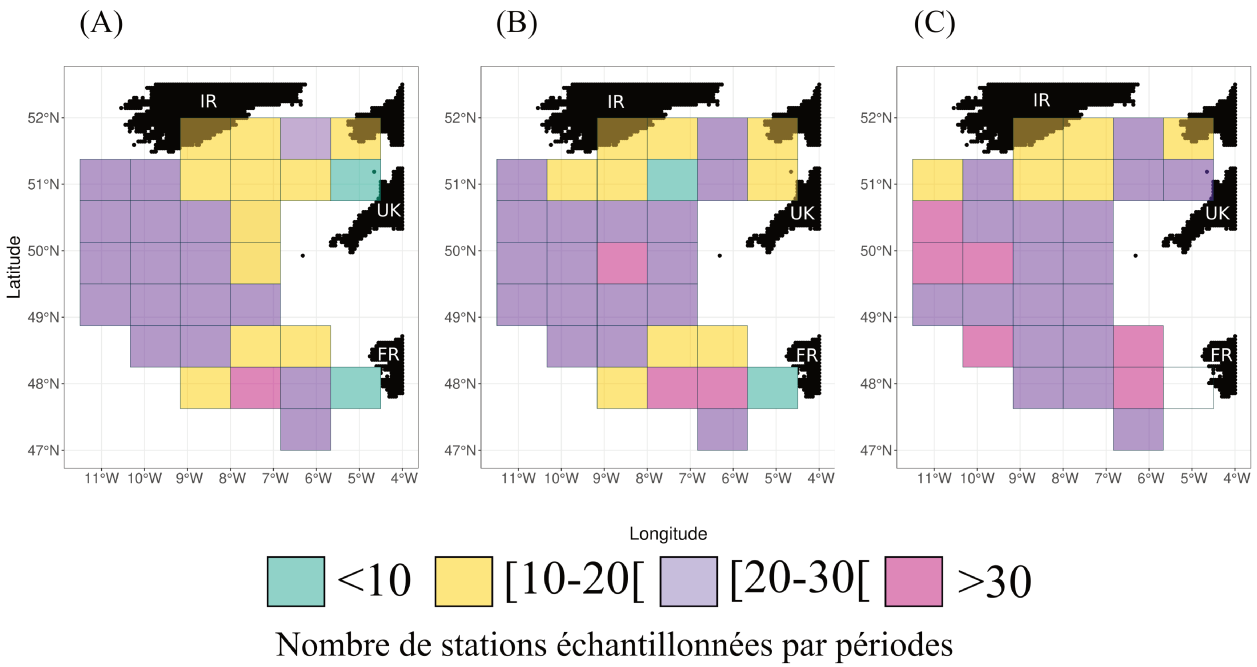


Figure 2.4 : Nombre de station échantillonné par rectangle entre 1997 et 2004 (A), 2005 et 2012 (B) et 2013 et 2022 (C)

0,056°C/dec^{-1} entre 2000 et 2020 et 0,108°C/dec^{-1} entre 2015 et 2020 (Tableau 2.5).

Cette variabilité environnementale est à nuancer spatialement et temporellement. Au cours des 70 dernières années pour les zones où les variations de contenus calorifique des océans ont été les plus importants se situent dans l'océan Atlantique et le Sud de l'océan Indien (Garcia-Soto *et al.*, 2021). A l'inverse, certaines zones océaniques sont, pour le moment, relativement préservées comme le Pacifique et le nord de l'Océan Indien (Garcia-Soto *et al.*, 2021). En Mer Celtique, à la fois la direction et la vélocité de ces changements environnementaux diffèrent spatialement. La partie la plus à l'Est de la Mer Celtique se réchauffe à une vitesse maximale de 0,05°C par décennie entre 1997 et 2020, mais 0,6°C par décennie si l'on considère uniquement les 5 dernières années. La partie la plus centrale de la Mer Celtique se refroidit elle à une vitesse 0,1°C par décennie entre 1997 et 2020. Tandis que c'est la partie nord ouest de la Mer Celtique qui se refroidit entre 2015 et 2020 au rythme de

Table 2.5 : Variabilité moyenne des facteurs environnementaux entre 2000 et 2020 l'ensemble de la période et sur la période 2015-2020 (tiré de Copernicus)

Variable	Unité	Variabilité moyenne (2000-2020)	Variabilité moyenne (2015-2020)
Température	°C/dec$_{-1}$	-0,059	-0,108
Salinité	psu/dec$_{-1}$	-0,007	-0,118
pH	/dec$_{-1}$	-0,017	-0,027
Production primaire	mg.m$_3$.jour$_{-1}$/dec$_{-1}$	1,608	6,729

1°C par décennie (Figure 2.5). Les extremums en 2020 varient eux spatialement de 9,5°C en moyenne annuelle pour les minimums et 12°C en moyenne annuelle pour les maximums. La salinité moyenne annuelle en 2020 est comprise entre 34,8 pour la zone nord et 35,5 pour la zone sud. La tendance temporelle est une diminution de la salinité au cours des 30 dernières années aux alentours de 0,09 par décennie notamment sur la zone nord (Figure 2.5). En terme de pH, la zone est caractérisée par une valeur moyenne minimale de 8,01 en 2020 sur le nord de la zone et une valeur moyenne maximale de 8,06 sur le rectangle le plus à l'Est. Sur les 30 dernières années la variabilité est contrastée avec une augmentation du pH au Nord et une diminution de celui-ci au Sud, tandis que sur les cinq dernières années celui-ci diminue sur l'ensemble de la zone (Figure 2.5). Finalement la production primaire est comprise entre une moyenne annuelle maximale sur la zone sud de 64 mg.$m^3 jour^{-1}.dec^{-1}$ sur la zone Sud et une moyenne annuelle minimale de 31 mg.$m^3 jour^{-1}.dec^{-1}$ sur la zone Nord. Sur les 30 dernières années (1997-2020), cette production primaire diminue de manière globale sur la zone tandis que si l'on considère uniquement les cinq dernières années elle augmente (2016-2020) (Figure 2.5). De manière générale les changements ayant eu lieu en Mer Celtique notamment en

termes de températures sont jusqu'à maintenant de faibles importances voire contraire à la tendance globale.

2.2.3 Projection des futurs changements environnementaux

A l'échelle globale, plusieurs scenarios climatiques sont envisagés en fonction de la capacité de nos sociétés à réduire leur émissions de gaz carboniques. Ainsi si les objectifs initiaux de régulation du changement climatique prévoyaient de maintenir l'augmentation de la température planétaire en dessous du seuil considéré comme critique des 2°C, cet objectif est maintenant obsolète (Mukherji, 2023). Les scenarios les plus communément explorés à l'heure actuelle sont les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 (RCP : "Representative Concentration Pathway"). Le premier consiste en un scenario médian de stabilisation des émissions de gaz à effet de serre, avec une pollution de l'air intermédiaire et une augmentation de la végétation. Le second est un scenario d'émission élevée de gaz à effet de serre associé à une pollution de l'air élevée et une diminution de la végétation (Van Vuuren *et al.*, 2011). En Mer Celtique les projections climatiques associées à ces deux scenarios prévoient respectivement une augmentation de la température de 10,9°C en moyenne sur la zone entre 2000 et 2019 à 11.7°C et 11.6°C en moyenne entre 2040 et 2049 selon les scenarios RCP4.5 et RCP8.5 réciproquement et 11,9°C et 12,0°C en moyenne en 2090 et 2099 selon les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 réciproquement (2.6, 2.7).

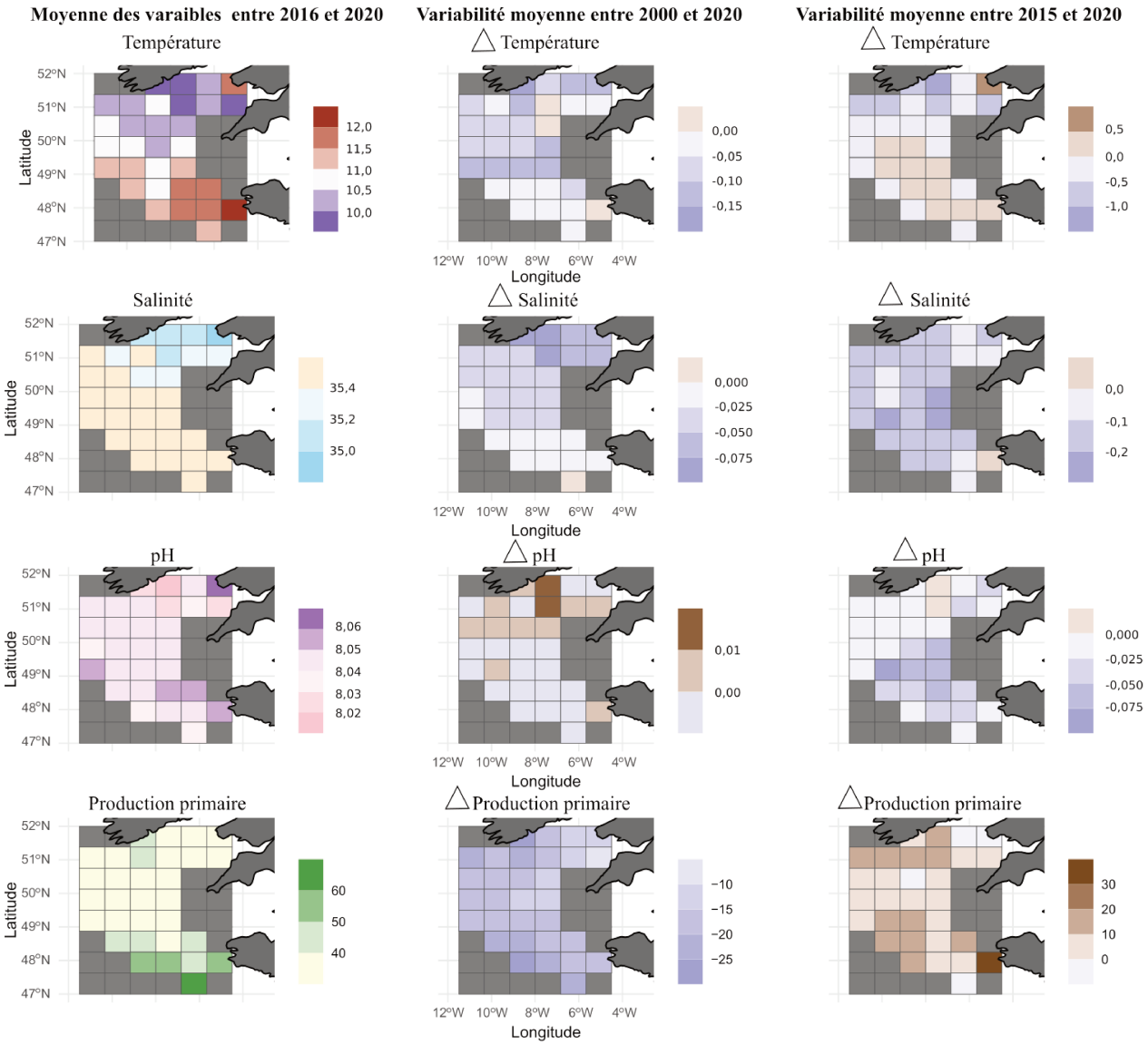


Figure 2.5 : pH, température (°C), salinité (psu), production primaire (mg.$m^3 jour^{-1}$) moyens sur les cinq dernières années (2016-2020) et variabilité annuelle moyenne sur l'ensemble de la période (2000-2020) et sur les cinq dernières années (2016-2020)
Source Copernicus

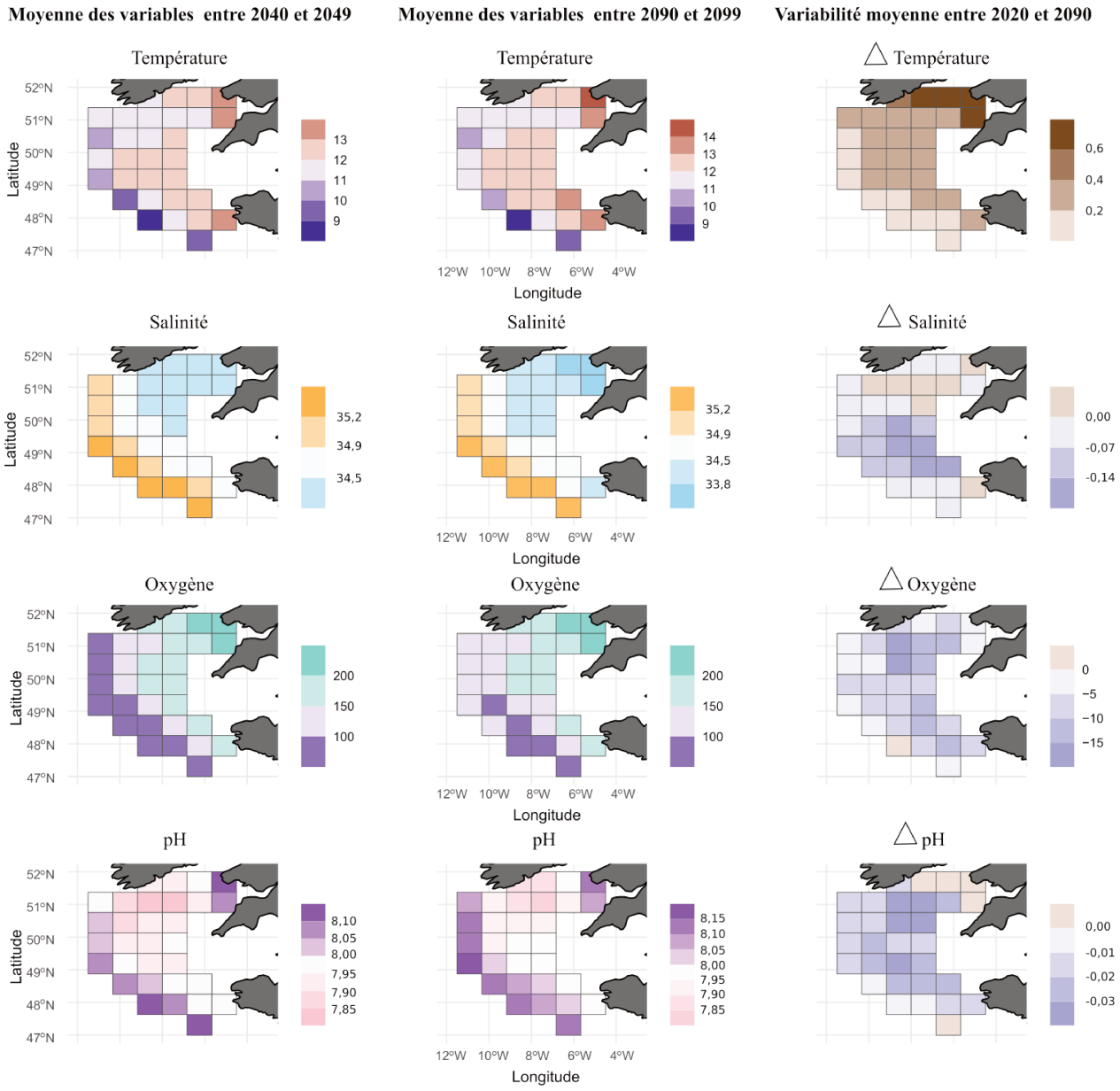


Figure 2.6 : Projections des variables environnementales à l'horizon 2050 (moyenne sur la décennie 2040-2049 ; colonne de gauche) et 2100 (moyenne sur la décennie 2090-2099 ; colonne centrale) et variabilité annuelle moyenne entre la période de référence (2020-2029) et le milieu de la projection (2040-2059 ; colonne de droite) selon le scenario RCP4.5 pour la température de fond (°C ; première ligne), la salinité de fond (psu ; deuxième ligne) l'oxygène dissous de fond (mmol/m^3 ; troisième ligne) et le pH (quatrième ligne)
Source POLCOMS-ERSEM

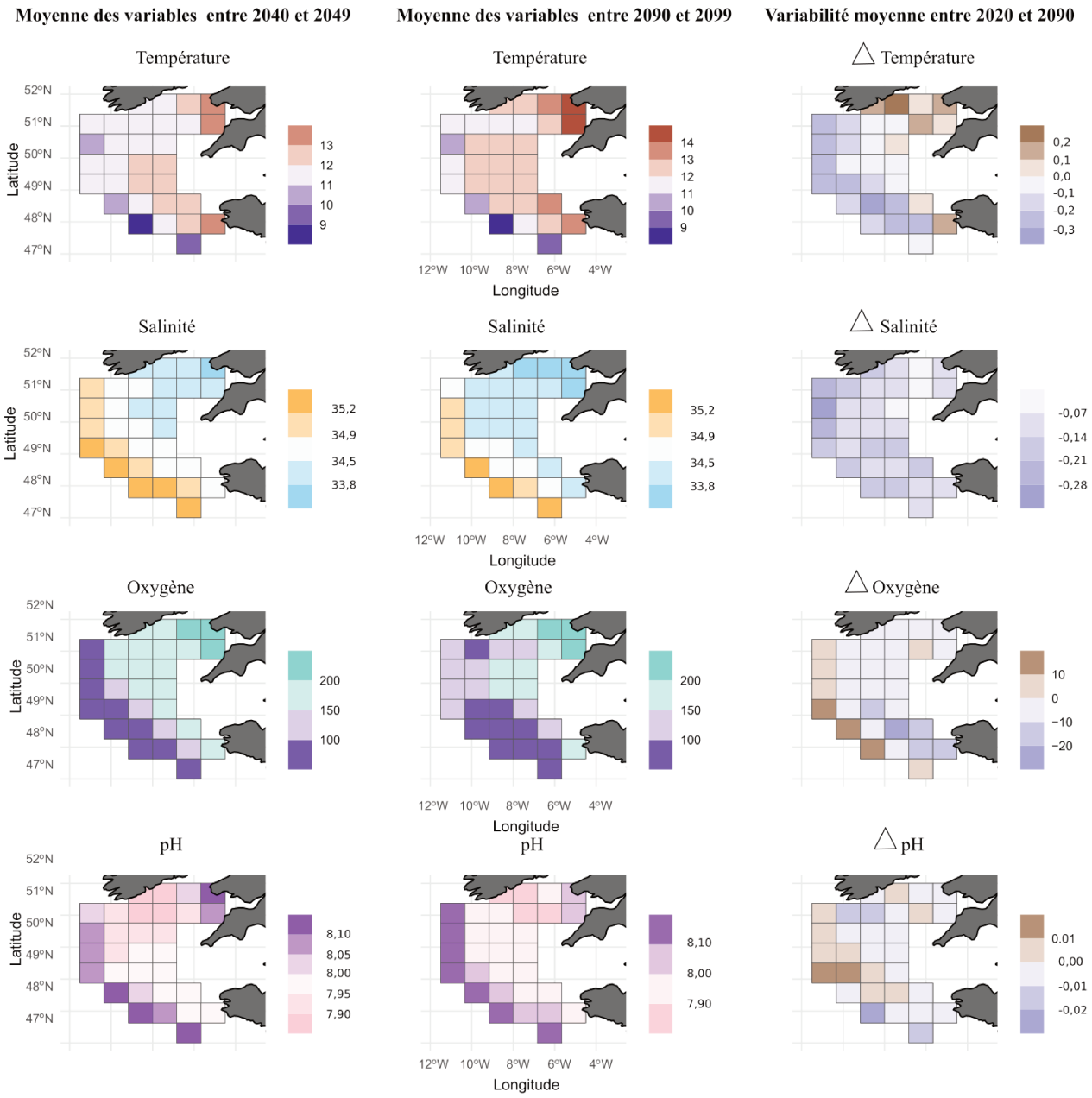


Figure 2.7 : Projections des variables environnementales à l'horizon 2050 (moyenne sur la décennie 2040-2049 ; colonne de gauche) et 2100 (moyenne sur la décennie 2090-2099 ; colonne centrale) et variabilité annuelle moyenne entre la période de référence (2020-2029) et le milieu de la projection (2040-2059 ; colonne de droite) pour la température de fond (°C ; première ligne), la salinité de fond (psu ; deuxième ligne) l'oxygène dissous de fond (mmol/m^3 ; troisième ligne) et le pH (quatrième ligne)
Source POLCOMS-ERSEM

2.3 Caractérisation des communautés de macrofaunes, de leurs stratégies d'histoire de vie et de leurs affinités biogéographiques

Afin de proposer une lecture basée sur les stratégies d'histoire de vie mises en évidence sur la zone et les catégories biogéographiques il a fallu catégoriser les espèces en présence. Les catégories biogéographiques des espèces ont été extraites de la littérature (Jiming, 1982) d'un part. D'autre par afin d'établir un référentiel pour les stratégies d'histoire de vie, l'analyse en **RLQ** de Beukhof *et al.*, 2019 a été étendue à l'ensemble des espèces étudiées afin de classifier les espèces de la zone selon un gradient de stratégie d'histoire de vie (Figure 2.8 ; Tableau 2.6). Cette analyse repose sur l'analyse simultanée de trois bases de données : un tableau en mode **Q** (**p** × **s**) associant les traits pour chacune des espèces **p**, un tableau en mode **R** (**n** × **m**) associant les mesures de variables environnementales **m** par site **n** et un tableau du lien **L** (**n** × **p**) associant les abondance (ou occurrences) des espèces **p** par site **n** (Dray *et al.*, 2014). L'analyse RLQ utilise une analyse de co-inertie afin de produire une ordination simultané de ces trois tableaux permettant d'estimer les associations entre traits et environnement Dolédec *et al.*, 1996. Les résultats de la RLQ montrent une dispersion des espèces selon un gradient de stratégie d'histoire de vie similaire à l'analyse de Beukhof *et al.*, 2019 (Figure 2.8 ; Tableau 2.6). À l'extrémité du gradient associé à des stratégie d'histoire de vie de type *r*, je retrouve les espèces des milieux profonds (*e.g.* stomiiformes, mychtophiformes) ainsi que des espèces de type petits démersaux et petits pélagiques (*e.g.* gobiiformes, atheriniformes, clupeiformes) (Figure 2.8 ; Tableau 2.6). A l'autre extrémité de ce gradient, se retrouvent

des espèces de type stratégie K, dont plusieurs chondrichtyens (*e.g.* chimaeriformes, hexanchiformes) (Figure 2.8 ; Tableau 2.6). Au sein d'un même groupe taxonomique les espèces boréales présentent des valeurs de traits généralement plus stratégie-K que leurs contreparties lusitaniennes. Par exemple pour le groupe des rajiformes, le complexe des *Dipturus* spp. classifié boréal, présente une moyenne de 3,8 selon le premier axe de la RLQ (valeurs élevées associées K, valeurs faibles associées r) là ou le complexe des *Rajidae* spp., majoritairement lusitanien présente une moyenne de 2,0 (Tableau 2.6).

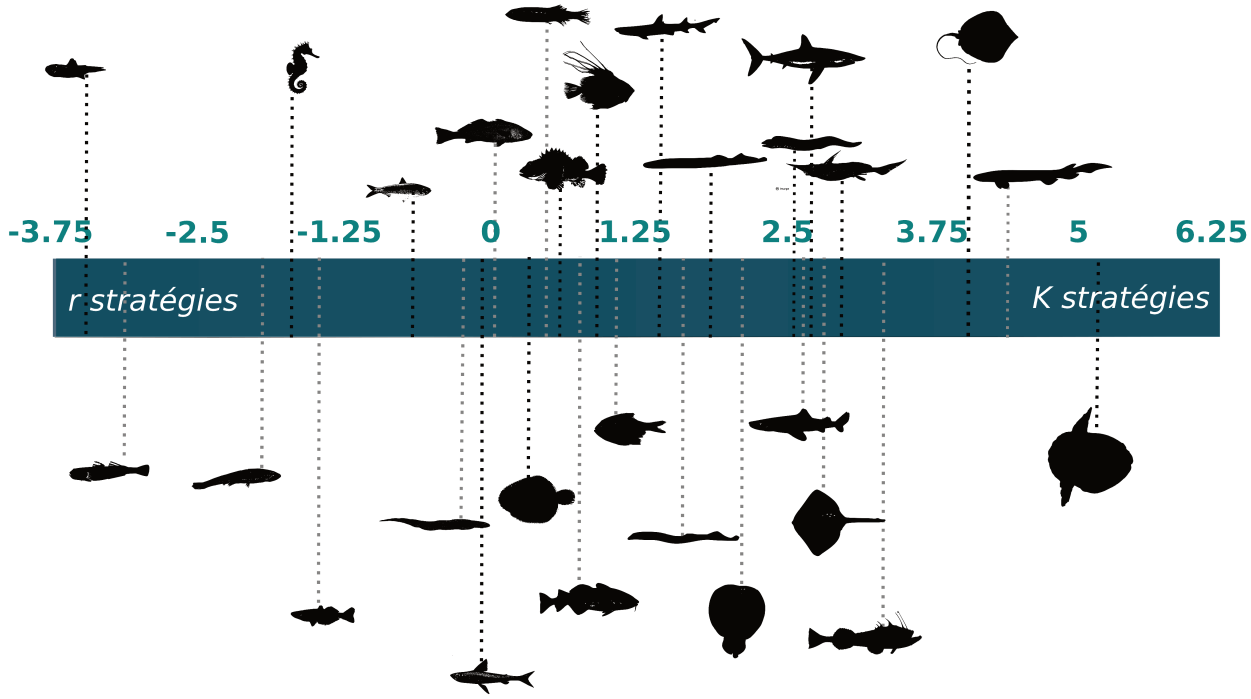


Figure 2.8 : Moyenne des scores du premier axe de la RLQ par grand groupe taxonomique (valeurs moyennes des espèces d'un groupe taxonomique). Les silhouettes correspondent aux groupes taxonomiques listés dans le tableau 2.5

Table 2.6 : Moyennes des scores du premier axe de la RLQ par grand groupe taxonomique et proportion des groupes biogéographiques au sein de ceux-ci.

Taxa	Score moyen des espèces (premier axe de la RLQ)	% Groupe biogéographique		
		Lusitanien	Boréal	Atlantique
Stomiiformes	-3,25	-	-	-
Gobiiformes	-2,65	67	33	0
Myctophiformes	-1,66	-	-	-
Syngnathiformes	-1,53	100	0	0
Atheriniformes	-1,28	100	0	0
Clupeiforme	-0,78	83	17	0
Ophidiiformes	-0,13		-	-
Aulopiformes	-0,02	-	-	-
Perciforme	0,02	66	19	15
Pleuronectiformes	0,40	0	34	66
Osmeriformes	0,60	0	50	50
Scorpaeniformes	0,79	56	33	11
Gadiforme	0,92	35	50	15
Zeiformes	1,05	-	-	-
Beryciformes	1,19	0	0	100
Carcharhiniformes	1,33	86	0	14
Petromyzontiformes	1,49	0	100	0
Myxiniformes	1,87	0	0	100
Torpediniformes	2,36	100	0	0
Anguilliformes	2,53	100	0	0
Squaliformes	2,53	0	0	100
Lamniformes	2,54	0	0	100
Rajiformes	2,61	0	30	70
Chimaeriformes	2,76	0	0	100
Lophiiformes	3,31	100	0	0
Myliobatiformes	3,88	100	0	0
Hexanchiformes	4,01	0	0	100
Tetraodontiformes	5,15	0	0	100

2.4 Éléments clés

- Ce chapitre a permis d'établir et caractériser les principales pressions liées au changement climatique passées en Mer Celtique.
  - Les variables climatiques comme la température et la production primaire ont peu changé au cours des 30 dernières années au global mais leur variabilité est spatialement structurée avec des zones localement impactées par des phénomènes de réchauffement et de refroidissement. Ces informations seront utilisées pour les chapitres 3 et 5.
- Ce chapitre a permis d'établir et caractériser les principales pressions liées au changement climatique futur en Mer Celtique.
  - Les variables climatiques comme la température et la salinité sont amenées à changer de manière importante dans les années à venir, avec un décrochage entre scenarios climatiques à partir de des années 2050. Ces informations seront utilisées pour le chapitre 5.
- Ce chapitre a permis de caractériser les communautés à travers deux filtres de lecture transversaux qui seront utilisés pour chacun des chapitres de la thèse, à savoir les groupes d'affinité biogéographique des espèces et leurs stratégies d'histoire de vie.
  - Les structures des communautés en Mer Celtique sont associées à des stratégies d'histoire de vie suivant une partition *r*-*K*. au sein d'ordre taxonomiques donnés. La répartition des traits selon les stratégies d'histoire de vie associe des espèces boréales à des valeurs de traits stratégie-K tandis que pour le même ordre les

espèces lusitaniennes présentent des valeurs de traits de type stratégie-r. Ces informations seront utilisées pour les chapitres 3, 4 et 5 .

Références

Auber *et al.* (2023). "International bottom trawl survey working group (IBTSWG)". In.

Aumont, Éthé, Tagliabue, Bopp et Gehlen (2015). "PISCES-v2: an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies". In : *Geoscientific Model Development Discussions* 8.2, p. 1375-1509.

Bartolino *et al.* (2024). "Joint ICES-SEAwise workshop to quality assure methods to incorporate environmental factors and quantifying ecological considerations in management strategy evaluation tools (WKEcoMSE)". In : *ICES Scientific Reports* 6.72, p. 1-48.

Beaugrand, Edwards, Raybaud, Goberville et Kirby (2015). "Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes". In : *Nature Climate Change* 5.7, p. 695-701.

Beukhof, Dencker, Pecuchet et Lindegren (2019). "Spatio-temporal variation in marine fish traits reveals community-wide responses to environmental change". In : *Marine Ecology Progress Series* 610, p. 205-222.

Boettiger, Lang et Wainwright (2012). "rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R". In : *Journal of Fish Biology* 81.6, p. 2030-2039.

Brito-Morales *et al.* (2020). "Climate velocity reveals increasing exposure of deep-ocean biodiversity to future warming". In : *Nature Climate Change* 10.6, p. 576-581.

Butenschön *et al.* (2016). "ERSEM 15.06: a generic model for marine biogeochemistry and the ecosystem dynamics of the lower trophic levels". In : *Geoscientific Model Development* 9.4, p. 1293-1339.

Cheng *et al.* (2022). "Past and future ocean warming". In : *Nature Reviews Earth & Environment* 3.11, p. 776-794.

Coupeau et Lecomte (2023). "Rapport de la campagne ORHAGO 23 (Observation des Ressources HAlieutiques benthiques du GOlfe de Gascogne). Côtes de la manche du 8 novembre au 3 décembre 2023". In.

Debastiani, Bastazini et Pillar (2021). "Using phylogenetic information to impute missing functional trait values in ecological databases". In : *Ecological Informatics* 63. Publisher: Elsevier, p. 101315.

Dolédec, Chessel, Ter Braak et Champely (1996). "Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method". In : *Environmental and Ecological Statistics* 3.2, p. 143-166.

Dray *et al.* (2014). "Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation". In : *Ecology* 95.1, p. 14-21.

Froese et Pauly (1992). "progress report on FishBase". In : *ICES Council Meeting*. T. 852, p. 1-6.

Froese et Proelss (2010). "Rebuilding fish stocks no later than 2015: will Europe meet the deadline?" In : *Fish and Fisheries* 11.2, p. 194-202.

Garcia-Soto *et al.* (2021). "An overview of ocean climate change indicators: Sea surface temperature, ocean heat content, ocean pH, dissolved oxygen concentration, arctic sea ice extent, thickness and volume, sea level and strength of the AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation)". In : *Frontiers in Marine Science* 8. Publisher: Frontiers Media SA, p. 642372.

Henson, Beaulieu et Lampitt (2016). "Observing climate change trends in ocean biogeochemistry: when and where". In : *Global Change Biology* 22.4, p. 1561-1571.

Holm (2012). "World War II and the "Great Acceleration" of North Atlantic Fisheries". In : *Global Environment* 5.10, p. 66-91.

HumpHries *et al.* (2023). "Measuring the scientific impact of FishBase after three decades". In : *Cybium* 47.3. Publisher: French Ichthyological Society, p. 213-224.

ICES (2017). "Manual of the IBTS North Eastern Atlantic Surveys". In.

Jiming (1982). "The dominant fish fauna in the North Sea and its determination". In : *Journal of Fish Biology* 20.6, p. 635-643.

Laffargue *et al.* (2021). "Fish and cephalopods monitoring on the Bay of Biscay and Celtic Sea continental shelves". In : *Earth System Science Data Discussions* 2021, p. 1-21.

Lequesne (1999). "Quand l'Union européenne gouverne les poissons: pourquoi une politique commune de la pêche?" In : *Les Études du CERI* 61, p. 1-36.

Maureaud *et al.* (2024). "FISHGLOB_data: an integrated dataset of fish biodiversity sampled with scientific bottom-trawl surveys". In : *Scientific Data* 11.1. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 24.

Mouillot, Graham, Villéger, Mason et Bellwood (2013). "A functional approach reveals community responses to disturbances". In : *Trends in ecology & evolution* 28.3. Publisher: Elsevier, p. 167-177.

Palomares et Pauly (2019). "SeaLifeBase". In : *World Wide Web electronic publication.*

Pinnegar et Platts (2014). "DAPSTOM-an integrated database & portal for fish stomach records". In : *Centre for Environment FAS, Lowestoft, UK.(ed).*

Potier, Savina-Rolland, Belloeil, Gascuel et Robert (2025). "How will the cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea ecosystem?" In : *Science of the Total Environment* 969, p. 178942.

Receveur *et al.* (2024). "Long-term changes in taxonomic and functional composition of European marine fish communities". In : *Ecography* 2024.9, e07234.

Robert, Pawlowski et Kopp (2022). "TrophicCS : Spatialized trophic data of the Celtic Sea continental shelf food web". In : *Ecology* 103.8, e3708.

Sailley *et al.* (2025). "Multiple Models of European Marine Fish Stocks: Regional Winners and Losers in a Future Climate". In : *Global Change Biology* 31.4, e70149.

Schneider *et al.* (2019). "Towards an ecological trait-data standard". In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.12. Sous la dir. d'Orme, p. 2006-2019.

Team (2020). "RA language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical". In : *Computing.*

"The international bottom trawl survey in the North Sea, the Skagerrak and Kattegat" (1997). In : Publisher: ASC 1997-Y.

Thorson *et al.* (2023). "Identifying direct and indirect associations among traits by merging phylogenetic comparative methods and structural equation models". In : *Methods in Ecology and Evolution* 14.5, p. 1259-1275.

Van Vuuren *et al.* (2011). "The representative concentration pathways: an overview". In : *Climatic Change* 109.1, p. 5-31.

Vasquez *et al.* (2023). "EUSeaMap 2023, A European broad-scale seabed habitat map, Technical Report". In.

Chapitre 3

Variabilité passée des communautés biologiques



Raphaël Saunier

La structure fonctionnelle des communautés est-elle modifiée du fait du changement climatique en Mer Celtique ?

En introduction (chapitre 1), j'ai pu mettre en évidence l'ampleur et la diversité des impacts attendus du changement climatique sur la structure des communautés marines et les enjeux associés à leur suivi. L'exploration des données environnementales lors du deuxième chapitre (chapitre 2) a permis de mettre en lumière une variabilité environnementale passée relativement faible en Mer Celtique, en général, mais contrastée, spatialement et temporellement, sur la zone d'étude. Ce chapitre a aussi permis de mettre en place un cadre de lecture quant à l'existence à large échelle de gradients de stratégie d'histoire vie et à leurs associations à des préférendums biogéographiques. L'objectif poursuivi dans ce troisième chapitre sera d'utiliser les contrastes spatiaux et temporels de la variabilité environnementale passée en Mer Celtique afin de mieux comprendre leurs relations avec la structure passée des communautés. Cela se fera par l'analyse de la structure en traits de ces communautés, entendue comme un indicateur direct de la sensibilité de celles-ci à la variabilité environnementale qu'elle soit ou non liée au changement climatique.

3.1 Quelle relation entre vulnérabilité climatique et trait écologique ?

3.1.1 De la vulnérabilité des communautés aux gradients d'histoire de vie

Quelle que soit l'échelle considérée (*e.g.* individu, population, espèce), tous les compartiments biologiques ne réagissent pas de manière égale au changement climatique, certains étant plus

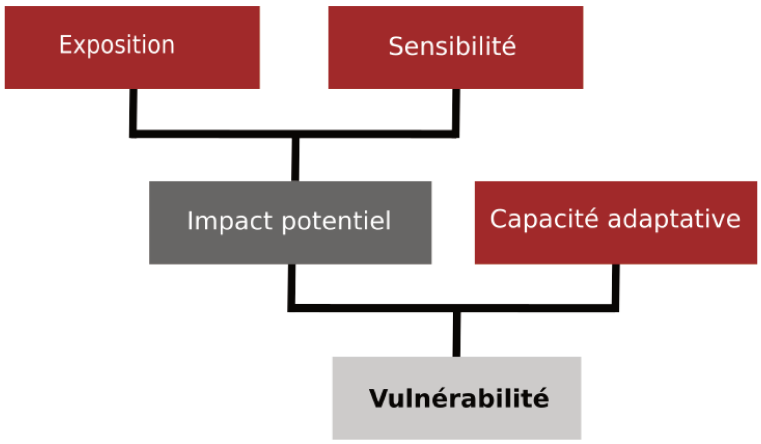


Figure 3.2 : Représentation conceptuelle des composants de la vulnérabilité
Source Johnson et Welch, 2009

vulnérables que d'autres (Foden *et al.*, 2018). La vulnérabilité au changement climatique est définie comme la capacité d'un compartiment biologique à survivre aux effets négatifs du changement climatique auquel il est exposé (Albo-Puigserver *et al.*, 2022), plus le compartiment est vulnérable plus il réagira négativement à ces changements. La vulnérabilité d'un compartiment à cette pression résulte de la combinaison de la sensibilité et de l'exposition de celui-ci au changement climatique (3.2 ; Albo-Puigserver *et al.*, 2022 ; Johnson et Welch, 2009).

D'une part, l'exposition d'un compartiment biologique dépend de facteurs extrinsèques tels que l'amplitude des variations environnementales, la vélocité à laquelle celles-ci ont lieu, mais aussi la connectivité entre environnements (Burrows *et al.*, 2014 ; Burrows *et al.*, 2011). En effet, si des changements climatiques ont lieu pour une région donnée, mais que les régions adjacentes présentent des conditions proches de celles passées sur cette zone, cela réduit l'exposition des compartiments biologiques (Burrows *et al.*, 2014). L'exposition des écosystèmes marins au changement climatique diffère de celle des écosystèmes terrestres, ce qui peut entraîner des réponses biologiques plus importantes en milieu marin (Poloczanska

et al., 2013 ; Poloczanska *et al.*, 2016 ; García Molinos *et al.*, 2017). Malgré un réchauffement global des océans moins rapide, la vélocité des changements climatiques (quelle que soit leur direction) ainsi que les décalages saisonniers des températures sont eux plus importants qu'en milieu terrestre (Burrows *et al.*, 2011). Selon Burrows *et al.*, 2014, la Mer Celtique est identifiée comme une zone où le changement climatique va amener à la disparition de combinaisons de conditions environnementales précédemment présentes sur la zone plutôt qu'à l'apparition de nouvelles combinaisons de conditions environnementales. D'autre part, la sensibilité d'un compartiment biologique est définie comme le degré auquel sa *fitness* est affectée par des changements environnementaux, ainsi que sa capacité adaptative à répondre à ces changements, soit en ajustant sa réponse aux effets délétères du changement climatique, soit en tirant parti des nouvelles opportunités associées à ces changements (Albo-Puigserver *et al.*, 2022). Au niveau mondial, la sensibilité, estimée sur la base d'extinctions passées sur des temps géologiques des espèces au changement climatique, est très variable (Reddin *et al.*, 2020). Les espèces ayant des stratégies d'histoire de vie K sont théoriquement plus sensibles à des pressions environnementales à long terme, ayant des capacités adaptatives moindre en comparaison d'espèces à stratégie d'histoire de vie r. La sensibilité d'un compartiment biologique au changement climatique est difficilement mesurable directement (Bruno Soares *et al.*, 2012). Les méthodes de quantification de cette sensibilité visent à mesurer les réponses biologiques des compartiments à la variabilité environnementale (Ríos *et al.*, 2018, Pacifici *et al.*, 2015). Les réponses biologiques "s'adapter", "se déplacer" ou "périr" ne sont pas observables de la même manière. Des réponses liées au déplacement ou à la mortalité des compartiments biologiques sont observables via des changements de distribution ou d'abondance à l'échelle des communautés, au contraire des réponses liées à l'adaptation

des compartiments biologiques, qui demandent souvent de collecter l'information au niveau spécifique. Je fais l'hypothèse que les réponses biologiques à des pressions environnementales entraînant des changements de distribution ("se déplacer" ou "périr") sur le long terme, soient plus importantes pour les espèces de stratégie K que pour les espèces de stratégie r, qui, du fait de leur temps de génération court, sont plus susceptibles s'adapter (Figure 3.3). D'autre part, je m'attends à ce que ces réponses biologiques sur le court terme, notamment via des phénomènes de mortalité, soient plus fortes pour les espèces de stratégie r, pour des changements environnementaux associés à des valeurs extrêmes. L'amplitude des changements de distribution des espèces dépend donc à la fois de la sensibilité du groupe biologique et de la capacité de mobilité de l'espèce, définie par ses traits morpho-anatomiques et d'histoire de vie. Une nouvelle fois, une association très générale peut être établie entre le gradient r-K de l'histoire de vie et la mobilité des espèces (Figure 3.3). Dans ce chapitre, je me suis focalisée sur deux taxa dont l'intérêt commercial justifie le maintien de longues séries temporelles de données d'abondance : les poissons (téléostéens et chondrichtyens) et les céphalopodes. Les poissons et céphalopodes représentent une part importante de la biomasse, ainsi que l'essentiel des captures commerciales en Mer Celtique. Caractériser leur sensibilité passée afin d'estimer leur vulnérabilité future est donc un enjeu à la fois écologique et économique. En raison de leur augmentation en abondance relative et de leur sensibilité moindre au changement climatique, il est attendu que les invertébrés, dont les céphalopodes, prennent une place de plus en plus importante dans la structure des communautés marines (Rodhouse *et al.*, 2014 ; Caddy et Rodhouse, 1998 ; Hare *et al.*, 2016). La majorité des travaux sur l'impact du changement climatique en milieu marin portent uniquement sur les communautés de poissons (Receveur *et al.*, 2024 ; Beukhof *et al.*, 2019 ; McLean *et al.*, 2021). Dans le

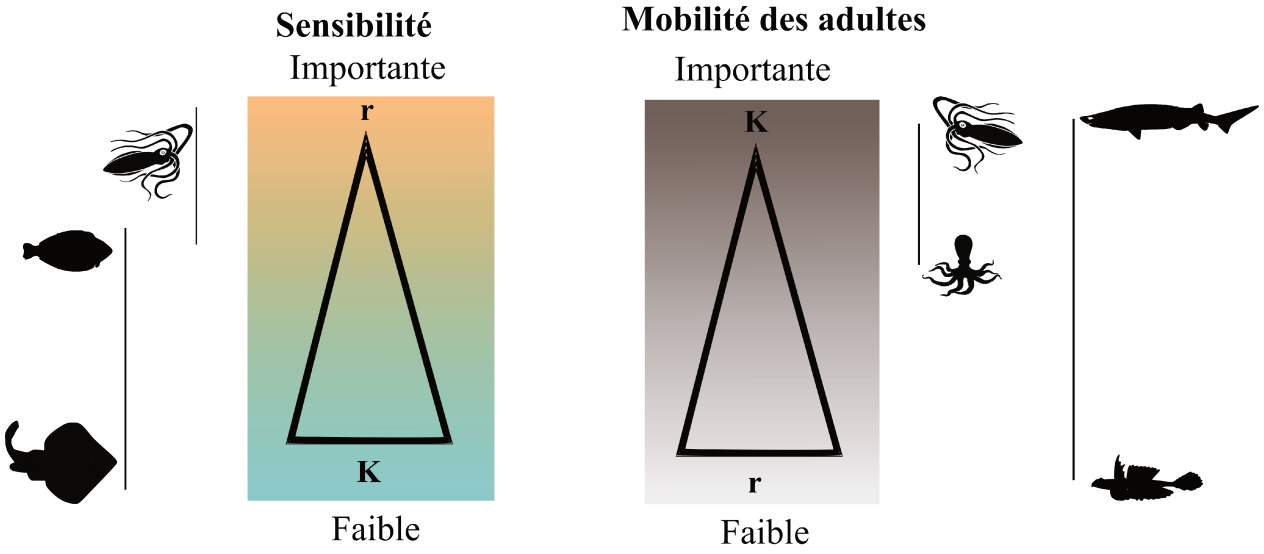


Figure 3.3 : Cadre conceptuel de ce chapitre faisant le lien entre stratégie d'histoire de vie,sensibilité au changement climatique (gauche) et mobilité des individus adultes (droite). Je m'attend à ce que les stratèges K soient plus sensibles aux changements climatiques à long terme (panel de gauche) mais aussi plus mobiles (panel de droite) que les espèces de type stratèges r.

cadre de ma thèse, j'ai fait le choix d'étudier ces deux taxa, mais séparément afin d'isoler les spécificités associées à leur combinaison de traits écologiques, notamment la relation entre taille et niveau trophique élevé chez des espèces particulièrement peu longévives de céphalopodes, ainsi que les différences de mesure des traits écologiques (*e.g.* longueur totale des poissons versus longueur du manteau chez les céphalopodes).

3.1.2 Patrons biogéographiques globaux dans la répartition des traits écologiques des espèces et réponses attendues au changement climatique

Comme évoqué en introduction (paragraphe 1.4.2), les caractéristiques propres aux espèces (*i.e.* traits) suivent des patrons géographiques à l'échelle globale. Cette association entre valeurs de traits et partitionnement biogéographique est en partie conditionnée par des processus de filtrages environnementaux (Pavoine *et al.*, 2011) et observables en milieux terrestres

et marins (Chust *et al.*, 2024 ; Beukhof *et al.*, 2019 ; González-Trujillo *et al.*, 2025 ; Barnagaud *et al.*, 2017 ; Bruelheide *et al.*, 2018). L'observation de ces patrons globaux permet d'émettre des hypothèses sur les types et les valeurs de traits risquant d'être impactés par des changements environnementaux. Il est probable que les traits présentant un fort partitionnement biogéographique associé à des variables climatiques soient plus sensibles aux impacts du changement climatique (Violle *et al.*, 2014). C'est la relation entre traits et variabilité environnementale en Mer Celtique que je vais chercher à quantifier au cours de ce chapitre, afin d'identifier des traits pouvant agir comme indicateurs de la sensibilité des communautés au changement climatique. Une répartition biogéographique à l'échelle mondiale associée aux valeurs de traits écologiques est observable pour plusieurs catégories d'entre eux. J'ai précédemment évoqué l'association entre la stratégie d'histoire de vie, le long d'un gradient de stratégies de K vers r, et la répartition des espèces en milieu marin, des zones polaires aux zones tropicales (Beukhof *et al.*, 2019 ; McLean *et al.*, 2021). Des patrons globaux ont aussi été mis en évidence quant aux dominances de régime alimentaire au sein des différentes éco-régions marines (González-Trujillo *et al.*, 2025 ; Maureaud *et al.*, 2017). Ces auteurs mettent en évidence un degré de généralisme plus élevé dans les communautés de basses latitudes qu'en hautes latitudes (González-Trujillo *et al.*, 2025). De plus, les traits d'habitat étant directement liés à la structure et aux conditions du milieu dans lequel évoluent les espèces, ils paraissent indispensables à considérer dans un contexte de déplacement d'espèces. Par conséquent, j'ai fait le choix d'élargir la gamme des traits écologiques considérés dans ce chapitre pour caractériser nos communautés en incluant des traits alimentaires et d'habitat. Ces choix ont été motivés par l'existence d'un partitionnement spatial suivant un gradient latitudinal de ces traits écologiques, permettant d'associer ces derniers à une

catégorisation boréale/lusitanienne. La relation entre la sensibilité des compartiments biologiques (*e.g.* espèce, communauté) à une variabilité environnementale et ces trois catégories de traits écologiques est conditionnée par différents processus biologiques. Les traits d'histoire de vie, adjoints aux processus de croissance et de reproduction, sont associés au métabolisme des espèces. Le métabolisme d'un compartiment biologique est impacté, notamment pour les ectothermes comme les poissons, par la température du milieu. Par exemple, la structure des protéines permettant le transfert d'oxygène chez les téléostéens est pH- et température-dépendante. L'efficience des transferts d'oxygène au sein des individus va conditionner les compromis énergétiques arbitrant l'attribution de ressources à l'un ou l'autre des processus (*e.g.* croissance, reproduction) au sein d'un organisme (Currie et Evans, 2020). Des conditions environnementales en dehors des optimums environnementaux initiaux des espèces sont donc censés entraîner des variations dans la structure de ces traits d'histoire de vie au sein des communautés (Kelley *et al.*, 2018 ; Currie et Evans, 2020 ; Huang *et al.*, 2021). Le processus d'alimentation dépend lui aussi de compromis énergétiques associés aux taux métaboliques chez les prédateurs, à nouveau température-dépendant. De plus, la productivité de l'écosystème, tout comme les relations proies-prédateurs et prédateurs-compétiteurs, sont elles aussi amenées à être modifiées du fait du changement climatique (Kelley *et al.*, 2018 ; Currie et Evans, 2020 ; Martini *et al.*, 2021). Finalement, les traits écologiques d'habitat (*e.g.* température, profondeur ou salinité moyenne ou gamme de tolérance) sont le reflet direct de la niche écologique des espèces et sont par conséquent directement impactés par des changements environnementaux associés à ces mêmes variables (Currie et Evans, 2020).

3.1.3 Cas d'étude et hypothèses

À l'échelle de la Mer Celtique, du fait du partitionnement spatial de la variabilité environnementale, je fais l'hypothèse que la variabilité des communautés est également spatialement structurée. De plus, je m'attend à des changements principalement caractérisés par des variations liées à l'abondance des espèces de stratégies K (*e.g.* boréalisation/ déboréalisation), en raison d'une sensibilité accrue de ces espèces à la variabilité environnementale à long terme. Le premier objectif de ce chapitre sera d'identifier des zones présentant une variabilité similaire dans leur structure en traits et d'appréhender les moteurs de cette variabilité (*e.g.* gains ou pertes d'espèces en occurrence ou en abondance). Cette approche permettra de savoir si, à l'échelle de la Mer Celtique, il existe bien des phénomènes de variabilité des traits résultant de la relation entre sensibilité et stratégie d'histoire de vie. Dans un second temps, l'identification des moteurs de cette variabilité permettra de mettre en perspective cette variabilité à la lumière des hypothèses globales faites sur la lusitanisation et la boréalisation. Le second objectif de ce chapitre est d'examiner la relation entre la variabilité passée des communautés et les variables environnementales, afin de mettre en évidence le processus de filtrage environnemental et d'identifier les traits écologiques les plus sensibles à ce mécanisme. En effet, je fais l'hypothèse que le filtre environnemental s'intensifie sous l'effet du changement climatique.

3.2 Caractériser l'impact du changement climatique sur la structure des communauté marine à travers des approches par traits

A partir des données d'identification et d'abondance présentées dans le chapitre 2 (paragraphe 2.1.2), j'ai établi une liste d'espèces présentes sur la zone au cours des 28 dernières années (1997-2021). Elle comprenait 194 taxa, dont 178 taxa de poissons et 18 de céphalopodes. Pour caractériser la variabilité des communautés vis-à-vis du changement climatique, j'ai fait le choix de caractériser la variabilité de ces communautés à travers la variabilité de leurs traits écologiques au cours du temps. Toutes les analyses de ce chapitre ont été réalisées sur R (v. 4.2.2 ; R Core Team, 2016).

3.2.1 Quels traits choisir ?

La première étape a été de définir les traits écologiques pour lesquels la variabilité climatique est censée être impactante, à savoir les traits relatifs à l'histoire de vie, au régime alimentaire et à l'habitat des espèces (*cf.* paragraphe 2.1.3). A partir de la littérature (Boucek et Rehage, 2014 ; Frainer *et al.*, 2017 ; Henriques *et al.*, 2017 ; Beukhof *et al.*, 2019 ; Trindade-Santos *et al.*, 2020 ; Frainer *et al.*, 2021 ; Zhao *et al.*, 2022), j'ai identifié 20 traits liés à des fonctions écologiques et biologiques reconnues comme sensibles au changement climatique (Annexe 1, Appendix 1). Ces traits ont été extraits de Fishbase (Froese, 2005) pour les poissons, et de Sealifebase (Palomares et Pauly, 2019) et de la littérature (Guerra et Rocha, 1994 ; Laptikhovsky, 2001 ; Lordan *et al.*, 2001 ; Barratt *et al.*,

2007 ;Quetglas *et al.*, 2010 ; Cuccu *et al.*, 2011 ; Cuccu *et al.*, 2013 ; Salman, 2015 ; Gras *et al.*, 2016 ; Šifner *et al.*, 2018) pour les céphalopodes (*cf.* paragraphe 2.1.3).

La documentation sur les traits écologiques des céphalopodes était bien plus parcellaire que celle disponible pour les poissons. J'ai fait le choix d'éliminer les traits dont les valeurs étaient disponibles pour moins de 75 % des espèces. Afin de réduire les biais liés à la corrélation entre les traits, j'ai effectué une sélection parmi les 20 traits sélectionnés, à l'aide d'un coefficient de corrélation de Spearman et en définissant le seuil de 0,7 (Zurell *et al.*, 2012 ; Zurell *et al.*, 2018). j'ai sélectionné un total de 9 traits écologiques pour les poissons (*i.e.* optimum de température moyenne, gamme de salinité optimale, profondeur maximale, taux de croissance, taille maximale, âge à maturité, fécondité, taille de la descendance et niveau trophique) et 7 traits écologiques pour les céphalopodes (*i.e.* optimum de température moyenne, gamme de température optimale, profondeur maximale, taille maximale, taille à maturité, fécondité et niveau trophique). Pour les espèces n'ayant aucune valeur renseignée pour ces traits, j'ai réalisé une estimation sur la base du taxon le plus proche phylogénétiquement (Figure 3.4, Figure 3.5). Afin de valider cette démarche, j'ai testé la relation entre traits et phylogénie pour les poissons en utilisant la métrique du **K***. Cette démarche permet de tester l'existence ou l'absence d'une relation phylogénétique dans les valeurs de traits des espèces (package *adiv*, function *Kstar*, Blomberg *et al.*, 2003 ; Pavoine et Ricotta, 2013). Celle-ci a permis d'identifier une relation entre phylogénie et traits pour l'ensemble des traits sélectionnés, à l'exception des traits d'habitat.

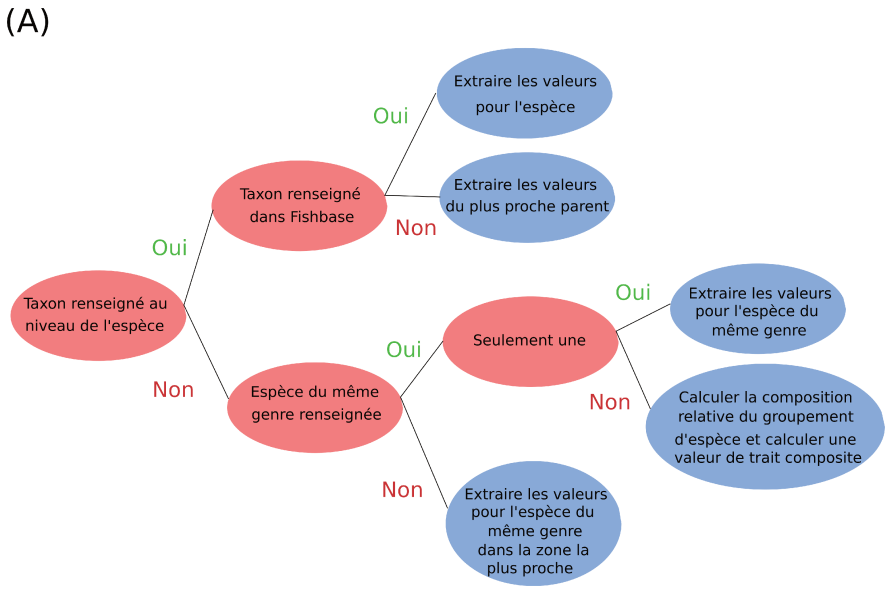


Figure 3.4 : Arbre de décision pour l'attribution des traits écologiques des espèces pour les poissons

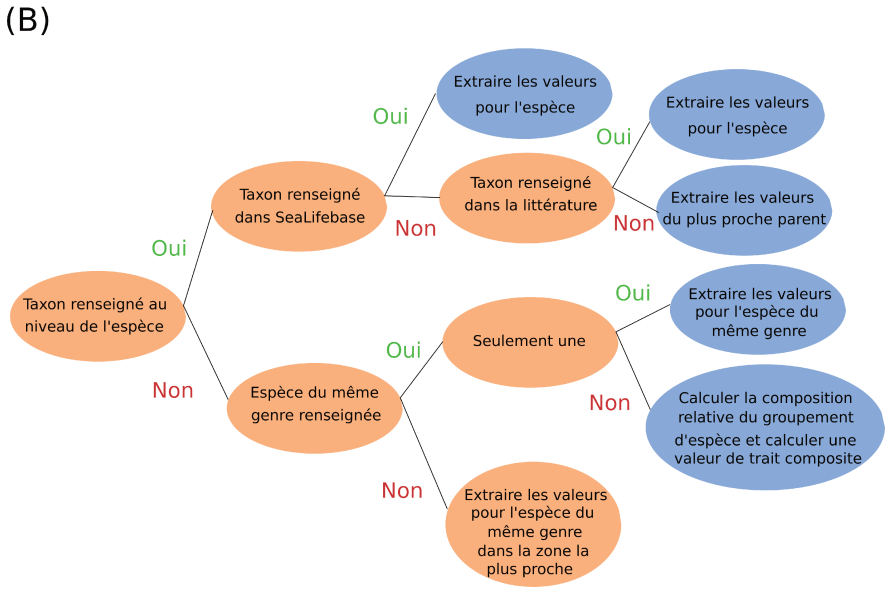


Figure 3.5 : Arbre de décision pour l'attribution des traits écologiques des espèces pour les céphalopodes

Je n'ai pas regroupé les poissons et les céphalopodes pour les analyses du reste du chapitre pour deux raisons principales : (1) certains traits sont mesurés de manière différente d'un taxon à l'autre du fait des différences morpho-anatomiques entre ces groupes taxonomiques

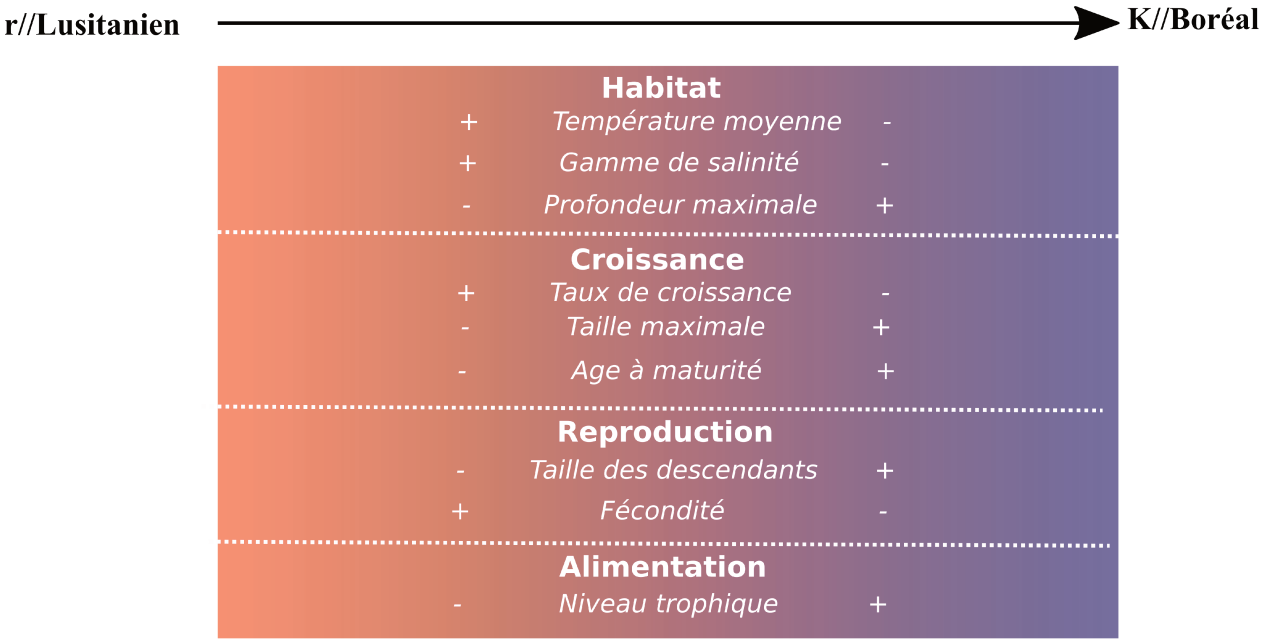


Figure 3.6 : Relation attendue entre les valeurs de traits écologiques et le gradient de stratégie d'histoire de vie et de préférendum biogéographique r/Lusitanien vers K/Boréal. les traits sont classés par catégories, les valeurs élevées sont symbolisées par un '+' tandis que les valeurs de traits faibles sont symbolisées par un '-'.

(*e.g.* taille totale des poissons allant de la tête à la queue mais n'intégrant que la taille du manteau chez les céphalopodes) ; (2) les traits disponibles pour les céphalopodes étant plus restreints, considérer les groupes taxonomiques ensemble aurait restreint l'analyse pour les poissons à un nombre moindre de traits et ce, malgré leur pertinence potentielle. À partir de ce processus de sélection et d'inférence j'ai obtenu une base de données comprenant 178 taxa et 9 traits écologiques pour les poissons et 18 taxa et 7 traits écologiques pour les céphalopodes. J'ai classé ces traits en fonction de leur relation attendue aux variables climatiques (Amelot *et al.*, non soumis, Annexe 1) le long du gradient associant les stratégies d'histoires de vie et les groupes biogéographiques précédemment introduit (Figure 3.6).

J'ai extrait les données environnementales de Copernicus à deux échelles temporelles : (1) semestre d'échantillonnage des données d'abondance et (2) inférence annuelle sur l'année

d'échantillonnage (*cf.* paragraphe 2.1.1). J'ai sélectionné ces échelles temporelles car certains traits écologiques devraient entraîner une sensibilité immédiate de l'espèce à une variabilité environnementale (*e.g.* relations entre traits d'habitats et variables environnementales d'habitats, relation entre traits alimentaires et variables environnementales de productivité de l'écosystème), tandis que d'autres traits devraient être sensibles à des facteurs environnementaux sur des échelles temporelles plus longues (*e.g.* traits de croissance ou de reproduction). Ces temporalités plus longues étant variables d'une espèce à l'autre, et la connaissance de leur cycle de reproduction ou de leur lieu de croissance parcellaire, il est impossible d'obtenir une résolution temporelle complètement en adéquation avec ces processus à l'échelle des communautés. J'ai conduit L'ensemble des analyses de ce chapitre à partir de ces trois bases de données : (1) la matrice espèce-trait, (2) la base de données de campagne regroupant les données d'abondance par année, espèces et stations échantillonnées (*cf.* paragraphe 2.1.2) ainsi que (3) la base de données environnementales par année et station.

3.2.2 Mise en évidence des phénomènes de boréalisation et lusitanisation via le *turn-over* spatio-temporel des traits

Le premier des objectifs de ce chapitre était de dégager des zones présentant une variabilité similaire de leur structure en traits et d'appréhender les moteurs de cette variabilité (*e.g.* gains ou pertes d'espèces, en occurrence ou en abondance). Cette approche avait pour but de déterminer si, à l'échelle de la Mer Celtique, il existe bien des phénomènes de variabilité des traits résultant de la relation entre sensibilité et gradient de stratégie d'histoire de vie. Dans un second temps, l'identification des moteurs de cette variabilité devait permettre de mettre

en perspective cette variabilité à la lumière des hypothèses globales faites sur la lusitanisation et la boréalisation des communautés en place. Les moyennes pondérées par la communauté des traits écologiques (*Community Weighted Means, CWM*) sont régulièrement utilisées afin de déterminer comment la variabilité environnementale influe sur les stratégies fonctionnelles des espèces (Muscarella et Uriarte, 2016). Étudier la variabilité des *CWM* permet de suivre la variabilité spatio-temporelle de la structure des communautés, conditionnée par (1) la capacité des espèces à supporter des conditions environnementales changeantes, (2) leur capacité à se déplacer lorsque les conditions environnementales se situent en dehors de leur niche écologique. Les *CWM* dans ce chapitre sont calculés par station, année et grands groupes taxonomiques (poissons et céphalopodes) à partir de la base de données d'abondance et de la matrice de traits. Les *CWM* ont été calculés en utilisant la fonction *dbFD()* du package *FD* (Laliberté et Legendre, 2010 ; Laliberté *et al.*, 2014). Dans un premier temps, j'ai exploré la variabilité temporelle des *CWM* en ajustant des modèles linéaires pour chacun des rectangles de la grille d'analyse présentée dans le chapitre 2 (*cf.* paragraphe 2.2.1). Pour ce faire, j'ai utilisé des régressions linéaires multiples afin de comparer spatialement ces tendances. Pour prendre en compte le biais dans les seuils de significativité associés à ces comparaisons multiples j'ai appliqué une correction de Bonferonni aux *p-values* avec un seuil de 0,05 (Jafari et Ansari-Pour, 2018). Pour identifier des patrons convergents dans les tendances temporelles de CWM, des clusters ont été définis par la méthode des *k-means*. J'ai exploré le nombre optimal de clusters en utilisant la fonction *fviz nbclust*() du package *factoextra* (10.32614/CRAN.package.factoextra). L'ensemble de cette démarche méthodologique m'a permis d'identifier des tendances temporelles de *CWM* et leurs structurations spatiales, mais pas d'en identifier la cause. Au regard des hypothèses initiales faites sur la relation

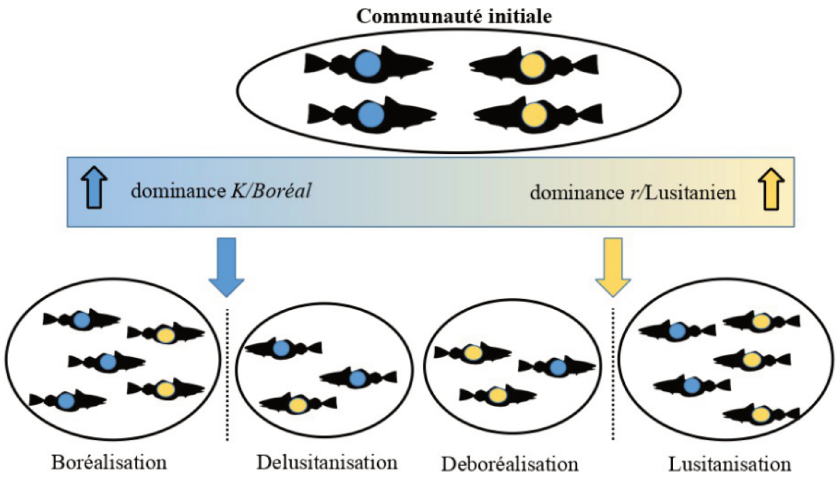


Figure 3.7 : Représentation schématique des processus de (de)-boréalisation/(de)-lusitanisation conduisant à des changements dans la valeur moyenne des traits des communautés (CWM). Les espèces boréales sont représentées par un point bleu tandis que les espèces lusitaniennes sont représentés par un point jaune.

entre chaque trait écologique, stratégie d'histoire de vie et groupe biogéographique, j'ai tenté d'associer ces tendances à des processus dirigés par le changement climatique. À savoir, des processus de (dé-)boréalisation ou de (dé-)lusitanisation qui peuvent aussi bien être associés à l'augmentation en abondance ou en occurrence d'espèces ayant des valeurs de traits associées à l'un des groupes biogéographiques ou bien à la diminution en abondance ou en occurrence d'espèces ayant des valeurs de traits associées à l'un des groupes biogéographiques (Figure 3.7).

Pour déterminer lequel de ces processus dirige la variabilité spatio-temporelle observée dans la structure des traits écologiques, des indices de dissimilarité ont été utilisés. J'ai utilisé un indice de Jaccard pour estimer le *turn-over* en occurrence et un indice de Ruzicka

pour estimer le *turn-over* en abondance (Legendre, 2014 ; Legendre, 2019). Ces indices de dissimilarité permettent de déterminer le degré de changement de la communauté entre deux pas de temps ou deux localisations. Plus spécifiquement, cela permet de déterminer la dissimilarité (D) grâce au ratio des espèces majoritaires (en abondance ou occurrence) lors du premier pas de temps par rapport au second (B, perte d'espèces) et le ratio des espèces majoritaires (en abondance ou occurrence) lors du second pas de temps par rapport au premier (C, gains d'espèces), sur les abondances communes entre les deux périodes (C) (Équation 3.1).Ces indices varient entre 0 (pas de *turn-over*) et 1 (*turn-over* total).

$$(D = (B + C)/(A + B + C)) \tag{3.1}$$

J'ai calculé les indices de dissimilarité entre les premières cinq années de la période d'études (*i.e.* 1997-2001), ma période de référence, et les quatre pas de temps suivants : 2002-2006 ; 2007-2011 ; 2012-2016 ; 2018-2021. J'émets l'hypothèse qu'un *turn-over* résultant à des gains d'espèces et une augmentation de valeurs de traits associés r-stratégie/lusitanien indiquerait une lusitanisation de la communauté. De manière similaire, un *turn-over* résultant de gains d'espèces et une augmentation de valeurs de traits de type K-stratégie/boréal serait indicateur d'une boréalisation de la communauté. Au contraire, des changements résultant de pertes d'espèces et d'une diminution des valeurs de trait de type r-stratégie/lusitanienne suggéreraient une dé-lusitanisation de la communauté ou sa dé-boréalisation dans le cas de diminution des valeurs de type K-stratégie/boréales. Pour cette analyse, j'ai utilisé la fonction *TBI()* du package *adespatial* (Dray, 2016).

3.2.3 Relation entre *CWM* et variables environnementales

Le second objectif de ce chapitre était d'établir un lien entre la variabilité passée des communautés et les variables environnementales. Pour ce faire, j'ai déterminé les moteurs abiotiques et biotiques associés à la variabilité des *CWM* à l'aide de *Random Forest* spatialisés ou non, pour prendre en compte l'auto-corrélation spatiale lorsque celle-ci était présente. Mon objectif était de déterminer la contribution relative des différentes variables environnementales aux *CWM* des traits écologiques (en utilisant chacun des *CWM* individuellement comme variable réponse). Pour ce qui est des variables explicatives (variables environnementales biotiques et abiotiques), j'ai utilisé une procédure de sélection en amont des *Random Forest* afin de conserver les variables les plus contributrices individuellement et non corrélées, parmi les 34 variables environnementales initiales. Cette analyse s'est faite en utilisant la fonction *select07()* du package *mecofun* (Zurell *et al.*, 2012 ; Zurell *et al.*, 2018). Cette fonction calcule les indices de corrélation de Spearman entre chaque variable environnementale, puis estime la contribution de chacune des variables environnementales à la variable réponse considérée et sélectionne les plus contributrices et moins corrélées (Spearman $< 0{,}7$). J'ai calculé la distance entre chacune des stations échantillonnées en utilisant la distance géodésique de la fonction *geodist()* du package *geodist* (Padgham *et al.*, s. d.). Des modèles de Random Forest spatialisés et non spatialisés ont été appliqués à chacun des *CWM* en utilisant respectivement les fonctions *rf()* et *rf spatial()* du package *spatialRF* (Wright *et al.*, 2024 ; Benito, 2022), avec des valeurs seuil de distance de : 10,000 ; 25,000 ; 50,000 ; 100,000, et 250,000. Par la suite, j'ai appliqué une optimisation des hyper-paramètres des *Random Forest* en utilisant la fonction *rf tuning()* du package *spatialRF* (Wright *et al.*, 2024 ; Benito,

2022). j'ai sélectionné les modèles de Random Forest spatialisés dans le cas où les résidus étaient spatialement auto-corrélés et les Random Forest non spatialisés dans le cas inverse. Les *Random Forest* fournissent des estimations de la contribution relative des variables environnementales (*Random Forest* spatialisées et non spatialisées) et des prédicteurs spatiaux (*Random Forest* spatialisées seulement) sur un nombre donné de *run* (ici n=30). Finalement, j'ai extrait ces estimations, ainsi que les courbes de réponse des *CWM* et les contributions locales de chacune des variables environnementales des modèles finaux, afin de visualiser le type de relation entre *CWM* et variable environnementale et les zones où ces relations étaient les plus fortes.

3.2.4 Estimer la robustesse des tendances spatio-temporelles de traits comme indicateurs d'impact du changement climatiques à la variabilité intra-spécifique des traits écologiques

Le développement d'approches par traits à large échelle (*e.g.* éco-région, global) s'est heurté à l'une des limites les plus courantes en macro-écologie : le manque de données. Ainsi, s'il est possible d'inférer la relation directe entre variables environnementales et traits mesurés directement sur des individus capturés de manière régulière au cours du temps, à des échelles spatiales relativement restreintes, il est plus difficile d'obtenir ce type de données à des échelles larges. Les approches fonctionnelles en macro-écologie (ou biogéographie fonctionnelle) font généralement l'hypothèse que la variabilité inter-spécifique des traits est plus importante que la variabilité intra-spécifique, voire individuelle (les valeurs de traits d'un individu varient au cours de sa vie). Cette hypothèse permet d'utiliser des valeurs de trait établies au niveau

de l'espèce, ou bien d'utiliser des valeurs individuelles acquises à un autre pas de temps ou sur une autre zone géographique. Ce type d'information est disponible en *open access* pour la plupart des taxa et pour un grand nombre de traits. Cependant, cette variabilité existe. Dans le cas de la Mer Celtique et des données de campagnes halieutiques, il était possible de tester cette hypothèse pour un trait particulier, à savoir la taille, sur ma grille de référence (grille de rectangle de 5000km^2 et 30 années, *cf.* paragraphe 2.2.1). Pour cela, j'ai reconstruit les tendances temporelles de la taille moyenne au sein de chacun des 31 rectangles de ma grille, en fixant la valeur de taille moyenne (1) par espèce (équivaut aux approches en macro-écologie) (2) par espèce et par station (estimation de la variabilité spatiale du trait) (3) par espèce et par année (estimation de la variabilité temporelle du traits) (4) pas espèce année et station (estimation de la variabilité spatio-temporelle du trait). La variabilité d'un trait seul n'est pas représentative de la variabilité de l'ensemble des traits. Certains traits sont plus sujets à des processus de plasticité ou d'évolution que d'autres (Ahrens *et al.*, 2021). Par conséquent, je ne peux pas considérer que les résultats obtenus pour la taille moyenne soient transposables aux autres traits mais apportent, en revanche, des pistes de réflexion quant à la surestimation/sous-estimation des signaux de traits à l'échelle de communautés.

3.3 Explorer la variabilité des traits au sein des communautés

Le premier objectif de ce chapitre était d'isoler des zones présentant une variabilité similaire dans leur structure en traits et d'identifier les moteurs de cette variabilité (*e.g.* gains ou pertes d'espèces en occurrence ou en abondance). Deux clusters spatiaux distincts ont été obtenus pour les poissons. Le premier comprend la zone Nord-Est relativement côtière, tandis

que le second inclut les rectangles localisés sur la pente océanique au Sud de notre zone d'étude (Figure 3.8). Du point de vue de la variabilité temporelle des traits, le premier des clusters est caractérisé par des augmentations significatives de l'âge à maturité (2 sur 17 rectangles, pente = 0,02 ; pente = 0,02), du niveau trophique (1 sur 17 rectangles, pente = 0,01) et de la profondeur maximale (2 sur 17 rectangles, pente = 19,78 ; pente = 47,70), et une diminution significative du taux de croissance (1 sur 17 rectangles, pente = -0,02). L'ensemble des tendances observées semble indiquer une augmentation dans la dominance des traits de type K-stratégie/boréal ou une diminution dans la dominance des traits de type r-stratégie/lusitanien.

Le second cluster était caractérisé par une diminution significative de la taille maximale (7 sur 14 rectangles, pente = -1,87 ; pente = -1,62 ; pente = -1,17 ; pente = -2,71 ; pente = -2,43 ; pente = -3,26 ; pente = -2,77), âge à maturité (7 sur 14 rectangles, pente = -0,01 ; pente = -0,02 ; pente = -0,01 ; pente = -0,02 ; pente = -0,02 ; pente = -0,02 ; pente = -0.01), fécondité (4 sur 14, pente = -0,05 ; pente = -0,04 ; pente = -0,09 ; pente = -0,08), niveau trophique (6 sur 14, pente = -0,02 ; pente = -0,01 ; pente = -0,02 ; pente = -0,02 ; pente = -0,03 ; pente = -0,02), profondeur maximale (2 sur 14, pente = -35,11 ; pente = -41,22) et une augmentation de la température moyenne (1 sur 14, pente = 0,03). À l'exception de la diminution de la fécondité, l'ensemble de ces tendances semblent indiquer soit une diminution des espèces K-stratégie/boréales, soit une augmentation des espèces r-stratégie/lusitanienne pour le second cluster.

En termes de *turn-over*, les indices de dissimilarité ont mis en évidence une variabilité temporelle principalement caractérisée par des changements d'abondances et non d'occurrences au cours du temps, avec des augmentations d'abondance au cours du temps pour les

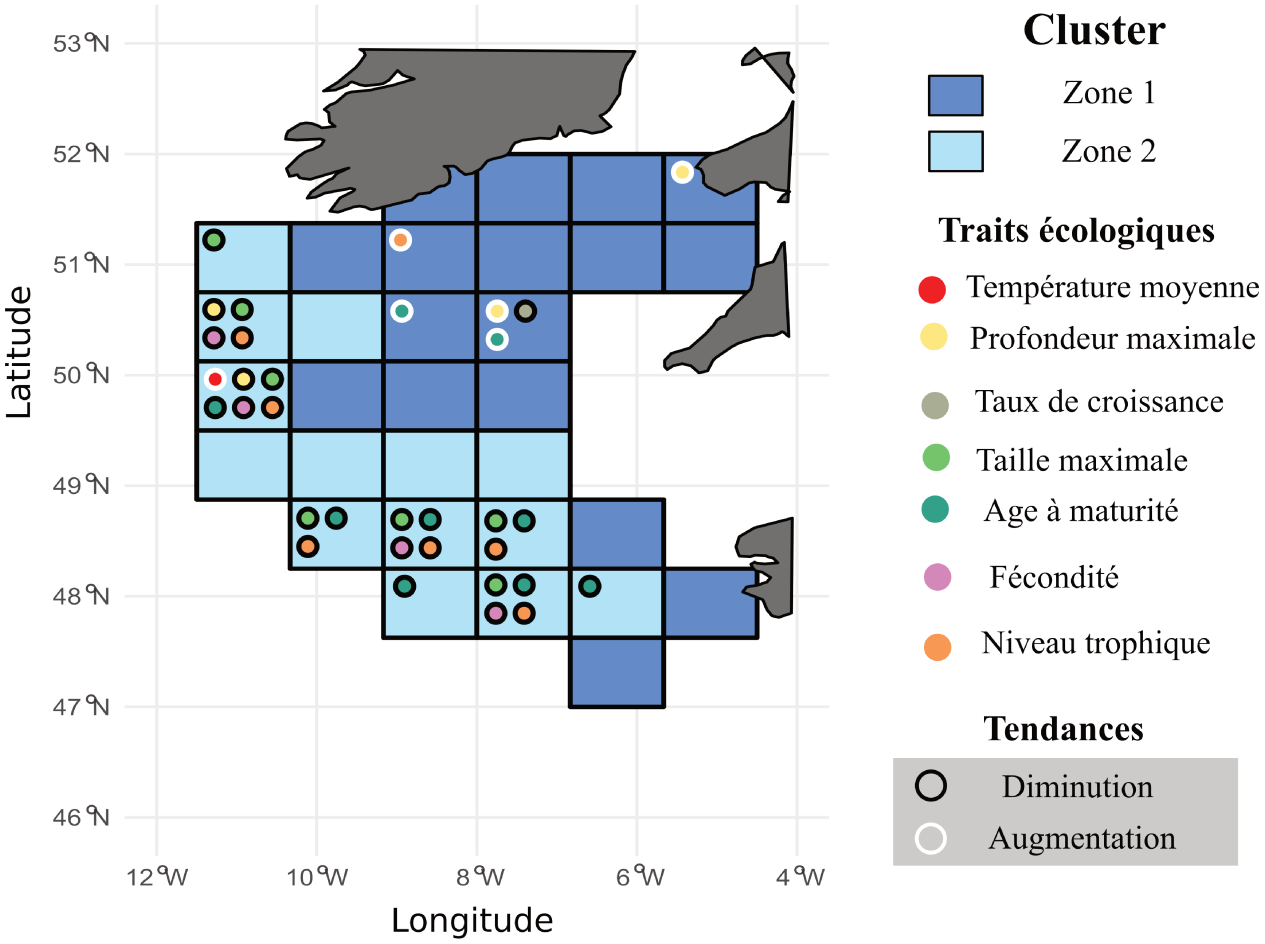


Figure 3.8 : Tendances significatives des *CWM* (cercles) pour les poissons. La couleur du cercles correspond au trait écologique considéré tandis que la couleur du contour correspond à une augmentation (blanc) ou à une diminution (noir). Les couleurs des rectangles correspondent au cluster auquel ils appartiennent.

Table 3.1 : *Turn-overs* temporels des communautés de poissons au sein des zones identifiées grâce aux clusters de tendances de CWM. Indice de dissimilarité de Ruzcika (abondance) et Jaccard (occurrence) : processus caractéristique (gain : + ; perte : -), valeur (dissimilarité [gain/perte]) par période temporelle et p.value.

Période		t1-t2	t1-t3	t1-t4	t1-t5
Zone 1					
Ruzcika	signe	-	+	+	+
	dissimilarité	0,70 [0,28/0,42]	0,79 [0,61/0,18]	0,84 [0,58/0,26]	0,84 [0,67/0,17]
	p.value	0,37	0,01	0,09	< 0,01
Jaccard	signe	+	+	+	+
	dissimilarité	0,35 [0,16/0,19]	0,32 [0,17/0,15]	0,33 [0,20/0,13]	0,39 [0,27/0,12]
	p.value	0,39	0,68	0,09	< 0,01
Zone 2					
Ruzcika	signe	-	+	+	+
	dissimilarité	0,75 [0,24/0,51]	0,68 [0,52/0,16]	0,77 [0,43/0,34]	0,86 [0,68/0,18]
	p.value	0,05	< 0,01	0,62	< 0,01
Jaccard	signe	-	+	-	+
	dissimilarité	0,36 [0,16/0,20]	0,37 [0,21/0,16]	0,32 [0,14/0,18]	0,34 [0,17/0,17]
	p,value	0,4	0,31	0,28	0,97

deux clusters (Tableau 3.1). Cela semble indiquer une boréalisation des communautés au sein du Cluster 1 et une lusitanisation des communautés au sein du Cluster 2.

Malgré la période temporelle relativement courte (23 ans) et l'étendue spatiale modérée de notre zone d'étude, j'ai pu identifier des patrons spatiaux dans la variabilité temporelle des communautés de poissons. Mes résultats mettent en évidence un gradient Nord-Est/Sud-Ouest de la variabilité des traits. Ce gradient est cohérent avec les précédentes études sur la zone, démontrant un gradient nord-sud K-boréal r-lusitanien dans l'Atlantique Nord-Est (Frainer *et al.*, 2017 ; Beukhof *et al.*, 2019). Pour les poissons, le processus de boréalisation a été observé sur la région centrale-Est de notre zone d'étude, celle-ci étant aussi la plus côtière. Cette zone présente les niveaux d'upwelling les plus élevés de la zone d'étude (Salois *et al.*, 2022). Les zones d'upwelling possèdent des eaux plus froides et plus riches et

sont souvent considérées comme des refuges potentiels pour les espèces craignant le réchauffement climatique (Angeles-Gonzalez *et al.*, 2024). Nos résultats révèlent des patrons opposés dans les changements de dominance des traits sur ces deux zones, mais tous caractérisés par des augmentations d'abondance d'espèces plutôt que des changements d'occurrence. J'explique ce résultat par deux processus majeurs. D'une part, des changements de distribution d'espèces, induits par le changement climatique, résultent en une redistribution globale des espèces (Le Luherne *et al.*, 2024). Bien qu'à l'échelle globale, ce type de redistribution soit censée engendrer des déclins dans l'abondance des espèces marines (Lotze *et al.*, 2019 ; Blanchard et Novaglio, 2024), des augmentations localisées d'abondances sont attendues sur les écosystèmes de hautes latitudes et latitudes intermédiaires (Pecuchet *et al.*, 2020), à l'instar de la Mer Celtique. Ces augmentations devraient être principalement dues à la prolifération d'espèces généralistes dans ces zones. Les espèces généralistes sont considérées comme plus résilientes au changement climatique que les espèces spécialistes au sein des communautés (Hayes *et al.*, 2024). En Mer Celtique, cela pourrait entraîner des augmentations d'abondance accompagnées d'une simplification des relations trophiques et de la structure de communautés. D'autre part, une diminution de la pression de pêche, au cours des deux dernières décennies, a mené à une reconstitution progressive des stocks d'espèces commerciales dans cette région (Hernvann et Gascuel, 2020). Après la surexploitation des stocks sur cette zone au cours de la deuxième moitié du 20me siècle, la mise en place de mesures de gestion a mené à la reconstruction progressive des biomasses au cours du 21me siècle (Hernvann et Gascuel, 2020 ; Kempf *et al.*, 2022). Quant aux céphalopodes, trois clusters ont été obtenus (Figure 3.9). Le premier cluster comprend les rectangles les plus proches de la côte ainsi que quelques rectangles au centre et au sud de la Mer Celtique. Les tendances observées

sur ce cluster indiquent une diminution significative de la taille maximale (2 rectangles sur 17, pente = -0,72 ; pente = -1,20), du niveau trophique (1 sur 17 rectangles, pente = -0,02), de la température moyenne (1 sur 17 rectangles, pente = -0,10) et une augmentation de la profondeur maximale (1 sur 17 rectangles, pente = 6,97). Le second cluster inclut la majeure partie de la zone profonde ainsi que certains rectangles centraux. Cependant, un seul des 13 rectangles de ce cluster présente une tendance significative avec une diminution de la température moyenne privilégiée des communautés de céphalopodes (pente = -0,10). Le troisième cluster est constitué d'un unique rectangle, situé à l'extrémité sud et présentant une tendance significative avec une augmentation de la taille à maturité (pente = 0,26). En étudiant les changements de communauté au cours du temps, les signaux associés à la sensibilité des espèces suivent ceux associés à leurs capacités de dispersion (Donelson *et al.*, 2019). Si les espèces sont hautement sensibles à des changements environnementaux induits par le changement climatique, elles devraient se déplacer selon de leur capacité de dispersion. J'ai émis l'hypothèse que des changements de distribution devraient être observés pour les groupes les plus sensibles et mobiles, tandis qu'une diminution d'abondance ou d'occurrence devrait être observée pour les espèces les plus sensibles mais moins mobiles. Cela mènerait à une stratégie d'évitement des zones de réchauffement par les espèces de type K-boréales (Pierce *et al.*, 2008). Par conséquent, il semble cohérent que les espèces de céphalopodes considérées comme moins sensibles au changement climatique démontrent une variabilité de leurs communautés moindre et surtout moins directionnelle que celle des poissons (Quetglas *et al.*, 2016).

Les résultats obtenus pour les céphalopodes suggèrent une diminution de la fécondité associée à une augmentation de la taille maximale et du niveau trophique dans les zones les plus profondes, exposées à un réchauffement relativement rapide. Ces résultats ne corres-

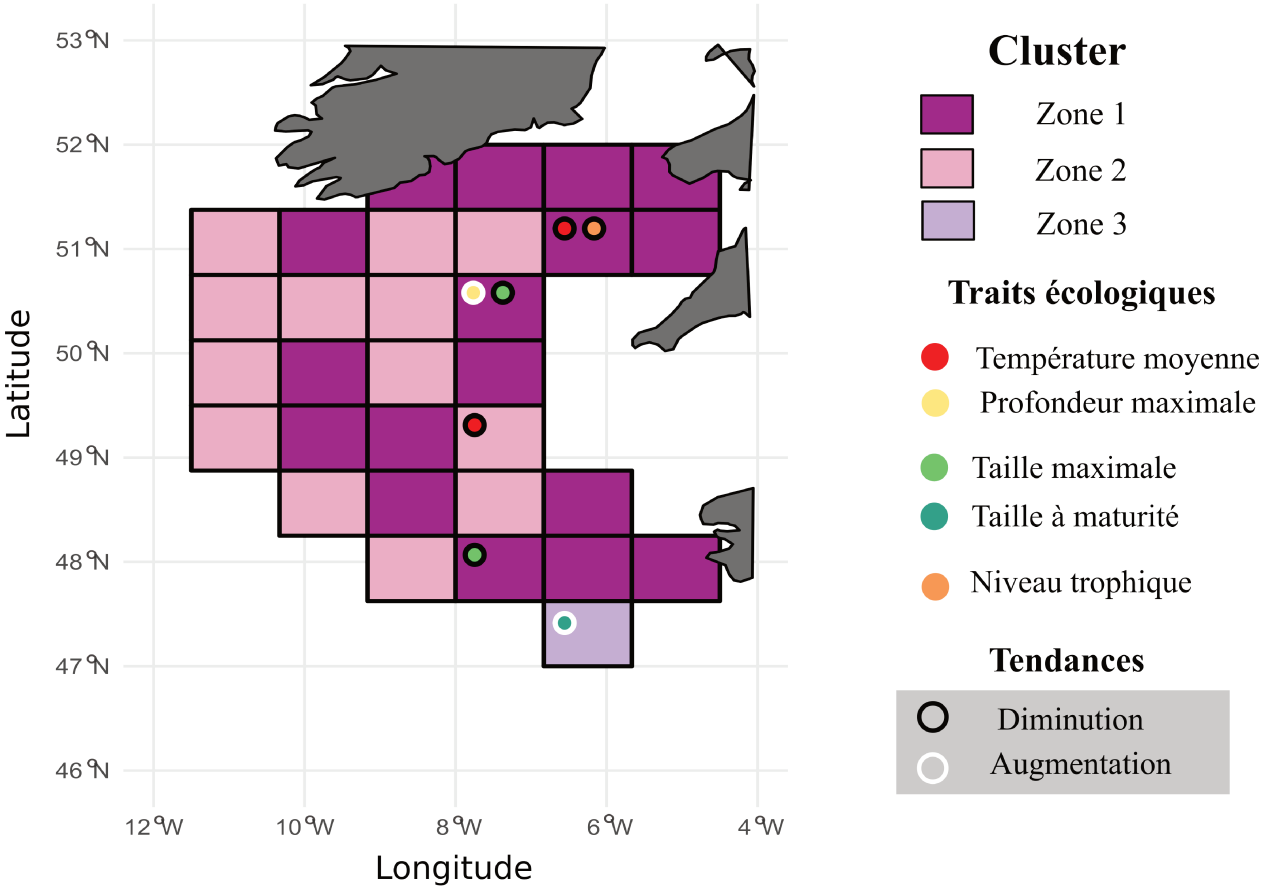


Figure 3.9 : Tendances significatives des *CWM* (cercles) pour les céphalopodes. La couleur du cercles correspond au trait écologique considéré tandis que la couleur du contour correspond à une augmentation (blanc) ou à une diminution (noir). Les couleurs des rectangles correspondent au cluster auquel ils appartiennent.

pondent pas à mes hypothèses initiales sur l'augmentation des valeurs de traits de type r, au détriment des valeurs de type K dans ces zones. De plus, les tendances observées pour les céphalopodes suggèrent une augmentation des stratégies r associée à des traits d'habitat plutôt boréaux. Cela va à l'encontre des observations et hypothèses faites pour les poissons. A la différence des espèces de poissons de mon jeu de données, les céphalopodes ont une durée de vie relativement homogène entre espèces. Ainsi l'association entre des valeurs élevées de taux de croissance et une durée de vie réduite, habituelle chez les poissons, ne s'applique pas à ce taxon (Tan *et al.*, 2019). À l'instar des poissons, on s'attend bien à une augmentation du taux de croissance dans les zones les plus chaudes et productives pour les céphalopodes. Mais cette augmentation du taux de croissance est dissociée chez les céphalopodes des diminutions des valeurs de taille maximale ou de niveau trophique habituellement observées chez les poissons. Pour les céphalopodes, les indices de dissimilarité semblent également indiquer des augmentations principalement d'abondance au cours du temps (Tableau 3.2). Ces résultats sont cohérents avec la dynamique attendue des populations d'invertébrés sur la zone. Les céphalopodes, et autres invertébrés comme les crustacés, ont historiquement été moins exploités commercialement. Mais ils prennent une part de plus en plus importante dans les communautés marines ainsi que dans les prises de pêche (Rodhouse *et al.*, 2014 ; Caddy et Rodhouse, 1998 ; Hare *et al.*, 2016).

3.4 Relier traits écologiques et variabilité environnementale

Le second objectif de ce chapitre était d'anticiper les changements dans la structure des communautés à venir en décrivant leur réponse au processus de filtrage environnemental par le

Table 3.2 : *Turn-overs* temporels des communautés de céphalopodes au sein des zones identifiées grâce aux clusters de tendances de *CWM*. Indice de dissimilarité de Ruzcika (abondance) et Jaccard (occurrence) : processus caractéristique (gain : + ; perte : -), valeur (dissimilarité [gain/perte]) par période temporelle et p.value.

Période		**t1-t2**	**t1-t3**	**t1-t4**	**t1-t5**
Zone 1					
Ruzcika	signe	+	+	+	+
	dissimilarité	0,63 [0,49/0,14]	0,78 [0,73/0,05]	0,75 [0,68/0,07]	0,85 [0,71/0,14]
	p.value	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
Jaccard	sign	+	+	+	+
	dissimilarité	0,29 [0,16/0,13]	0,28 [0,17/0,11]	0,27 [0,22/0,05]	0,28 [0,20/0,08]
	p.value	0,71	0,3	< 0,01	0,13
Zone 2					
Ruzcika	signe	+	+	+	+
	dissimilarité	0,77 [0,50/0,27]	0,79 [0,55/0,24]	0,79 [0,64/0,15]	0,79 [0,72/0,07]
	p.value	0,27	0,12	< 0,01	<0,01
Jaccard	signe	+	+	+	-
	dissimilarité	0,28 [0,17/0,11]	0,27 [0,17/0,10]	0,30 [0,19/0,11]	0,21 [0,10/0,11]
	p.value	0,44	0,42	0,06	0,77

passé. Pour cela, j'ai cherché à établir un lien entre la variabilité des communautés et les variables environnementales dans le passé et à identifier des traits écologiques répondant à ces variations environnementales passées. La plupart des relations entre *CWM* et variables environnementales amenaient à une auto-corrélation spatiale des résidus, justifiant la sélection des modèles de *Random Forest* spatialisés, à l'exception des traits de fécondité, gamme de salinité et température moyenne pour les poissons et de température moyenne pour les céphalopodes pour les lesquels j'ai sélectionné les *Random Forest* non spatialisé (Figure 3.10 ; Figure 3.11). Dans mes modèles, la salinité, la profondeur et les prédicteurs spatiaux expliquaient la plus grande part de variance des *CWM*, quelque soit le taxon (Figure 3.10 ; Figure 3.11). Les courbes de réponse des *CWM* à la profondeur sont cohérentes avec les hypothèses liées à la stratégie d'histoire de vie. En effet, des valeurs élevées de *CWM* pour la profondeur

maximale (de la communauté), l'âge à maturité et la taille de la descendance, mais faibles pour la gamme de salinité, le taux de croissance et la fécondité étaient associées à des valeurs de profondeurs élevées (milieu hauturier) (Amelot *et al.*, non soumis, Annexe 1). Ces résultats indiquent une distribution spatiale des valeurs de traits allant de traits de types r sur les zones côtières à des valeurs de traits de type K vers des zones plus hauturières. Le contraire est observé pour les céphalopodes avec des valeurs élevées de tailles maximales et de niveaux trophiques et des valeurs faibles de fécondité pour des valeurs faibles de profondeur (milieu côtier) (Figure 3.10). Le substrat apparaît comme l'un des prédicteurs principaux uniquement pour le taux de croissance des poissons, la taille maximale et la gamme de température des céphalopodes. Finalement, le pH était l'un des prédicteurs principaux uniquement pour le niveau trophique et la profondeur maximale chez les poissons (Figure 3.10). Ces relations entre traits et environnement sont principalement dominées par la structure spatiale de l'habitat, notamment le gradient côte-large. Ce gradient émane d'un contraste entre des eaux côtières souvent plus riches en ressource (via les apports terrigènes notamment) et le milieu hauturier souvent plus pauvre. La structuration fonctionnelle des communautés marines par la profondeur a été mise en évidence dans de nombreux écosystèmes (Mindel *et al.*, 2016 ; Yeager *et al.*, 2017 ; Cure *et al.*, 2021). Dans la suite de ce paragraphe, je vais expliciter comment. Les traits écologiques, et notamment les traits d'histoire de vie, répondent de manière contrastée au gradient côte-large, principalement en raison des différences de disponibilité en ressources entre ces milieux. Dans les zones côtières, souvent caractérisées par une forte productivité primaire et une abondance de proies, dominent des espèces de petite taille, dotées de taux métaboliques élevés et de cycles de vie courts, optimisant ainsi l'exploitation rapide de ressources abondantes mais variables (Malcolm *et al.*, 2010 ; Drazen et Haedrich,

2012 ; Pecuchet *et al.*, 2017). À mesure que l'on progresse vers le large et les zones plus profondes, où l'apport énergétique est plus limité et diffus, s'imposent au contraire des espèces de plus grande taille et de niveaux trophiques plus élevés (Drazen et Seibel, 2007 ; Romanuk *et al.*, 2011), dont les métabolismes plus lents constituent une stratégie adaptative à la raréfaction des ressources. En outre, les eaux côtières étant plus favorables pour de nombreuses espèces, elles abritent également les phases juvéniles d'un nombre important d'organismes marins. Ainsi, une variation saisonnière dans les *CWM* des traits reproductifs, associée à la phénologie des espèces, est attendue le long du gradient côtier-large (Fonseca et Cabral, 2007 ; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011). Cependant, les connaissances concernant les cycles reproductifs des espèces de poissons et les déplacements qui y sont liés demeurent fragmentaires (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011). Lorsque plus d'une centaine d'espèces est considérée, comme dans cette étude, il est illusoire de prétendre à une connaissance exhaustive des cycles de reproduction, permettant d'associer des espèces précises aux patrons observés au cours du dernier semestre de l'année. Mes résultats confirment donc l'hypothèse selon laquelle la profondeur a un impact plus grand sur la structure des communautés marines que le changement climatique à ce jour.

Si les principaux déterminants de la variabilité des *CWM* correspondent à des variables à forte structuration spatiale, telles que la profondeur ou la salinité, cette structuration ne suffit toutefois pas à rendre compte de l'ensemble de la variabilité spatio-temporelle observée dans les *CWM*. En effet, mes résultats montrent une contribution importante de plusieurs variables environnementales, liées au changement climatique, à la variabilité des *CWM* de la taille maximale, de l'âge à maturité et du niveau trophique. Par exemple, au sein du Cluster 1, le *CWM* de taille maximale a diminué au cours du temps alors que la température minimale

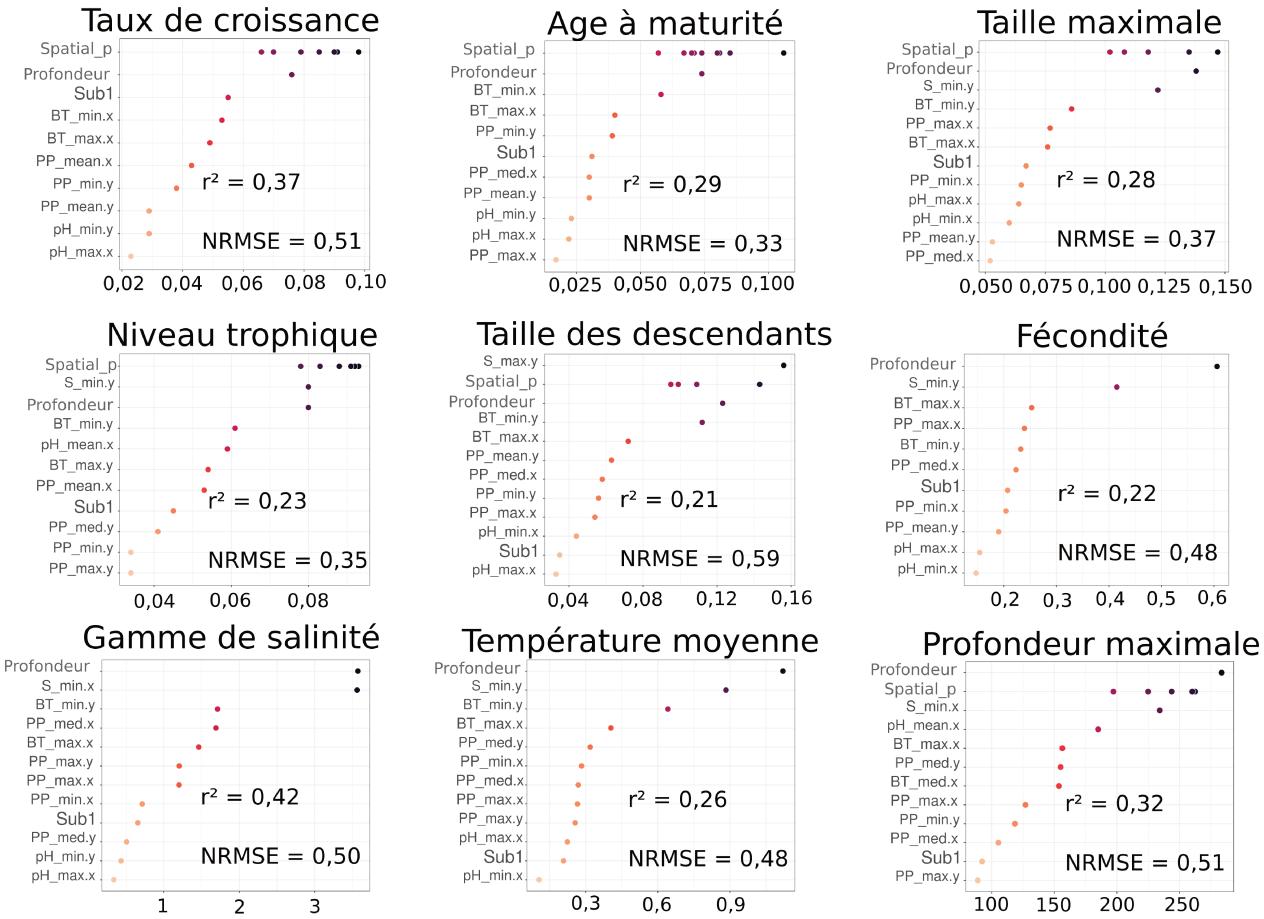


Figure 3.10 : Contribution relative des variables environnementales et des prédicteurs spatiaux (Spatial p) aux Random Forest (spatialisés ou non) expliquant les CWM par les variables environnementales, r^2 et racine carrée normalisée des erreurs moyennes (RNMS) pour les poissons (A). Variables environnementales S : Salinité, BT : température de fond, PP : production primaire, pH : potentiel Hydrogène, Profondeur : profondeur, Sub : substrat, x : estimation annuelle, y : estimation sur le semestre d'échantillonnage, med : médiane, mean : moyenne, min : minimum, max : maximum.

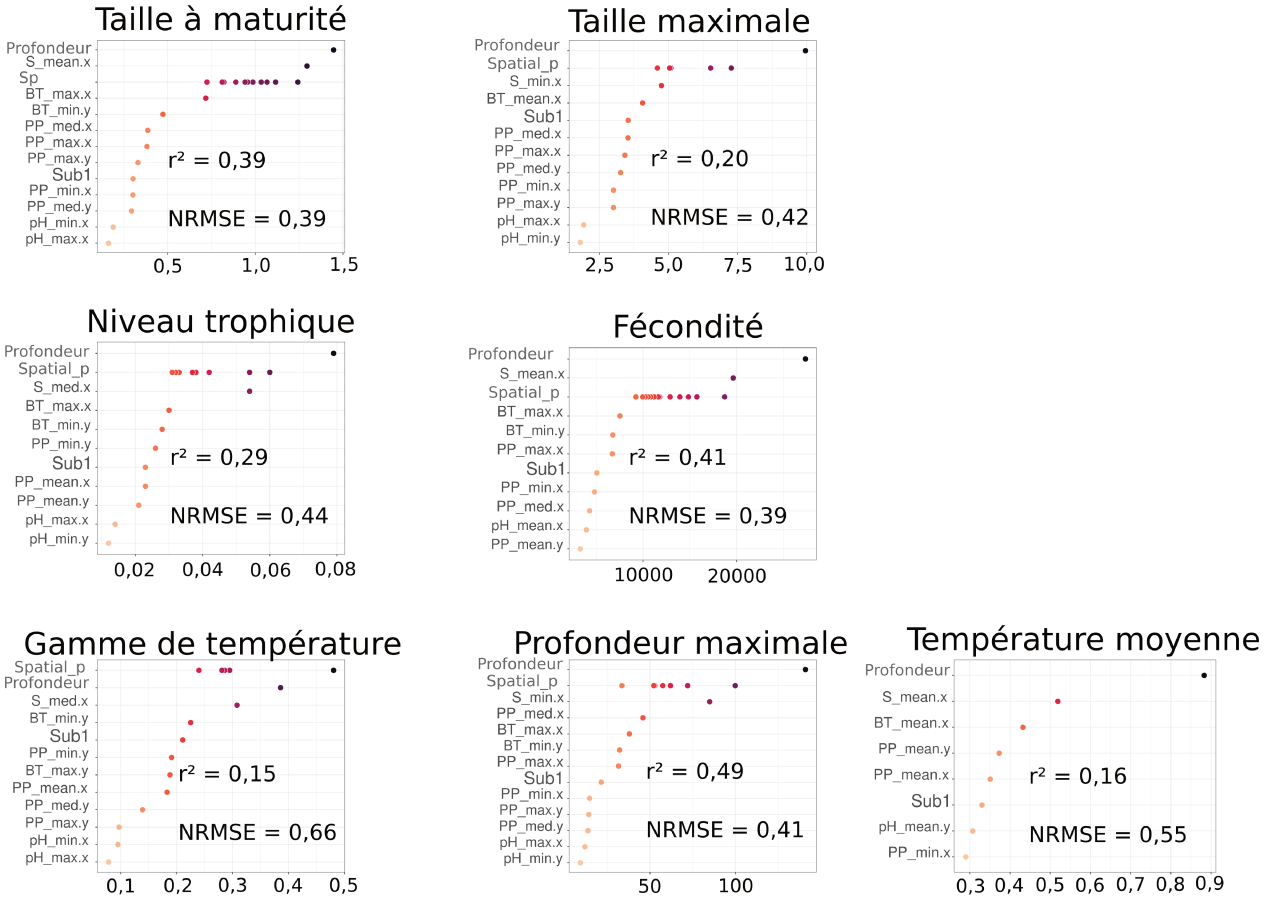


Figure 3.11 : Contribution relative des variables environnementales et des prédicteurs spatiaux (Spatial p) aux Random Forest (spatialisés ou non) expliquant les CWM par les variables environnementales, r^2 et racine carrée normalisée des erreurs moyennes (RNMS) pour les céphalopodes (B). Variables environnementales S : Salinité, BT : température de fond, PP : production primaire, pH : potentiel Hydrogène, Profondeur : profondeur, Sub : substrat, x : estimation annuelle, y : estimation sur le semestre d'échantillonnage, med : médiane, mean : moyenne, min : minimum, max : maximum.

saisonnière et la production primaire annuelle ont augmenté. De manière similaire, les *CWM* du niveau trophique diminuent en réponse à l'augmentation des températures minimales saisonnières, plus précisément la contribution locale de cette variable température était plus élevée au sein du Cluster 1. À l'inverse, les valeurs de *CWM* de l'âge à maturité augmentent lorsque la température minimale annuelle augmente et que la production primaire saisonnière diminue. A noter que la contribution locale de la variable température s'exerce cette fois-ci majoritairement sur le Cluster 2 (*cf.* Amelot *et al.*, non soumis, Annexe 1, Appendix 5). Le changement climatique est le plus souvent appréhendé à travers les effets des variations, et en particulier des augmentations de température, sur les individus et les espèces, en raison de l'influence déterminante de la température sur le métabolisme et sur les paramètres démographiques associés (Alfonso *et al.*, 2021 ; McKenzie *et al.*, 2021). La température, comme la production primaire, participent dans une moindre mesure à la structuration spatiale des traits des communautés en Mer Celtique. Ces résultats révèlent néanmoins une contribution locale à la variabilité des *CWM* de traits, hétérogène pour certaines variables environnementales associées au changement climatique, telles que la température ou la production primaire. Cela concerne notamment les traits associés au régime alimentaire et à la croissance des poissons. Par conséquent, ces traits semblent plus pertinents que des traits d'habitat ou de reproduction pour suivre l'impact du changement climatique sur la structure des communautés. Les variations inter-annuelles et saisonnières de température et production primaire semblent aussi importantes, d'autant plus que les associations entre valeurs de *CWM* et valeurs de ces variables environnementales diffèrent en fonction de ces échelles temporelles. Plus spécifiquement, la dominance des valeurs de traits associées à la stratégie r (*i.e.* bas niveau trophique et taille maximale faible) augmentent avec la production primaire

annuelle. À l'inverse, une augmentation de la production primaire saisonnière entraîne une prédominance des valeurs de traits associées à la stratégie K. La majorité des travaux dans ce domaine utilise une seule temporalité des variables environnementales pour analyser leurs relations à la structure fonctionnelle des communautés, et ce, malgré le fait que les processus impactant ces traits soient dépendants de temporalités différentes (Bernardo *et al.*, 2024 ; Mérillet *et al.*, 2020). Dans le cas de cette étude, l'intégration de deux temporalités pour la production primaire a mis en évidence une relation positive entre production primaire annuelle et valeurs de traits de type r et également positive entre valeurs de traits de type K et production primaire saisonnière. Ce résultat est contre-intuitif. En effet, les espèces adoptant une stratégie r occupent généralement des niveaux trophiques plus bas (Jayasinghe *et al.*, 2015), donc elles devraient répondre plus rapidement que les espèces de stratégie K, à une augmentation de la production primaire (base du réseau trophique) (Gascuel *et al.*, 2008). Cependant, il est possible que les réponses biologiques que j'observe à travers les changements de composition des communautés ne soient pas les mêmes pour ces deux groupes de stratégies d'histoire de vie. En effet, les réponses des espèces de type K est supposée plus lentes que celles des espèces de type r pour les catégories de réponses biologiques "périr" (*i.e.* changement d'abondance) ou "s'adapter". Cependant, les espèces de type K sont potentiellement capables de répondre plus rapidement et plus amplement en termes de mobilités que les espèces de type stratégie r aux changements dans la disponibilité des ressources. Leurs tailles et leurs traits éco-morphologiques leur permettent de se déplacer plus loin sur un temps court que les espèces de type r. L'impact à court terme de la variabilité de la production primaire sur les espèces de type stratégie K peut être associé à des déplacements, créant des agrégations dans les zones productives, liés à des comportements alimentaires durant le dernier semestre de

l'année (Sagarese *et al.*, 2014 ; Gandra *et al.*, 2024). Encore une fois, ces résultats mettent en évidence la nécessité d'une compréhension fine de la temporalité des réponses biologiques au changement climatique (Abbott *et al.*, 1995 ; Pörtner et Peck, 2010). Concernant l'effet de la température, moins important qu'attendus, j'observe tout de même une variabilité des *CWM* selon un gradient boréal-lusitanien (Nord-Est au Sud-Ouest), donc en lien avec la variabilité en température (Receveur *et al.*, 2024). À savoir, une augmentation des espèces K-boréales sur la zone de refroidissement (Nord-Est) et une augmentation des espèces r-lusitaniennes sur la zone de réchauffement (Sud-Ouest). La faible contribution de cette variable peut aussi être expliquée par la faible ampleur actuelle du changement climatique en Mer Celtique. Des changements plus importants sont attendus dans les décennies à venir, tant en température (augmentation de 3,01 °C des températures de fond entre 2069-2098 en comparaison avec la période 1960-1989) qu'en production primaire (Tinker *et al.*, 2016). Ces changements entraîneront certainement une augmentation de la variabilité des communautés (Pecuchet *et al.*, 2020 ; Kroeker et Sanford, 2022). En effet, plusieurs études mettent en évidence un temps de latence dans la réaction des communautés au changement climatique, contrairement à leur réponse à la surexploitation (Montanyès *et al.*, 2023 ; Potier *et al.*, 2025).

3.5 Variabilité intra-spécifique des traits écologiques et détections de tendances temporelles

Afin de tester la robustesse de mes résultats face à l'exclusion de la variabilité intra-spécifique des valeurs de traits, j'ai comparé la variabilité spatio-temporelle de la taille des poissons —

utilisée comme indicateur de la sensibilité des communautés au changement climatique — en considérant ou non la variabilité intraspécifique de ce trait. En effet, on sait que la valeurs des traits varie d'un individu à l'autre, y compris au cours du cycle de vie, mais la plupart des approches en macro-écologie utilisent des valeurs de trait définies à l'échelle de l'espèce (Palacio *et al.*, 2025), pour des raisons essentiellement pratiques. Lorsque le *CWM* de la taille est calculé à partir de valeurs tirées de base de données (*i.e.* une valeur par espèce et pour toute la période d'étude), un seul rectangle montre une augmentation significative de ce *CWM* au cours du temps. Au contraire, lorsque le *CWM* de la taille est calculé à partir de valeurs individuelles soit spatialement, soit temporellement, j'observe trois rectangles présentant une augmentation significative de la taille pondérée à l'échelle de la communauté. Finalement, lorsque je fais varier cette valeur à la fois temporellement et spatialement, un quatrième rectangle montre une augmentation significative. Tous ces rectangles se situent sur la pente du plateau continental (Figure 3.12).

Mes résultats mettent en évidence que la non prise en compte de la variabilité intra-spécifique (spatiale, temporelle et spatio-temporelle) engendre une sous estimation des signaux identifiés au niveau des communautés. Cela traduit une variabilité spatio-temporelle intra-spécifique de la taille qui est potentiellement attribuable à des phénomènes d'adaptabilité aux contraintes environnementales engendrés par le changement climatique ou la surexploitation (Costa *et al.*, 2024 ; Ahti *et al.*, 2020). Cependant, cela n'invalide pas l'utilisation des valeurs uniques pour chaque espèce puisque mes résultats montrent des tendances assez similaires dans la directionnalité (en l'occurrence, augmentation de la taille), même si elles sont moins souvent significatives.

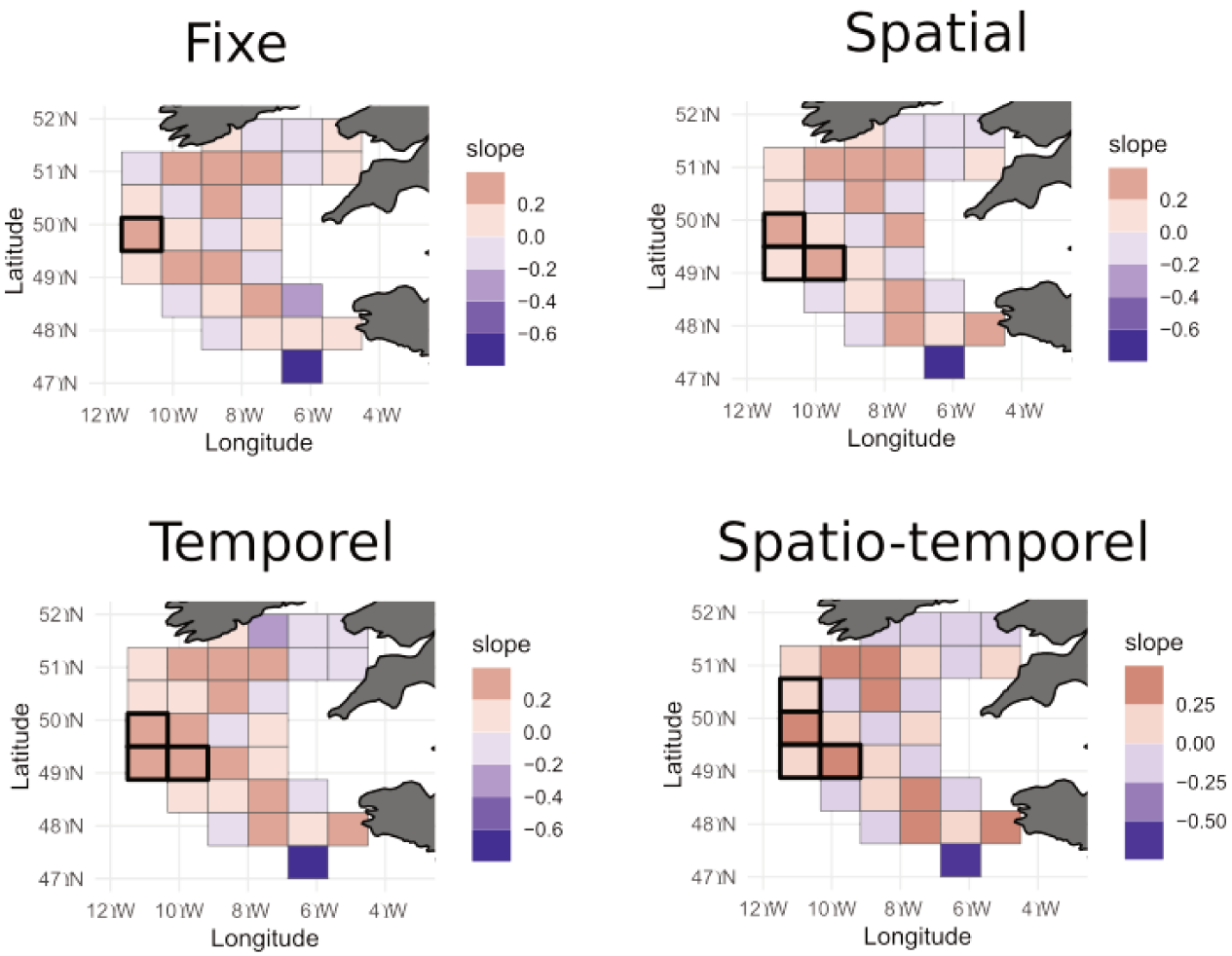


Figure 3.12 : Comparaison des résultats obtenus selon que le *CWM* (*Community Weighted Mean*) de la taille des poissons soit calculé : avec une valeur unique pour chaque espèce - tirée d'une base de donnée (ici données issue d'EVHOE) - quelque soit le rectangle et l'année ("Fixe"), avec la moyenne de l'ensemble des valeurs individuelles de chaque espèce sur l'ensemble de la période mais par rectangle ("Spatial"), avec la moyenne de l'ensemble des valeurs individuelles de chaque espèce sur la zone mais par année ("Temporel"), avec la moyenne de valeurs individuelles de chaque espèce calculée par rectangle et par année ("Spatio-temporel"). Les rectangles présentant des tendances linéaires significatives sont détourés en noir. Les tendances à l'augmentation sont en rouge et les tendances à la baisse en bleu.

3.6 Conclusions et perspectives

3.6.1 Partitionnement spatial de la structure des communautés

Le partitionnement spatial de la structure des traits en Mer Celtique avait déjà été mis en évidence par le passé (Mérillet *et al.*, 2021 ; Receveur *et al.*, 2024). Celui-ci est particulièrement structuré par un gradient côte-large, qui est lisible dans la relation de chacun des *CWM* de traits écologiques à la profondeur, à la salinité et, pour certains traits, à des prédicteurs spatiaux. Cette relation spatiale suit un patron global attendu pour les poissons avec la présence de valeurs de trait de type K-boréal dans les zones les plus profondes et de valeurs de trait de type r-lusitanien sur les zones les plus côtières (Mindel *et al.*, 2016 ; Yeager *et al.*, 2017 ; Cure *et al.*, 2021). Cette association K-boréal et r-lusitanien semble moins évidente chez les céphalopodes. À ce partitionnement spatial s'ajoute une variabilité temporelle et spatio-temporelle des *CWM* de traits qui ne peut être associée uniquement au gradient côte-large, temporellement invariable. Certains traits chez les poissons, notamment les traits associés à la croissance et au régime alimentaire, semblent sensibles aux changements de température et de production primaire. Cette variabilité conduit à des changements dans la structure en traits des communautés, avec une tendance à l'augmentation de la dominance des valeurs de trait de type K sur la zone centrale-Est de refroidissement et à l'augmentation de la dominance des valeurs de trait de type r sur la zone Sud-Ouest. Alors que des études similaires ont mis en évidence une tendance à la déboréalisation sur la zone Nord-Est Atlantique (McLean *et al.*, 2021), mes résultats concernant le *turn-over* semblent indiquer une boréalisation de la zone centrale-Est et une lusitanisation de la frange Sud-Ouest.

3.6.2 Filtrage environnemental et structure trophique.

La faible contribution des variables environnementales à la variabilité spatio-temporelle de la structure en traits, en comparaison des variables d'habitat, peut questionner. En effet, Mérillet *et al.*, 2021 ont montré que les variables climatiques étaient elles-mêmes plus contributrices à la structure des communautés sur la zone, que la pression de pêche. Par conséquent, si la variabilité temporelle de la structure des traits répond faiblement aux variables climatiques et à la pêche, à quoi peut-elle être attribuée ? Une possibilité est que la variabilité environnementale impacte en premier lieu la structure basale des écosystèmes (Moullec *et al.*, 2017). Les effets de ces changements s'exercent en premier lieu sur les bas niveaux trophiques pour ensuite se répercuter au sein du réseau trophique (Iglesias *et al.*, 2025), la relation entre variabilité environnementale et structure des communautés résultant en des signaux non linéaires et plus difficilement détectables. En effet, les écosystèmes marins sont souvent moins diversifiés mais plus connectés que les écosystèmes terrestres (Link, 2002) et facilement sujet à des effets de cascades trophiques (Iglesias *et al.*, 2025). Une restructuration trophique de la Mer Celtique et plus généralement de l'Atlantique Nord-Est semble d'ailleurs être à l'œuvre du fait de changements liés à la production primaire (Amelot *et al.*, 2023 ; Gernez *et al.*, 2025 ; Menu *et al.*, 2023). Ces changements n'affectent pas particulièrement la quantité mais plutôt la qualité de la production primaire. Utiliser des volumes de production primaire, comme seul indicateur, peut donc ne pas refléter de profonds changements de la production primaire (Galloway et Winder, 2015 ; Desmit *et al.*, 2020). Ces changements entraînent une variabilité dans les relations proies-prédateurs et affectent la compétition entre prédateurs jusqu'au sommet des réseaux trophiques (Amelot *et al.*,

2023 ; Menu *et al.*, 2023 ; Queiros *et al.*, 2019), allant jusqu'à impacter la distribution spatiale des prédateurs supérieurs (Albrecht *et al.*, 2024 ; Gilbert *et al.*, 2021).

3.6.3 Variabilité intra-spécifique des traits et dynamique des communautés

Les approches par traits permettent d'identifier quelles espèces, taxa ou zones, présentant des caractéristiques uniques à large échelle (*e.g.* forte originalité fonctionnelle d'une espèce, forte diversité fonctionnelle d'une zone). Elles permettent aussi de caractériser la vulnérabilité de ces entités à une pression donnée. Ces informations combinées permettent d'identifier des priorités de conservation (Stuart-Smith *et al.*, 2015 ; Albouy *et al.*, 2017). Pourtant, l'acceptation d'une prédominance de la variabilité interspécifique sur la variabilité intraspécifique, donc de la stabilité spatio-temporelle de la valeur d'un trait, sur laquelle ces approches reposent, est discutable (Palacio *et al.*, 2025 ; Kumordzi *et al.*, 2014 ; Siefert *et al.*, 2015). En effet, l'existence de la plasticité et des processus évolutifs invalident cette hypothèse (Palacio *et al.*, 2025). La question est essentiellement de savoir si les signaux détectés à des échelles spatiales et temporelles données sont valides et interprétables, compte tenu de cette hypothèse. Des cadres de modélisation et de simulation intégrant les notions de processus évolutifs et plastiques émergent pour tenter de répondre à ces questions (Guillerme *et al.*, 2025 ; Weisberg *et al.*, 2024 ; Morell *et al.*, 2023). Dans ce chapitre, une variabilité intra-spécifique spatiale, temporelle et spatio-temporelle a été mise en évidence sur un trait - la taille-, qui n'est peut-être pas le plus plastique (Crozier et Hutchings, 2014). Pour autant, prendre en compte la variabilité intra-spécifique n'a pas grandement modifié la direction des tendances significatives détectées au niveau des communautés de la Mer Celtique. Bien que je n'ai pu réaliser cette analyse que sur un trait, mais ce trait étant intégrateur de

nombreux processus écologiques, je fais l'hypothèse qu'intégrer la variabilité intra-spécifique de l'ensemble des traits aurait certainement conduit aux mêmes conclusions.

3.7 Éléments clés

- Ce chapitre a permis d'établir un lien entre la variabilité en traits des communautés en Mer Celtique, les gradients de stratégies d'histoire de vie et des groupes biogéographiques
  - La zone Centrale-Est de la Mer Celtique a connue une augmentation de la dominance des valeurs de trait de type stratégie K, en lien avec une boréalisation de ces communautés. Au contraire, la zone Sud-Ouest tend à une augmentation de la dominance des valeurs de trait de type stratégie r, liée à une lusitanisation de ces communautés.
- Ce chapitre a permis de mettre en lumière l'influence des variables environnementales sur les valeurs de ces traits au sein des communautés.
  - La structure en traits des communautés est principalement structurée par la distribution spatiale des habitats et notamment le gradient côte-large.
- Ce chapitre a permis d'identifier quels traits, potentiellement sensibles au changement climatique, induisent une variabilité spatio-temporelle des communautés de poissons et de céphalopodes en Mer Celtique.
  - Les traits écologiques associés à la croissance et au régime alimentaire semblent

répondre de manière plus directe aux variables climatiques (température et production primaire) que les traits de reproduction et d'habitat.

- Ce chapitre a permis d'explorer l'impact d'une variabilité intra-spécifique spatiale, temporelle et spatio-temporelle de la valeur d'un trait écologique sur les signaux détectés au niveau des communautés.

  – Sur le trait de croissance testé, la taille, une variabilité intra-spécifique spatiale, temporelle et spatio-temporelle existe et impacte la détectabilité des tendances mais pas leurs directions.

Références

Abbott *et al.* (1995). "Marine biotic responses to environmental change and feedbacks to climate". In : *Climate change*.

Ahrens, Rymer et Tissue (2021). "Intra-specific trait variation remains hidden in the environment". In : *The New phytologist* 229.3, p. 1183-1185.

Ahti, Kuparinen et Uusi-Heikkilä (2020). "Size does matter — the eco-evolutionary effects of changing body size in fish". In : *Environmental Reviews* 28.3. Publisher: NRC Research Press, p. 311-324.

Albo-Puigserver *et al.* (2022). "Ecological sensitivity and vulnerability of fishing fleet landings to climate change across regions". In : *Scientific Reports* 12.1, p. 17360.

Albouy, Delattre, Mérigot, Meynard et Leprieur (2017). "Multifaceted biodiversity hotspots of marine mammals for conservation priorities". In : *Diversity and Distributions* 23.6, p. 615-626.

Albrecht *et al.* (2024). "Emaciated enigma: Decline in body conditions of common dolphins in the Celtic Seas ecoregion". In : *Ecology and Evolution* 14.10.

Alfonso, Gesto et Sadoul (2021). "Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming". In : *Journal of Fish Biology* 98.6, p. 1496-1508.

Amelot, Robert, Mouchet et Kopp (2023). "Gadiform species display dietary shifts in the Celtic Sea". In : *Marine Environmental Research* 192, p. 106224.

Angeles-Gonzalez *et al.* (2024). "Can upwelling regions be potential thermal refugia for marine fishes during climate warming?" In : *Journal of Thermal Biology*, p. 103893.

Barnagaud *et al.* (2017). "Biogeographical, environmental and anthropogenic determinants of global patterns in bird taxonomic and trait turnover". In : *Global Ecology and Biogeography* 26.10, p. 1190-1200.

Barratt, Johnson et Allcock (2007). "Fecundity and reproductive strategies in deep-sea incirrate octopuses (Cephalopoda: Octopoda)". In : *Marine Biology* 150.3, p. 387-398.
Benito (2022). *spatialRF: Easy Spatial Modeling with Random Forest*. Version 1.1.4.
Bernardo *et al.* (2024). "Warming changes the life history composition of marine fish communities at high latitudes". In : *Marine Ecology Progress Series* 732, p. 119-133.
Beukhof *et al.* (2019). "Marine fish traits follow fast-slow continuum across oceans". In : *Scientific Reports* 9.1, p. 17878.
Blanchard et Novaglio (2024). *Climate change risks to marine ecosystems and fisheries: Projections to 2100 from the Fisheries and Marine Ecosystem Model Intercomparison Project*. Food Agriculture Org.
Blomberg, Garland et Ives (2003). "Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavorial traits are more labile". In : *Evolution* 57.4, p. 717-745.
Boucek et Rehage (2014). "Climate extremes drive changes in functional community structure". In : *Global Change Biology* 20.6, p. 1821-1831.
Bruelheide *et al.* (2018). "Global trait–environment relationships of plant communities". In : *Nature ecology & evolution* 2.12, p. 1906-1917.
Bruno Soares, Gagnon et Doherty (2012). "Conceptual elements of climate change vulnerability assessments: A review". In : *International Journal of Climate Change Strategies and Management* 4, p. 6-35.
Burrows *et al.* (2011). "The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems". In : *Science* 334.6056, p. 652-655.
Burrows *et al.* (2014). "Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity". In : *Nature* 507.7493, p. 492-495.
Caddy et Rodhouse (1998). "Cephalopod and Groundfish Landings: Evidence for Ecological Change in Global Fisheries?" In : *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8.4, p. 431-444.
Chust *et al.* (2024). "Cross-basin and cross-taxa patterns of marine community tropicalization and deborealization in warming European seas". In : *Nature Communications* 15.1, p. 2126.
Costa, Menezes et Colaco (2024). "The potential impacts of exploitation on the ecological roles of fish species targeted by fisheries: A multifunctional perspective". In : *PLOS ONE* 19.
Crozier et Hutchings (2014). "Plastic and evolutionary responses to climate change in fish". In : *Evolutionary Applications* 7.1, p. 68-87.
Cuccu, Mereu, Follesa, Deiana et Cau (2011). "*Bathypolypus sponsalis* (Cephalopoda: Octopoda) from the central western Mediterranean Sea". In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91.2, p. 549-553.
Cuccu, Mereu, Cau, Pesci et Cau (2013). "Reproductive development versus estimated age and size in a wild Mediterranean population of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae)". In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93.3, p. 843-849.
Cure *et al.* (2021). "Depth gradients in abundance and functional roles suggest limited depth refuges for herbivorous fishes". In : *Coral Reefs* 40.2, p. 365-379.
Currie et Evans (2020). *The physiology of fishes*. CRC Press.

Desmit *et al.* (2020). "Changes in chlorophyll concentration and phenology in the North Sea in relation to de-eutrophication and sea surface warming". In : *Limnology and Oceanography* 65.4, p. 828-847.

Donelson *et al.* (2019). "Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374.1768, p. 20180186.

Dray (2016). "adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis". In : *CRAN: Contributed Packages*. Publisher: The R Foundation.

Drazen et Haedrich (2012). "A continuum of life histories in deep-sea demersal fishes". In : *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 61, p. 34-42.

Drazen et Seibel (2007). "Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes". In : *Limnology and Oceanography* 52.5, p. 2306-2316.

Foden *et al.* (2018). "Climate change vulnerability assessment of species". In : *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 10.

Fonseca et Cabral (2007). "Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies?" In : *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17.4, p. 545-564.

Frainer *et al.* (2017). "Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114.46, p. 12202-12207.

Frainer *et al.* (2021). "Increased functional diversity warns of ecological transition in the Arctic". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288.1948, rspb.2021.0054, 20210054.

Galloway et Winder (2015). "Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids". In : *PLoS One* 10.6, e0130053.

Gandra, Winkler, Afonso et Abecasis (2024). "Long-distance migrations and seasonal movements of meagre (*Argyrosomus regius*), a large coastal predator, along the Iberian Peninsula coast". In : *Movement Ecology* 12.1, p. 35.

García Molinos, Burrows et Poloczanska (2017). "Ocean currents modify the coupling between climate change and biogeographical shifts". In : *Scientific reports* 7.1, p. 1332.

Gascuel, Morissette, Palomares et Christensen (2008). "Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning". In : *ecological modelling* 217.1, p. 33-47.

Gernez, Savina-Rolland, Gascuel et Travers-Trolet (2025). "Body condition decline in Western European fishes". In : *Marine Environmental Research*. Publisher: Elsevier, p. 107428.

Gilbert *et al.* (2021). "Spatiotemporal models highlight influence of oceanographic conditions on common dolphin bycatch risk in the Bay of Biscay". In : *Marine Ecology Progress Series* 679. Publisher: Inter Research, p. 195-212.

González-Trujillo *et al.* (2025). "Trophic convergence of marine vertebrate communities worldwide". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 122.17.

Gras *et al.* (2016). "Stock structure of the English Channel common cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) during the reproduction period". In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96.1, p. 167-176.

Guerra et Rocha (1994). "The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain)". In : *Fisheries research* 21.1, p. 43-69.
Guillerme, Cardoso, Jørgensen, Mammola et Matthews (2025). "The what, how, and why of trait-based analyses in ecology". In : *Ecography* 2025.7, e07580.
Hare *et al.* (2016). "A vulnerability assessment of fish and invertebrates to climate change on the Northeast US Continental Shelf". In : *PloS one* 11.2, e0146756.
Hayes *et al.* (2024). "Ecological generalism and physiology mediate fish biogeographic ranges under ocean warming". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 291.2015, p. 20232206.
Henriques *et al.* (2017). "Biogeographical region and environmental conditions drive functional traits of estuarine fish assemblages worldwide". In : *Fish and Fisheries* 18.4, p. 752-771.
Hernvann et Gascuel (2020). "Exploring the impacts of fishing and environment on the Celtic Sea ecosystem since 1950". In : *Fisheries Research* 225, p. 105472.
Huang, Ding, Wang, Ding et Tao (2021). "The impacts of climate change on fish growth: A summary of conducted studies and current knowledge". In : *Ecological Indicators* 121, p. 106976.
Iglesias *et al.* (2025). "Identifying Bottlenecks to Energy Circulation in the Bay of Biscay Pelagic Food Web: Key Species Under the Spotlight". In : *Ecosystems* 28.4, p. 43.
Jafari et Ansari-Pour (2018). "Why, when and how to adjust your P values?" In : *Cell Journal (Yakhteh)* 20.4, p. 604.
Jayasinghe, Amarasinghe et Newton (2015). "Evaluation of marine subareas of Europe using life history parameters and trophic levels of selected fish populations". In : *Marine Environmental Research* 112, p. 81-90.
Johnson et Welch (2009). "Marine Fisheries Management in a Changing Climate: A Review of Vulnerability and Future Options". In : *Reviews in Fisheries Science* 18.1, p. 106-124.
Kelley, Grierson, Collin et Davies (2018). "Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes". In : *Fish and Fisheries* 19.4, p. 716-728.
Kempf, Breen, Rogan et Reid (2022). "Trends in the abundance of Celtic Sea demersal fish: Identifying the relative importance of fishing and environmental drivers". In : *Frontiers in Marine Science* 9, p. 978654.
Kroeker et Sanford (2022). "Ecological Leverage Points: Species Interactions Amplify the Physiological Effects of Global Environmental Change in the Ocean". In : *Annual Review of Marine Science* 14.1, p. 75-103.
Kumordzi, Nilsson, Gundale et Wardle (2014). "Changes in local-scale intraspecific trait variability of dominant species across contrasting island ecosystems". In : *Ecosphere* 5.3, p. 1-17.
Laliberté et Legendre (2010). "A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits". In : *Ecology* 91.1, p. 299-305.
Laliberté, Legendre, Shipley et Laliberté (2014). "Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology". In : *R Package FD*. Publisher: R Core Team Vienna, Austria.
Laptikhovsky (2001). "First data on ovary maturation and fecundity in the squid family Histioteuthidae". In : *Scientia Marina* 65.2, p. 127-129.

Le Luherne, Pawlowski et Robert (2024). "Northeast Atlantic species distribution shifts over the last two decades". In : *Global Change Biology* 30.6, e17383.

Legendre (2014). "Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity". In : *Global Ecology and Biogeography* 23.11, p. 1324-1334.

Legendre (2019). "A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys". In : *Ecology and Evolution* 9.6, p. 3500-3514.

Link (2002). "Does food web theory work for marine ecosystems?" In : *Marine ecology progress series* 230, p. 1-9.

Lordan, Collins, Key et Browne (2001). "The biology of the ommastrephid squid, *Todarodes sagittatus*, in the north-east Atlantic". In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81.2, p. 299-306.

Lotze *et al.* (2019). "Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.26, p. 12907-12912.

Lowerre-Barbieri, Ganias, Saborido-Rey, Murua et Hunter (2011). "Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods". In : *Marine and Coastal Fisheries* 3.1, p. 71-91.

Malcolm, Jordan et Smith (2010). "Biogeographical and cross-shelf patterns of reef fish assemblages in a transition zone". In : *Marine Biodiversity* 40.3, p. 181-193.

Martini *et al.* (2021). "Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists". In : *Limnology and Oceanography* 66.3, p. 965-994.

Maureaud *et al.* (2017). "Global change in the trophic functioning of marine food webs". In : *PloS one* 12.8, e0182826.

McKenzie, Geffroy et Farrell (2021). "Effects of global warming on fishes and fisheries". In : *Journal of Fish Biology* 98.6, p. 1489-1492.

McLean *et al.* (2021). "Disentangling tropicalization and deborealization in marine ecosystems under climate change". In : *Current Biology* 31.21, p. 4817-4823.

Menu *et al.* (2023). "Testing the bottom-up hypothesis for the decline in size of anchovy and sardine across European waters through a bioenergetic modeling approach". In : *Progress in Oceanography* 210, p. 102943.

Mérillet, Kopp, Robert, Mouchet et Pavoine (2020). "Environment outweighs the effects of fishing in regulating demersal community structure in an exploited marine ecosystem". In : *Global change biology* 26.4, p. 2106-2119.

Mérillet, Pavoine, Kopp, Robert et Mouchet (2021). "Biomass of slow life history species increases as local bottom trawl effort decreases in the Celtic sea". In : *Journal of Environmental Management* 290, p. 112634.

Mindel, Neat, Trueman, Webb et Blanchard (2016). "Functional, size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea". In : *PeerJ* 4, e2387.

Montanyès, Weigel et Lindegren (2023). "Community assembly processes and drivers shaping marine fish community structure in the North Sea". In : *Ecography* 2023.10, e06642.

Morell, Shin, Barrier, Travers-Trolet et Ernande (2023). "Ev-OSMOSE: An eco-genetic marine ecosystem model". In : *BioRxiv*, p. 2023-02.

Moullec, Gascuel, Bentorcha, Guénette et Robert (2017). "Trophic models: What do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems?" In : *Journal of Marine Systems* 172. Publisher: Elsevier, p. 104-117.

Muscarella et Uriarte (2016). "Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies?" In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283.1827, p. 20152434.

Pacifici *et al.* (2015). "Assessing species vulnerability to climate change". In : *Nature climate change* 5.3, p. 215-224.

Padgham, Sumner et distances) (s. d.). *geodist: Fast, Dependency-Free Geodesic Distance Calculations*.

Palacio *et al.* (2025). "Integrating intraspecific trait variability in functional diversity: An overview of methods and a guide for ecologists". In : *Ecological Monographs* 95.2, e70024.

Palomares et Pauly (2019). "SeaLifeBase". In : *World Wide Web electronic publication*.

Pavoine et Ricotta (2013). "Testing for phylogenetic signal in biological traits: the ubiquity of cross-product statistics". In : *Evolution* 67.3. Publisher: Blackwell Publishing Inc Malden, USA, p. 828-840.

Pavoine, Vela, Gachet, Bélair et Bonsall (2011). "Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly". In : *Journal of Ecology* 99.1, p. 165-175.

Pecuchet *et al.* (2017). "From traits to life-history strategies: Deconstructing fish community composition across European seas". In : *Global Ecology and Biogeography* 26.7, p. 812-822.

Pecuchet *et al.* (2020). "Novel feeding interactions amplify the impact of species redistribution on an Arctic food web". In : *Global Change Biology* 26.9, p. 4894-4906.

Pierce *et al.* (2008). "A review of cephalopod–environment interactions in European Seas". In : *Hydrobiologia* 612.1, p. 49-70.

Poloczanska *et al.* (2013). "Global imprint of climate change on marine life". In : *Nature Climate Change* 3.10, p. 919-925.

Poloczanska *et al.* (2016). "Responses of marine organisms to climate change across oceans". In : *Frontiers in Marine Science*, p. 62.

Pörtner et Peck (2010). "Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding". In : *Journal of Fish Biology* 77.8, p. 1745-1779.

Potier, Savina-Rolland, Belloeil, Gascuel et Robert (2025). "How will the cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea ecosystem?" In : *Science of the Total Environment* 969, p. 178942.

Queiros *et al.* (2019). "Food in the sea: size also matters for pelagic fish". In : *Frontiers in Marine Science* 6, p. 385.

Quetglas, Mesa, Ordines et Grau (2010). "Life history of the deep-sea cephalopod family Histioteuthidae in the western Mediterranean". In : *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57.8. Publisher: Elsevier, p. 999-1008.

Quetglas, Rueda, Alvarez-Berastegui, Guijarro et Massutí (2016). "Contrasting responses to harvesting and environmental drivers of fast and slow life history species". In : *PloS one* 11.2, e0148770.

R Core Team (2016). "R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria". In : *http://www. R-project. org/*.

Receveur *et al.* (2024). "Long-term changes in taxonomic and functional composition of European marine fish communities". In : *Ecography* 2024.9, e07234.

Reddin, Nätscher, Kocsis, Pörtner et Kiessling (2020). "Marine clade sensitivities to climate change conform across timescales". In : *Nature Climate Change* 10.3. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 249-253.

Ríos, Watson et Butt (2018). "Persistence of methodological, taxonomical, and geographical bias in assessments of species' vulnerability to climate change: A review". In : *Global Ecology and Conservation* 15, e00412.

Rodhouse *et al.* (2014). "Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries". In : *Advances in marine biology* 67, p. 99-233.

Romanuk, Hayward et Hutchings (2011). "Trophic level scales positively with body size in fishes: Trophic level and body size in fishes". In : *Global Ecology and Biogeography* 20.2, p. 231-240.

Sagarese *et al.* (2014). "Application of generalized additive models to examine ontogenetic and seasonal distributions of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Northeast (US) shelf large marine ecosystem". In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71.6. Sous la dir. de Trenkel, p. 847-877.

Salman (2015). "Reproductive biology of the elegant cuttlefish (*Sepia elegans*) in the Eastern Mediterranean". In : *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 15.2, p. 265-272.

Salois *et al.* (2022). "Coastal upwelling generates cryptic temperature refugia". In : *Scientific Reports* 12.1, p. 19313.

Siefert *et al.* (2015). "A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities". In : *Ecology Letters* 18.12. Sous la dir. de Chase, p. 1406-1419.

Šifner, Damjanovic et Isajlovic (2018). "Distribution, length-weight relationships and reproductive characteristics of *Sepia orbignyana Férussac*, 1826 in the Northern and Central Adriatic Sea". In : *Cah. Biol. Mar* 59, p. 43-51.

Stuart-Smith *et al.* (2015). "The potential of trait-based approaches to contribute to marine conservation". In : *Marine Policy* 51, p. 148-150.

Tan, Hirst, Glazier et Atkinson (2019). "Ecological pressures and the contrasting scaling of metabolism and body shape in coexisting taxa: cephalopods versus teleost fish". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374.1778, p. 20180543.

Tinker, Lowe, Pardaens, Holt et Barciela (2016). "Uncertainty in climate projections for the 21st century northwest European shelf seas". In : *Progress in Oceanography* 148, p. 56-73.

Trindade-Santos, Moyes et Magurran (2020). "Global change in the functional diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287.1933, p. 20200889.

Violle, Reich, Pacala, Enquist et Kattge (2014). "The emergence and promise of functional biogeography". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.38, p. 13690-13696.

Weisberg *et al.* (2024). "Merging trait-based ecology and regime shift theory to anticipate community responses to warming". In : *Global Change Biology* 30.1, e17065.

Wright, Wager et Probst (2024). *ranger: A Fast Implementation of Random Forests*. Version 0.17.0.

Yeager, Deith, McPherson, Williams et Baum (2017). "Scale dependence of environmental controls on the functional diversity of coral reef fish communities". In : *Global Ecology and Biogeography* 26.10, p. 1177-1189.

Zhao, Gaines, García Molinos, Zhang et Xu (2022). "Climate change and fishing are pulling the functional diversity of the world's largest marine fisheries to opposite extremes". In : *Global Ecology and Biogeography* 31.8, p. 1616-1629.

Zurell, Elith et Schröder (2012). "Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions". In : *Diversity and Distributions* 18.6, p. 628-634.

Zurell, Gallien, Graham et Zimmermann (2018). "Do long-distance migratory birds track their niche through seasons?" In : *Journal of Biogeography* 45.7, p. 1459-1468.

Chapitre 4

La fonction trophique, un indicateur majeur de restructuration des écosystèmes marins



Alexa Abangan

Quels facteurs influencent la variabilité temporelle de la fonction trophique au sein d'un groupe d'espèces, et dans quelle mesure peuvent-ils être liés au changement climatique ?

Dans le troisième chapitre (chapitre 3) de cette thèse, j'ai pu mettre en évidence deux fonctions (croissance et alimentation) dont la variabilité au sein des communautés est corrélée à une variabilité d'ordre climatique. Dans la dernière section de ce troisième chapitre (chapitre 3), j'ai exploré l'impact de la variabilité intra-spécifique d'un de ces traits (la taille) à l'échelle des communautés et démontré son impact négligeable quant à la caractérisation spatio-temporelle à large échelle des communautés. Cependant, bien que potentiellement négligeable dans le développement d'indicateurs d'impact du changement climatique à l'échelle des communautés, cette variabilité existe et peut être informative quant à l'identification du type de réponses biologiques en action. Dans ce quatrième chapitre, l'objectif sera d'étudier la variabilité temporelle de différents éléments caractérisant la fonction alimentaire pour un groupe restreint d'espèces en Mer Celtique et dans le Golfe de Gascogne, afin d'identifier les potentielles relations entre variabilité trophique et variabilité environnementale.

4.1 Du processus d'alimentation à la niche trophique

4.1.1 Qu'est ce que le processus d'alimentation ?

Le processus d'alimentation conditionne les apports énergétiques des espèces, apports dont la part assimilée permet de satisfaire les coûts énergétiques associés au fonctionnement de l'individu, dont les fonctions de croissance et de reproduction (Farrell, 2011). L'ensemble de ce processus induit des compromis entre gains et pertes énergétiques causés par l'acqui-

sition et l'assimilation de nourriture. Plus précisément, le processus d'alimentation débute avec la recherche d'une proie (Figure 4.2 (1)), puis sa rencontre, détection et reconnaissance (Figure 4.2 (2), (3), (4)). Ces trois étapes vont être dépendantes à la fois du milieu dans lequel évolue le prédateur, du type de comportement de prédation (actif ou passif), de l'abondance des proies et des capacités de camouflage de celles-ci (Killen, 2011). À ces étapes vont succéder l'approche, la poursuite et la manipulation (Figure 4.2 (5), (6), (7)) elles-mêmes dépendantes du comportement de la proie et du prédateur (*e.g.* solitaire versus grégaire, vitesse de nage) (Killen, 2011 ; Neill et Cullen, 1974). Ces étapes, qui amènent à la consommation de la proie par le prédateur, sont coûteuses en énergie pour celui-ci. L'étape de consommation en elle-même ne permet pas l'assimilation de l'intégralité de la valeur énergétique d'une proie (Figure 4.2 (8)). Une partie de cette valeur est perdue dans les fèces et les excrétions azotées (Wootton, 2011). Les facteurs environnementaux influençant les coûts et les gains énergétiques associés au processus alimentaire sont nombreux. Les effets de la variabilité environnementale et, à travers elle, du changement climatique, peuvent se faire sentir aux différentes étapes de ce processus. À savoir que les proies comme les prédateurs peuvent répondre au changement climatique via des adaptations, dont les plus étudiées sont celles liées aux changements de température qui pourraient affecter directement le métabolisme des ectothermes comme les téléostéens (Volkoff et Rønnestad, 2020). Par exemple, les changements environnementaux se répercutant sur le métabolisme, peuvent mener à une réduction ou une augmentation de la taille des proies pouvant engendrer un coût ou un gain énergétique plus important pour le prédateur (Audzijonyte *et al.*, 2020 ; Taboada *et al.*, 2024). Les adaptations du métabolisme peuvent aussi impacter la vitesse de nage de la proie comme du prédateur, augmentant ou diminuant les coûts associés à la poursuite (Johansen

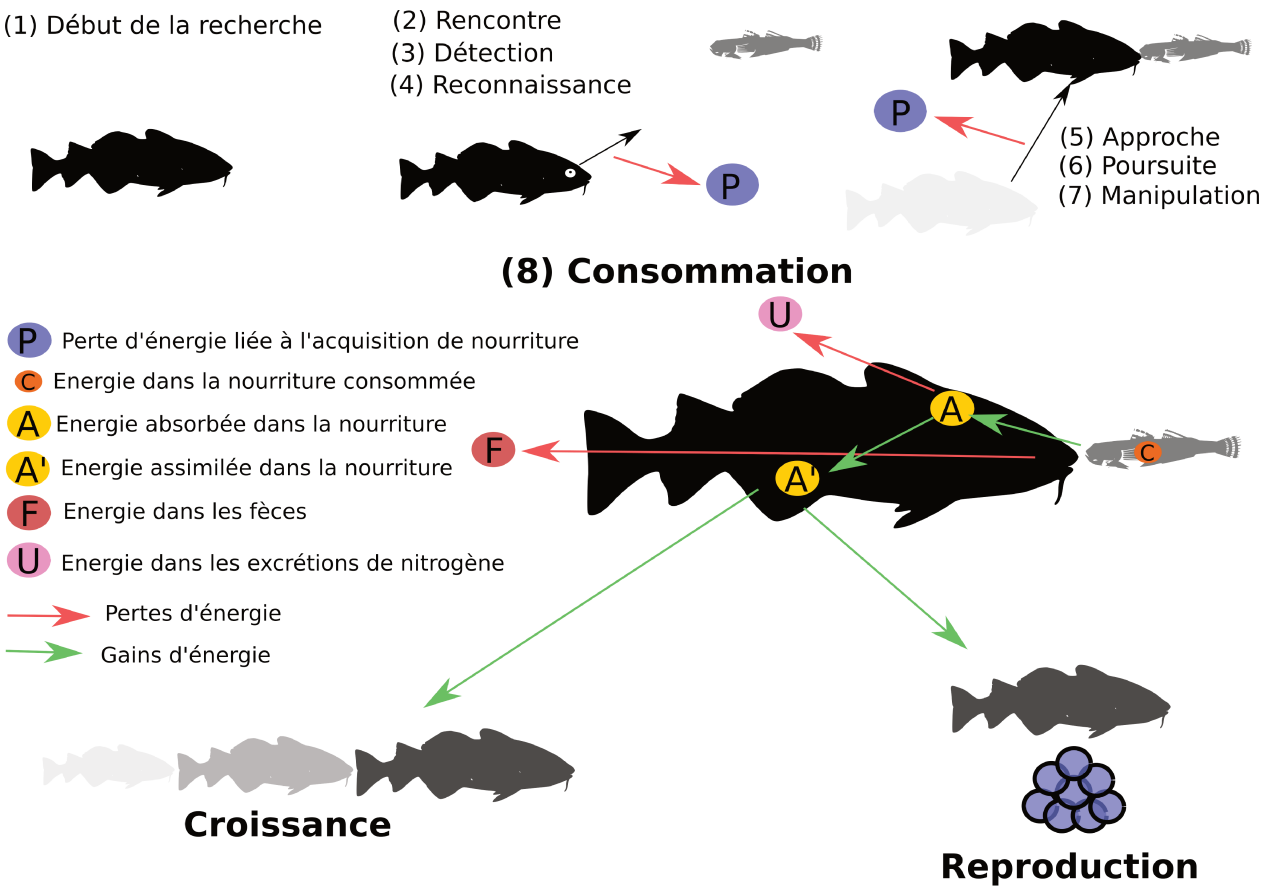


Figure 4.2 : Résumé schématique du processus d'alimentation Ce processus débute au déclenchement de la recherche alimentaire (1) et s'achève lors de la consommation (8). Il impacte la fitness de l'espèce via ses effets sur la croissance et la reproduction. Adapté de Farrell, 2011

et Jones, 2011). Finalement, la variabilité environnementale peut, à travers les réponses biologiques de mobilité et de mortalité, entraîner une redistribution des espèces. Celle-ci peut se traduire par des changements dans l'abondance des proies, mais aussi des compétiteurs, et de nouveau engendrer une variation des coûts ou des gains énergétiques associés au processus d'alimentation. L'ensemble de cette variabilité liée aux conditions environnementales va modifier la niche trophique des espèces et leur manière d'interagir au sein d'une communauté.

4.1.2 Qu'est qu'une niche trophique ?

L'occupation d'une niche écologique par une espèce nécessite l'usage de ressources dont des ressources alimentaires. Différents paramètres caractérisent la typologie des ressources utilisées que ce soit leur diversité ou leur identité. L'ensemble de ces caractéristiques compose la niche trophique d'une espèce. Cette niche trophique peut être considérée comme une subdivision de la niche écologique, ne concernant que la partie alimentaire des relations d'une espèce à son environnement (Bearhop *et al.*, 2004 ; Newsome *et al.*, 2007). Ainsi, la niche trophique d'un prédateur peut être amenée à varier en fonction des contraintes environnementales s'exerçant sur lui, ses proies et ses compétiteurs. La niche trophique peut d'abord varier dans sa taille en se développant (*e.g.* arrivée ou augmentation en abondance de proies) ou en se contractant (*e.g.* disparition ou diminution en abondance de proies) (Ciancio *et al.*, 2021). Ces contractions Figure 4.3 B et expansions de niche Figure 4.3 C peuvent simultanément être associées à des phénomènes de compétition. Une diminution de la compétition (ségrégation de niche Figure 4.3 D) peut libérer un espace entraînant l'expansion de la niche du prédateur. Au contraire, une augmentation de la compétition (superposition de niche Figure 4.3 E) peut entraîner la contraction de la niche du prédateur en lui faisant perdre un certain nombre de proies (Figure 4.3) (Kingsbury *et al.*, 2020).

4.1.3 Cas d'études et hypothèses

Les chapitres précédents ont mis en évidence un contraste spatial dans la réorganisation des communautés en Mer Celtique, avec une zone où les téléostéens et chondrichtyens à affinité boréale ont été avantagés au cours des 30 dernières années et une autre où les espèces

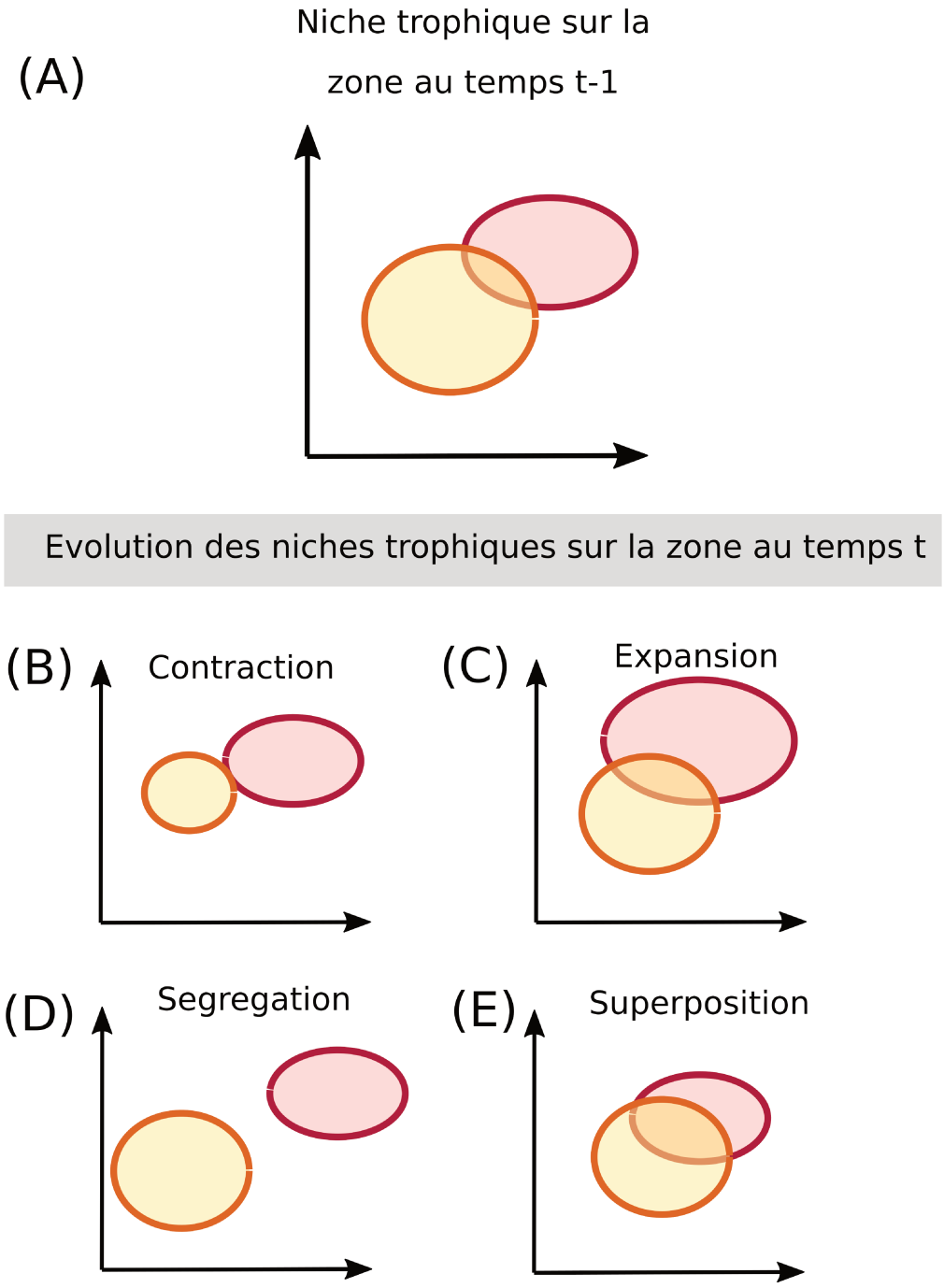


Figure 4.3 : Représentation graphique des typologies de mouvements de niche entre deux prédateurs. De gauche à droite et de haut en bas : (A) Répartition des niches de deux espèces prédatrice au temps t-1 (espèce 1 en jaune, espèce 2 en rouge) ; (B) Contraction de la niche de l'espèce 1 (amenant simultanément à une ségrégation de niche entre les deux espèces) : (C) Expansion de la niche de l'espèce 2 ; (D) Ségrégation de niche entre les deux espèces sans changement de taille lié à un déplacement des niches ; (E) Superposition entre les niches des deux espèces liée à un déplacement de niche et non pas à un changement de taille.

lusitaniennes ont été avantagées au cours des 30 dernières années. Le niveau trophique des espèces est l'un des traits sensibles aux variables environnementales d'ordre climatique que sont la température et la production primaire. La variabilité de la fonction alimentaire et de la niche trophique des espèces semble être par conséquent un indicateur potentiel des impacts du changement climatique sur la structure des communautés.

En se focalisant sur la fonction alimentaire, existe-t-il une tendance temporelle à l'avantage d'une communauté biogéographique particulière ?

À l'échelle de la Mer Celtique on s'attend à ce que la modification de la structure de l'écosystème, dont la structure trophique, se fasse à l'avantage des espèces lusitaniennes et au détriment des espèces boréales. Une augmentation de la température sur la zone, mais aussi une variabilité dans la production primaire, pourraient avoir des conséquences sur la structure trophique de l'écosystème (Brown *et al.*, 2010). Plus spécifiquement, des changements dans la distribution des espèces devraient entraîner des pertes ou des gains de proies et des diminutions ou des augmentations de la compétition entre prédateurs (Dahms et Killen, 2023 ; Sadykova *et al.*, 2020). En Mer Celtique on s'attend à une diminution de la taille de la niche trophique des espèces boréales et à une augmentation de celles des espèces lusitaniennes, ainsi qu'à une augmentation de la compétition exercée par les espèces lusitaniennes sur les espèces boréales. Cette première hypothèse sera explorée à travers la caractérisation de la variabilité de la niche trophique des espèces au cours du temps, sur la base de leur niche isotopique et contenus stomacaux. D'autre part, on s'attend à ce que ces changements environnementaux entraînent des adaptations chez les proies comme chez les prédateurs et des changements de gains et de coûts associés au processus d'alimentation, avantageant les espèces à leur frange la plus nord (ici lusitaniennes), dont la plasticité de niche thermique

sur la zone devrait être relativement importante, à l'inverse des espèces à leur frange la plus sud (ici boréales) (Downie *et al.*, 2025). Cela devrait se traduire par des changements de régimes alimentaires et de stratégies alimentaires pour certains prédateurs afin de rétablir un compromis énergétique entre gains et coûts associés au processus alimentaire. Cette seconde hypothèse sera explorée à travers la caractérisation de la variabilité du régime alimentaire des espèces au cours du temps (contenus stomacaux) en lien avec la variabilité de qualité nutritionnelle de ces proies. Aucune série temporelle continue n'existe pour l'acquisition de données trophiques, et les données disponibles ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces. Un groupe d'intérêt écologique mais aussi économique, les gadiformes, a cependant été particulièrement étudié sur la zone, permettant la synthèse et l'analyse de données à partir des années 1980 jusqu'à nos jours. Les gadiformes, dont la morue (*Gadus morhua*), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), le merlan (*Merlangius merlangus*), le merlu (*Merluccius merluccius*) et le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) sont des téléostéens, dont l'abondance représente 25% des communautés en Mer Celtique (Martinez *et al.*, 2013 ; Day *et al.*, 2019). Au cours des 20 dernières années, d'autres espèces de téléostéens d'intérêt commercial ont bénéficié de collecte de données sur leurs niches trophiques à l'instar des pleuronectiformes (plie, *Pleuronectes platessa*, cardine franche, *Lepidorhombus whiffiagonis* et sole, *Solea solea*) et des lophiiformes (baudroie commune, *Lophius piscatorius* et baudroie rousse, *Lophius budegassa*). Ainsi, des analyses isotopiques ont été réalisées sur les dix espèces en Mer Celtique listées dans le paragraphe précédent pour les périodes 2010 (2014-2016) et 2020 (2021 ; 2022). Les contenus stomacaux ont, eux, été étudiés uniquement sur 4 espèces de gadiformes (*Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius*), pour les années 1980 (1981 ; 1984 ; 1985), 1990 (1992 ; 1992 ; 1993) et 2010 (2014-2016). Finalement

la qualité nutritionnelle des proies a été caractérisée uniquement pour *M. merlangus* et *M. merluccius* dans le Golfe de Gascogne pour les années 2000 (2002-2008) et 2020 (2022-2023).

4.2 Quels outils pour étudier les différentes facettes de l'alimentation ?

Plusieurs outils existent pour étudier l'alimentation de téléostéens, bien que l'ensemble du processus alimentaire ne soit que difficilement observable en milieu naturel. L'étape du processus alimentaire la plus quantifiable est la consommation . La méthode utilisée (*e.g.* analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, des contenus stomacaux déterminés visuellement ou par ADNe) pour quantifier cette consommation va déterminer la période temporelle sur laquelle est inférée la consommation (jours, semaines, *etc.*) (Nielsen *et al.*, 2018). L'évolution des caractéristiques morpho-anatomiques ainsi que les changements d'habitats au cours de la vie des téléostéens entraînent des variations importantes dans leur consommation en relation avec leurs tailles (Karpouzi et Stergiou, 2003 ; Day *et al.*, 2019). Pour les analyses isotopiques et de contenus stomacaux seuls les individus ayant atteint la taille correspondant à la fin de leur ontogénie de régime alimentaire ont été sélectionnés (Day *et al.*, 2019 ; Mahe *et al.*, 2007). Les méthodes d'analyse de la consommation d'un prédateur permettent d'estimer la variabilité de sa niche trophique et d'extrapoler la variabilité des gains et coûts associés. L'ensemble des données associées à ce chapitre ont été collectées au cours des campagnes scientifiques de pêche EVHOE et ORHAGO précédemment présentées (paragraphe 2.1.2). Toutes les analyses de ce chapitre ont été réalisées sur R (v. 4.2.2 ; Team, 2020).

4.2.1 Contenus stomacaux et régime alimentaire

L'étude macroscopique des contenus stomacaux a historiquement été le premier outil développé pour étudier la niche trophique des espèces (Hyslop, 1980 ; Hynes, 1950). Cet outil permet d'avoir une vision détaillée du bol alimentaire d'un individu de quelques heures à quelques jours avant son prélèvement (Hyslop, 1980 ; Amundsen et Sánchez-Hernández, 2019 ; Carvalho *et al.*, 2019). Un total de 2787 contenus stomacaux de poissons a été analysé. Deux bases de données couvrant pour l'une les années 1980 et 1990 (Stomach Content Database, DAPSTOM, Pinnegar et Platts, 2014), et pour l'autre les années 2010 (TrophicCS, Robert *et al.*, 2022), ont été utilisées. Une base synthétique de données a été construite afin d'uniformiser l'identification des proies au cours des différentes décennies. Cette base incluait un total de 195 taxa (dont 96 pour les années 1980, 78 pour les années 1990 et 106 pour les années 2010) qui ont été catégorisés à trois niveaux de résolution taxonomique pour les analyses à suivre (Tableau 4.1). Le moins détaillé de ces niveaux comprenait 7 groupes taxonomiques : Pisces, Crustacea, Mollusca, Cnidaria, Echinodermata, Polychaeta et Autres. Le niveau de résolution intermédiaire comprenait 33 catégories, la plupart au niveau de la famille. Le dernier et plus détaillé des niveaux incluait les 195 groupes taxonomiques précédemment évoqués, dont une partie conséquente au niveau de l'espèce. Du fait du manque de documentation sur les méthodes utilisées quant au dénombrement des proies pour les données issues de la DAPSTOM, l'ensemble des analyses a été conduit sur les fréquences d'occurrences des proies (Buckland *et al.*, 2017) définies comme l'occurrence d'une proie donnée divisée par le nombre total de taxa de proies présents par estomac de prédateur (Équation 4.1 ; Équation 4.2). Cette métrique varie entre 0 et 100.

$$Fo_{j,i} = Oc_{j,i} / \sum_{j=1}^{m} Oc_j \tag{4.1}$$

$Fo_{j,i}$ correspond à l'occurrence d'un taxon de proie, standardisée, par estomac d'individu prédateur, i. L'occurrence, $Oc_{j,i}$ est une valeur binaire, soit 0, soit 1, qui correspond à la présence ou à l'absence du taxon de proie j dans l'estomac de l'individu prédateur i pour l'espèce prédatrice sélectionnée, divisée par la somme d'occurrence pour l'ensemble des taxa de proies, Oc_j, sur le nombre total de taxa de proies, m.

$$Foccu_j = \sum_{i=1}^{n} Fo_{j,i}/n \times 100 \tag{4.2}$$

$Foccu_j$ correspond à la fréquence d'occurrence d'un taxon de proie donné, j, pour l'espèce prédatrice sélectionnée. C'est la somme de l'ensemble des occurrences de proies standardisées par individu prédateur i, $Fo_{j,i}$, sur le nombre total d'individu prédateur échantillonné pour une espèce prédatrice donnée, multipliée par 100.

Des indices de Shannon normalisés ont été calculés pour estimer le degré de généralisme de chaque espèce (Shannon et Weaver, 1949 ; Colwell et Futuyma, 1971). Cet indice varie entre 0, *i.e.* espèce totalement spécialiste, et 1, *i.e.* espèce totalement généraliste, consommant chaque taxa de proie présent de manière égale. L'indice a été calculé au niveau de résolution taxonomique le moins détaillé. Ainsi une espèce sera considérée généraliste si elle consomme tous les groupes taxonomiques et non si elle consomme un nombre important d'espèces au sein d'un groupe taxonomique donné. Cet indice a été calculé sur la base de la fréquence d'occurrence des proies (Équation 4.3).

$$h_i = -ln(N)^{-1} \sum_{j=1}^{N} Foccu_{i,j} ln(Foccu_{i,j}) \tag{4.3}$$

N est le nombre total de proies par groupe taxonomique, $Foccu_{i,j}$ est la fréquence d'occurrence du taxon de proie j dans le régime alimentaire de l'espèce prédatrice i.

4.2.2 Isotopie et niche trophique

L'étude des niches isotopiques via l'analyse des signatures en isotopes stables du carbone et de l'azote offre une vision intégrative des régimes alimentaires des prédateurs sur une période de temps plus longue que celle des contenus stomacaux (Layman *et al.*, 2007 ; Nielsen *et al.*, 2018). Pour conduire ces analyses isotopiques, un total de 553 poissons et 61 consommateurs primaires (*Pecten maximus*) a été collecté au cours de deux périodes temporelles : une séquence de 3 ans entre 2014 et 2016 (années 2010) pour les données les plus anciennes et une séquence de 2 ans entre 2021 et 2022 (années 2020) pour les données les plus récentes. Le muscle dorsal a été collecté pour les poissons, tandis que le muscle abducteur a été collecté pour les consommateurs primaires. L'ensemble des échantillons a été congelé à bord du navire scientifique puis déshydraté à l'étuve au laboratoire (60°C durant 48 heures). Les échantillons ont par la suite été broyés en une poudre homogène par le Stable Isotopes in Nature Laboratory (University of New Brunswick, Canada). Leurs ratios en isotopes stable de carbone (13C/12C, par la suite $\delta^{13}C$) et d'azote (15N/14N, par la suite $\delta^{15}N$) ont été déterminés à l'aide d'un spectromètre Carlo Erba NC2500 Elemental Analyzer. Les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ont été corrigées à partir des signatures isotopiques des bivalves qui constituent le niveau de base de la chaîne alimentaire (*i.e.*, consommateurs primaires de l'écosystème, Day

et al., 2019). Un bivalve filtreur suspensivore, la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), a été choisi pour déterminer les valeurs de niveau de base de cette étude. En effet, les valeurs isotopiques des bas niveaux trophiques peuvent varier spatialement du fait de gradients environnementaux tels que la profondeur, et se répercuter sur les niveaux supérieurs. Par conséquent, les valeurs isotopiques observées des niveaux trophiques plus élevés doivent être corrigées spatialement par ces valeurs de niveau de base. L'équation suivante incorporant ces informations sur les consommateurs primaires en fonction de leur profondeur d'échantillonnage a été utilisée (Équation 4.4, Day *et al.*, 2019) :

$$\delta^i_{X_{corrige}} = \delta^i_{X_{observe}} - (\alpha \times profondeur\delta_{\overset{i}{X}} + \beta) + \mu_{\delta_X}^{PectenmaximusenMerCeltique} \tag{4.4}$$

où δ_X est le ratio isotopique pour un individu donné i ; α et β sont les coefficients estimés via un modèle de régression linéaire, incluant la profondeur δ^i_X à laquelle l'individu i a été collecté ; et ${\mu_{\delta X}}^{PectenmaximusenMerCeltique}$ est la moyenne du ratio isotopique de *Pecten maximus* en Mer Celtique. La corrélation linéaire entre les ratios $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ et la profondeur a été estimée sur la base du coefficient de corrélation de Pearson et était respectivement de -0,925 ($p < 0{,}001$) pour $\delta^{15}N$ et -0,849 ($p < 0{,}001$) pour $\delta^{13}C$. Les hypothèses de normalité et homoscédasticité de la régression linéaire ont été vérifiées (Shapiro test, $\delta^{15}N$ $p = 0{,}560$, $\delta^{13}C$ $p = 0{,}880$, Breusch-Pagan test, $\delta^{15}N$ $p = 0{,}551$, $\delta^{13}C$ $p = 0{,}051$).

La taille de la niche trophique et son degré de superposition ont été estimés au niveau des groupes de préférendum biogéographique, boréal (*Gadus morhua, Melanogrammus aeglefinus, Micromesistius poutassou, Pleuronectes platessa*) versus lusitanien (*Lepidorhombus*

whiffiagonis, Lophius budegassa, Lophius piscatorius, Merlangius merlangus, Merluccius merluccius) (Jiming, 1982). Une surface d'ellipse standardisée (SEA en ‰^{2}) recouvrant 95 % des signatures isotopiques en $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ et représentant à la fois la taille et la position de la niche d'un groupe de préférendum biogéographique au sein d'un espace bidimensionnel a été calculée. Si la position de la SEA change du fait de variations en $\delta^{13}C$, cela suggère un changement des sources de nourriture, qui dans ce cas correspondrait à des bascules entre les voies benthiques et pélagiques (Post, 2002 ; Grippo *et al.*, 2011). Si la position de la SEA change du fait de variations en $\delta^{15}N$, cela suggère un changement du niveau trophique des proies consommées (Layman *et al.*, 2007). Plus particulièrement, le $\delta^{15}N$ augmente en moyenne de 3.4 ‰ entre prédateur et proie (Minagawa et Wada, 1984 ; Post, 2002 ; Newsome *et al.*, 2007). Une diminution de la surface de la SEA indique une contraction de la niche isotopique, quand une augmentation de la surface de la SEA indique une expansion de la niche isotopique. La surface d'ellipse bayésienne standardisée (par la suite SEA.B) correspond à une méthode de calcul particulière de la SEA qui permet des comparaisons statistiquement robustes entre jeux de données de tailles variables (Jackson *et al.*, 2011). Les valeurs de SEA.B ont été calculées à l'aide de la fonction *siberEllipses()*, par groupe de préférendum biogéographique pour chaque période temporelle (2010, 2020). La convergence des distributions à posteriori des estimations de SEA.B a été vérifiée sur la base du test de Gelman. La probabilité que la surface des SEA.B varie au cours du temps a été calculée et comparée entre groupes de préférendum biogéographique. Finalement, j'ai estimé le degré de compétition entre les groupes lusitanien et boréal sur la base de l'évolution de la superposition de niche isotopique entre ces deux groupes au cours du temps. La superposition des SEA.B a été simulée pour les deux périodes (n = 1 000 échantillons, fonction *maxLikOver-*

lap(), package *SIBER*, avec les groupes boréal et lusitanien comme variables "communautés" et les espèces comme variables "groupes") et comparée statistiquement sur la base d'un *t-test* de Student. Pour mieux visualiser les variations de superposition des ellipses bayésiennes au cours du temps, les valeurs estimées de ces superpositions ont été projetées sur les SEA à 95 %.

4.2.3 Qualité nutritionnelle et compromis énergétique

L'analyse des régimes alimentaires issus de données acquises sous loupe binoculaire (Pinnegar et Platts, 2014) et de données acquises par *metabarcoding* (Lejeune *et al.*, 2022) de tractus digestifs a permis de définir les proies potentielles de *Merluccius merluccius* et de *Merlangius merlangus* dans le Golfe de Gascogne. À partir de cet inventaire de proies potentielles, une sélection de 16 espèces, déjà échantillonnées par le passé et permettant donc une comparaison temporelle, a été effectuée, afin de suivre l'évolution de leur qualité nutritionnelle au cours du temps. Les données de Spitz *et al.*, 2010 ont servi de référence historique (2000) tandis que les échantillons collectés lors du projet MM's (paragraphe 2.1.2) ont servi de référence contemporaine (2020). La composition proximale (eau, cendre, lipides, protéines et contenu en carbohydrates) ainsi que les contenus énergétiques ont été déterminés afin d'évaluer la qualité nutritionnelle des espèces de proies. Pour caractériser la distribution de la composition nutritionnelle des proies entre la période 2000 et la période 2020, une analyse factorielle de correspondance (AFC) a été effectuée sur les lipides, protéines, cendre, eau et contenu énergétique moyens standardisés par espèces et par période à l'aide d'une transformation par quotient (fonction *data.Normalization* du package *clusterSim*, Dudek et Walesiak, 2020). Selon Spitz *et al.*, 2010 trois groupes de qualités nutritionnelles ont été déterminés

sur la base de la densité en énergie des espèces : haute qualité (HQ, Densité énergétique > 6 kJ.g^{-1}) : maquereau, *Scomber scombrus*, chinchard, *Trachurus trachurus*, sardine, *Sardina pilchardus*, argentine *Argentina sphyraena*, athérine, *Atherina presbyter*, sanglier, *Capros aper*, anchois, *Engraulis encrasicolus*, sprat, *Sprattus sprattus* ; qualité intermédiaire (IQ, 4 < Densité énergétique < 6 kJ.g-1) : merlan, *Merlangius merlangus*, petit tacaud, *Trisopterus minutus*, merlan bleu, *Micromesistius poutassou*, dragonet, *Callionymus lyra*, gobie de Fries, *Lesueurigobius friesii*, sivade blanche, *Pasiphaea sivado* ; et basse qualité (LQ, Densité énergétique < 4 kJ.g-1) : merlu, *Merluccius merluccius*, seiche, *Sepia officinalis*. Les coordonnées par espèce et par période ont été extraites des deux premiers axes de l'AFC pour estimer les ellipses à 75 % par groupe de qualité nutritionnelle à l'aide du package *SIBER* (Jackson *et al.*, 2011). Pour estimer la ségrégation entre groupes de qualité nutritionnelle différente, la fonction *maxLikOverlap* a été utilisée. Finalement, la probabilité d'une augmentation de la superposition entre groupes a été testée en utilisant la fonction *bayesianOverlap* du package *SIBER* (Jackson *et al.*, 2011), avec trois chaînes et 1000 itérations comme *burn-in*. Les changements en superposition des ellipses à 75 % ont été testés à l'aide d'un *t-test* de Student.

4.3 Mobilité : Une structure trophique liée au mouvement des espèces

Comme précédemment évoqué (paragraphe 4.1.2), les réponses biologiques de mobilité et de mortalité des espèces peuvent mener à des changements de taille et de localisation de la niche trophique d'une espèce donnée. Cela peut tout aussi bien être causé par une diminution ou une augmentation de l'abondance de certaines proies (Gulka *et al.*, 2017) que par une augmen-

Table 4.1 : Descriptif des données, espèces concernées, périodes, nombre d'individus collectés, zone de collecte et lien avec les questions explorées au sein du chapitre

Méthode	Espèces	Période	Nombre d'individus	Zone	Questions
Contenus stomacaux des prédateurs	*Gadus morhua, Melanogrammus aeglefinus, Merlangius merlangus, Merluccius merluccius*	1981, 1984, 1985 (1980)	1909	Mer Celtique	**Caractérisation de la consommation** (1) Caractériser le régime alimentaire des prédateurs (2) Caractériser le degré de généralisme des prédateurs **Proxy de gains et coûts associés à l'alimentation** (3) Identification des proies et de leur caractéristiques de nage et abondance.
		1991, 1992, 1993 (1990)	662		
		2014, 2015, 2016 (2010)	216		
Signatures isotopique des prédateurs	*Gadus morhua, Melanogrammus aeglefinus, Micromesistius poutassou, Pleuronectes platessa, Lepidorhombus whiffiagonis, Lophius budegassa, Lophius piscatorius, Merlangius merlangus, Merluccius merluccius, Solea sola*	2014-2016 (2010)	267	Mer Celtique	**Caractérisation de la consommation** (1) Taille de la niche isotopique **Proxies de gains et coûts associés à l'alimentation** (2) Estimation de la compétition potentielle
		2021-2022 (2020)	286		
Qualités nutritionnelles des proies de *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius*	*Scomber scombrus, Trachurus trachurus, Sardina pilchardus, Argentina sphyraena, Atherina presbyter, Capros aper, Engraulis encrasicolus, Sprattus sprattus, Merlangius merlangus, Trisopterus minutus, Micromesistius poutassou, Callionymus lyra, Lesueurigobius friesii, Pasiphaea sivado, Merluccius merluccius, Sepia officinalis*	2002-2008 (2000)	1292	Golfe de Gascogne	**Proxies de gains et coûts associés à l'alimentation** (1) Estimation du gain énergétique potentiel des proies
		2022, 2023 (2020)	499		

tation ou une diminution de l'abondance des prédateurs (*e.g.* la diversité des comportements alimentaires à l'échelle des espèces est dépendante de la taille de la population prédatrice, Riverón *et al.*, 2021), ou encore par une augmentation ou une diminution de l'abondance des compétiteurs (Lancaster *et al.*, 2017). Dans ce travail de thèse, le degré de généralisme, la composition du régime alimentaire sur la base de contenus stomacaux et la taille des niches isotopiques des prédateurs ont été analysés afin de déterminer ces changements de proies. Le degré de superposition des niches isotopiques entre groupes de préférendum biogéographique a été estimé au cours du temps afin de questionner l'évolution de la compétition.

4.3.1 Contraction de niche et changement de régime alimentaire

Sur la période d'étude la plus récente, à savoir les années 2010 et 2020, et malgré la courte durée de l'étude (< 10 ans), des changements d'importance des niches isotopiques ont été observés en comparaison d'études similaires (Bond et Lavers, 2014 ; Ólafsdóttir *et al.*, 2021 ; Ogilvy *et al.*, 2022). Cette variation se traduit par une diminution de la taille de la niche isotopique des espèces en fonction de leur préférendum biogéographique (Figure 4.4). Plus spécifiquement, la SEA.B du groupe boréal a diminué (passant d'une moyenne de 4,34 ‰^{2} dans les années 2010 à 3,77 ‰^{2} dans les années 2020, avec une probabilité de diminution de 84,2 %). A l'inverse, la SEA.B du groupe lusitanien a augmenté au cours du temps, passant d'une moyenne de 3,05 ‰^{2} dans les années 2010 à une moyenne de 3,22 ‰^{2} dans les années 2020 (probabilité d'augmentation de 69,93 %). La contraction de la niche isotopique du groupe boréal au cours du temps corrobore l'hypothèse selon laquelle les conditions environnementales en Mer Celtique ne sont plus aussi favorables pour ces espèces qu'elles ne l'étaient dans le passé. Dans d'autres régions, des changements environnementaux

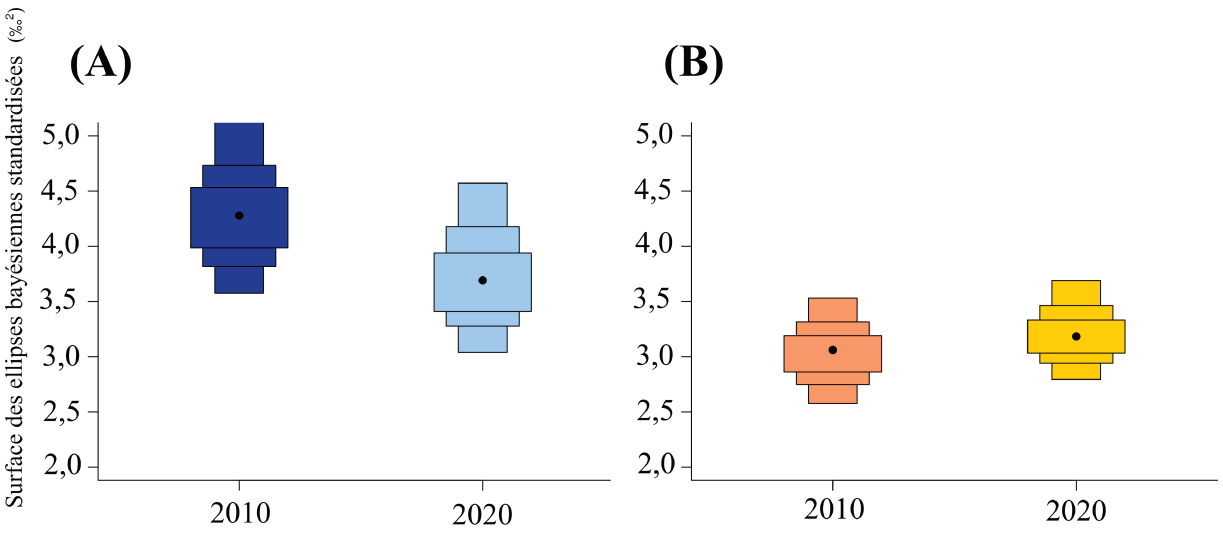


Figure 4.4 : Boxplot de la surface des ellipses bayésienne standardisée des niches isotopiques des groupes boréal et lusitanien au cours du temps Les ellipses sont basées sur la niche isotopique ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des deux groupes biogéographique boréal (en bleu, (A)) et lusitanien (en orange (B)) au cours du temps pour les années 2010 (bleu et orange foncés) et pour les années 2020 (bleu et orange clairs)

comparables ont entraîné des restructurations trophiques à l'avantage du groupe d'affinité biogéographique de basses latitudes (*e.g.* restructuration trophique à l'avantage du groupe boréal et au détriment du groupe arctique dans l'océan Arctique, Fossheim *et al.*, 2015 ; Kortsch *et al.*, 2015).

Si l'on regarde en détail la caractérisation de ces variations, les valeurs de $\delta^{15}N$ couvertes par l'ellipse nous indique la diversité des niveaux trophiques parmi les proies, tandis que les valeurs de $\delta^{13}C$ nous renseignent sur le nombre de sources. Les valeurs de $\delta^{15}N$ couvertes par la SEA.B du groupe boréal augmentent au cours du temps (différences entre valeurs de 2,86 dans les années 2010 contre 3,63 pour les années 2020), mais diminuent pour le groupe lusitanien (différences entre valeurs de 1,56 dans les années 2010 à 1,21 dans les années 2020) (Figure 4.5). A contrario, les valeurs de $\delta^{13}C$ couvertes par le groupe boréal diminuent de 1,93 dans les années 2010 à 1,06 dans les années 2020 et augmentent pour le groupe lusitanien

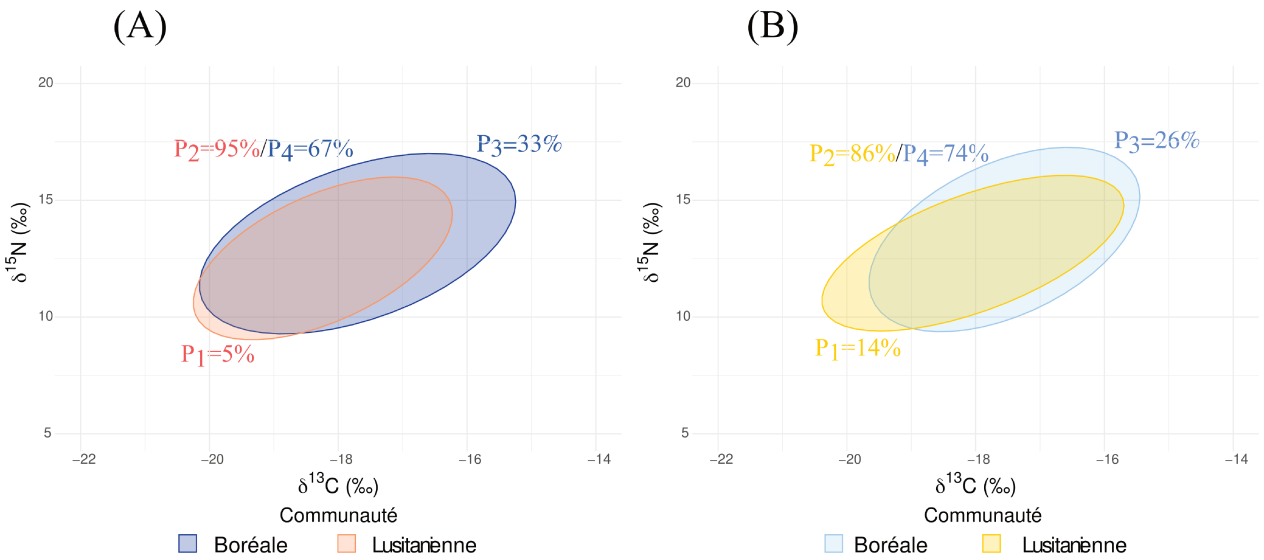


Figure 4.5 : Évolution de la localisation des ellipses ($\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$) et de la superposition entre groupes biogéographiques au cours du temps (A) Localisation et superposition entre l'ellipse à 95% des espèces boréales (bleu) et lusitaniennes (orange) dans les années 2010 (B) Localisation et superposition entre l'ellipse à 95% des espèces boréales (bleu) et lusitaniennes (orange) dans les années 2020

de 1,27 dans les années 2010 à 1,90 dans les années 2020 (Figure 4.5).

Cette analyse met en évidence des changements de niches trophiques au cours des dix dernières années pour dix espèces de gadiformes, de pleuronectiformes et de lophiiformes. L'intégration des données de contenus stomacaux m'a permis d'examiner plus précisément ces changements de niches trophiques sur un temps plus long et d'identifier quelles sont les proies qui ont changé pour ces espèces. En Mer Celtique, *Gadus morhua* et *Melanogrammus aeglefinus*, les deux espèces les plus généralistes, ont conservé un régime alimentaire relativement stable au cours du temps (1980-1990-2010). À l'inverse, durant la même période, *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius*, deux espèces spécialistes dans les années 1980, ont progressivement développé un régime plus généraliste (Figure 4.6). Le régime alimentaire de *Gadus morhua* reste relativement stable au cours du temps (Figure 4.6). La majorité de son régime alimentaire est composée de crustacés (fréquences d'occurrences de

54 % dans les années 1980, 56 % dans les années 1990 et 49 % dans les années 2010), principalement parmi les familles des Anomura, Brachyura et Caridea. En seconde position, on retrouve les proies poissons (fréquences d'occurrences de 37 % dans les années 1980, 36 % dans les années 1990 et 26 % dans les années 2010), principalement parmi les gadiformes et les perciformes. La fréquence d'occurrence des mollusques augmente au cours du temps et passe de 2 % dans les années 1980 à 5 % dans les années 1990 et 19 % dans les années 2010. A contrario, la fréquence d'occurrence des polychètes diminue légèrement au cours du temps, de 7 % dans les années 1980 à 3 % dans les années 1990 et 2 % dans les années 2010. Le degré de généralisme de *G. morhua* reste relativement constant au cours du temps (Indice de Shannon estimé à 0,411 dans les années 1980, 0,438 dans les années 1990 et 0,448 dans les années 2010). L'espèce la plus généraliste de l'étude, malgré une diminution au cours du temps de son indice de Shannon, est *Melanogrammus aeglefinus* (0,731 dans les années 1980 à 0,671 dans les années 1990 et 0,560 dans les années 2010). Cette espèce consomme principalement des échinodermes, des crustacés, des polychètes et des mollusques (Figure 4.6). La fréquence d'occurrence des mollusques au sein de son régime alimentaire augmente, passant de 23 % dans les années 1980 à 35 % dans les années 1990 et 38 % dans les années 2010, là où celle des polychètes diminue de 26 % dans les années 1980 à 18 % dans les années 1990 et 12 % dans les années 2010. *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius* font l'objet de variations importantes et comparables de leur régime alimentaire au cours du temps (Figure 4.5). Les deux espèces sont particulièrement spécialistes dans les années 1980 (Indices de Shannon de 0,128 et 0,038 respectivement) mais adoptent un régime de plus en plus généraliste (Indices de Shannon de 0,356 et 0,288 dans les années 1990 et 0,406 et 0,481 dans les années 2010). Plus spécifiquement, les deux espèces sont initialement des piscivores spécialistes et basculent

progressivement vers une alimentation composée d'une part importante de crustacés. Pour *M. merlangus* la fréquence d'occurrence de poisson dans son alimentation passe de 94 % dans les années 1980 à 73 % dans les années 1990 et 12 % dans les années 2010. Pour *M. merluccius* les poissons composaient 99 % de son alimentation dans les années 1980, 78 % dans les années 1990 et 41 % dans les années 2010. A contrario, la fréquence d'occurrence des crustacés dans le régime alimentaire de *M. merlangus* passe de 5 % dans les années 1980 à 22 % dans les années 1990 et 76 % dans les années 2010. Pour *M. merluccius* la fréquence d'occurrence des crustacés varie de 1 % dans les années 1980 à 20 % dans les années 1990 et 52 % dans les années 2010. Des bascules de régime alimentaire de spécialistes à généralistes ont été mises en évidence pour *Gadus morhua* en Mer Baltique entre les années 1960 et 2010 (Haase *et al.*, 2020). À l'inverse en Mer de Barents, son régime alimentaire est resté relativement stable entre les années 1930 et 2010 (Townhill *et al.*, 2021). Dans un système exposé à des variations environnementales, les espèces généralistes peuvent être favorisées au détriment d'espèces plus spécialistes du fait de capacités adaptatives plus grandes (Denderen *et al.*, 2018 ; Beger, 2021 ; Clavel *et al.*, 2011 ; Olin *et al.*, 2022). Des changements de densité d'une espèce de prédateur donnée peuvent amener à des niveaux de spécialisation alimentaire des individus plus élevés, qui en retour entraînent la présence au sein de la population d'individus avec des régimes alimentaires spécialisés, mais variés, et à des niches trophiques plus larges en général. À l'inverse, une diminution de la densité d'une espèce prédatrice donnée peut réduire la variété des comportements alimentaires au global et entraîner une contraction de niche (Riverón *et al.*, 2021).

Le régime alimentaire des prédateurs dépend en partie de leur stratégie alimentaire. Celle-ci peut être opportuniste ou sélective, elle se différencie en étudiant la correspondance entre

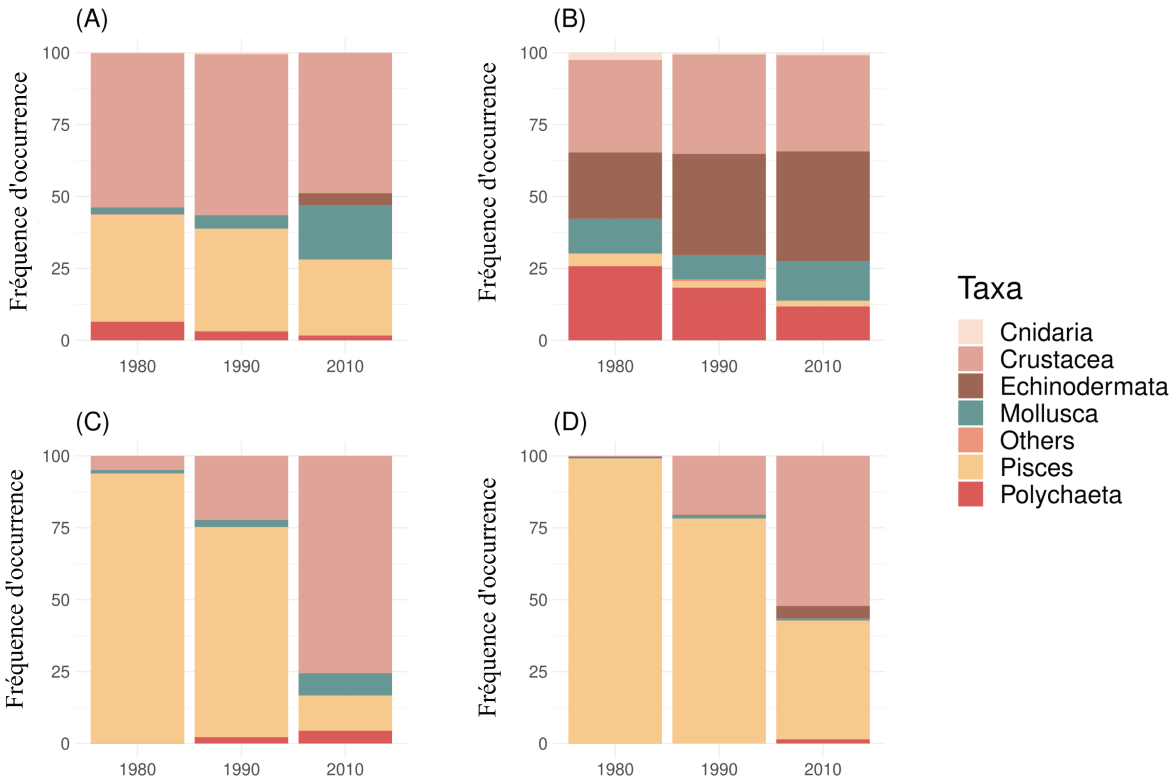


Figure 4.6 : Fréquence d'occurrence relative des différents taxa de proies au sein des estomacs de gadiformes Les contenus stomacaux ont été collectés sur plusieurs années pour chaque décennie pour (A) *Gadus morhua*, (B) *Melanogrammus aeglefinus*, (C) *Merlangius merlangus* et (D) *Merluccius merluccius*.

la niche trophique réalisée d'un prédateur et les proies disponibles sur une zone donnée. Là où les espèces opportunistes consomment leurs proies en fonction de l'abondance locale de celles-ci, les espèces sélectives consomment certaines proies préférentiellement pour les gains particuliers qu'elles apportent (Scharf *et al.*, 2000 ; Spitz *et al.*, 2010). En Mer Celtique *Gadus morhua*, *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius*, semblent être des espèces opportunistes, lorsque l'on croise leurs distributions et l'abondance en merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) et en tacaud (*Trisopterus spp.*) (Trenkel *et al.*, 2005) et leurs occurrences dans les contenus stomacaux des prédateurs. Les relations opportunistes entre prédateurs et proies devraient indiquer que les changements de régimes alimentaires observés notamment pour le *M. merlangus* et *M. merluccius* sont causés par des changements en disponibilité des proies (Alonso *et al.*, 2019). Dans les années 1980, *M. merlangus* et *M. merluccius* étaient presque exclusivement piscivores ($>$ 90 %), pour basculer sur un assemblage entre poisson (75 %) et crustacés (20 %) dans les années 1990, puis dans les années 2010, sur un régime alimentaire composé presque pour moitié de crustacés. Il est possible qu'une partie de ces proies poissons ait diminué en abondance en Mer Celtique du fait de changements environnementaux ou bien de la surpêche (Calado *et al.*, 2020 ; Hernández-Mendoza *et al.*, 2022). En effet, certaines proies poissons de *M. merlangus* et de *M. merluccius* ont elles-même une valeur commerciale et peuvent être impactées directement par la pêche. Par exemple, l'indice d'abondance de *M. poutassou* a diminué de plus de 90 %, de $8e^{12}$ tonnes (écart type [SD] : $1e^{12}$ tonnes) en 1997 à $5e^{11}$)tonnes (SD : $4e^{11}$ tonnes) en 2016 (Ifremer, 2023), potentiellement du fait d'une augmentation des débarquements dans le Sud du Nord-Est Atlantique durant cette période (ICES, 2022). À cela s'ajoutent les mouvements d'espèces vers les pôles et les profondeurs du fait du changement climatique (Poloczanska *et al.*, 2013 ; Poloczanska

et al., 2016). Ces changements d'aires de distribution se répercutent sur l'abondance des proies. Ainsi des changements de distribution d'invertébrés (*e.g.* polychètes et échinodermes) et de poissons ont déjà été mis en évidence dans les eaux du Nord-Est Atlantique et devraient se poursuivre dans le futur (Schickele *et al.*, 2021 ; Weinert *et al.*, 2016). En Mer du Nord les invertébrés benthiques ont par exemple entamé des changements de distributions à la fois vers les pôles et vers les profondeurs ; mais ces changements se font à une vitesse inférieure à celle du changement climatique, ce qui devrait causer des baisses d'abondances et de diversité pour ces groupes taxonomiques (Hiddink *et al.*, 2015). Ces résultats suggèrent qu'une mer tempérée à la limite d'aires de répartition biogéographique peut être largement impactée dans sa structure trophique par les impacts du changement climatique. Ces variations devraient résulter en des changements profonds dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème se répercutant sur l'ensemble des niveaux trophiques. Des travaux antérieurs ont documenté des contractions et expansions de niche trophique en relation avec les variables environnementales (*e.g.* gamme de température, niveau de production primaire, dégradation de l'habitat) à travers des gradients latitudinaux ou temporels (Bond et Lavers, 2014 ; Kingsbury *et al.*, 2020).

4.3.2 Augmentation de la compétition : faire face à de nouveaux compétiteurs

Les niches isotopiques des espèces boréales et lusitaniennes se superposent, indiquant l'existence d'une compétition pour certaines ressources alimentaires entre ces deux groupes (Gaspar *et al.*, 2022 ; Pankow *et al.*, 2021 ; Pelage *et al.*, 2022). Entre les années 2010 et 2020, la

superposition entre les niches isotopiques des groupes boréal et lusitanien augmente. La proportion de surface de niche superposée pour les deux groupes pris ensemble augmente de 1 % en moyenne, passant de 64 % dans les années 2010 à 65 % dans les années 2020 ($p < 0{,}001$). Plus spécifiquement, la proportion de la niche des espèces boréales exposée à une superposition avec celle des espèces lusitaniennes passe de 67 % dans les années 2010 à 74 % dans les années 2020. Au contraire, la proportion de la niche des espèces lusitaniennes exposée à une superposition avec celle des espèces boréales diminue au cours du temps, passant de 96 % dans les années 2010 à 86 % dans les années 2020 (Figure 4.5). L'une des interprétations possibles de ces résultats consiste à considérer que les espèces lusitaniennes exercent une pression compétitive croissante sur les espèces boréales. Cette interprétation est cohérente avec la variabilité inverse de ces deux espèces quant au $\delta^{13}C$, pouvant indiquer la disparition de certaines sources de carbone de la niche des espèces boréales au bénéfice des espèces lusitaniennes (France, 1995). Ce changement de compétition peut être lié à des changements de biomasses pour les espèces de plus haut niveau trophique. En Mer Celtique les espèces de haut niveau trophique ont décliné en abondance au cours de la seconde moitié du 20me siècle (Pinnegar *et al.*, 2003 ; Pauly *et al.*, 1998). La mise en place d'une politique des pêches et de mesures de gestion, notamment à travers des quotas de pêche, a entraîné la diminution de la pression de pêche exercée sur les prédateurs supérieurs. Au contraire, cet effort de pêche s'est progressivement reporté sur de plus bas niveaux trophiques, dont une partie des proies des gadiformes, induisant une moins grande disponibilité de proies pour ceux-ci. Finalement, le changement climatique, en entraînant des changements de distribution d'espèce a pu modifier l'abondance et la diversité des compétiteurs lusitaniens (Lancaster *et al.*, 2017 ; Perry *et al.*, 2005 ; Dulvy *et al.*, 2008).

4.4 Adaptabilité : ré-organisation trophique à la recherche de compromis énergétique

4.4.1 Stratégies alimentaires et valeurs énergétiques des proies

Dans le cas de comportements sélectifs, à l'inverse des comportements opportunistes précédemment présentés, une variabilité du régime alimentaire pourrait être causée par une variabilité de qualité nutritionnelle des proies (Rijnsdorp *et al.*, 2009 ; Heneghan *et al.*, 2023). En théorie, l'existence de stratégies alimentaires émerge de compromis énergétiques, les prédateurs devant maximiser l'énergie acquise par rapport au coût d'acquisition lors du processus alimentaire (Scharf *et al.*, 2000). Les petits poissons pélagiques (par la suite petits pélagiques, *e.g.* sardine, *Sardina pilchardus*, anchois, *Engraulis encrasicolus*, chinchard, *Trachurus trachurus* et merlan bleu, *Micromesistius poutassou*) ont tendance à présenter des contenus énergétiques supérieurs à ceux d'espèces démersales ou benthiques, ce qui pourrait justifier de comportements sélectifs des prédateurs à leur égard (Van Pelt *et al.*, 1997 ; Pinnegar *et al.*, 2003 ; Spitz *et al.*, 2010). Des comportements sélectifs de la part de *Merlangius merlangus*, de *Merluccius merluccius* et d'autres gadiformes ont été mis en évidence sur d'autres zones que la Mer Celtique. Certains petits pélagiques (*e.g. Micromesistius poutassou*) semblent être consommés plus fréquemment qu'attendu si la consommation de ces prédateurs était uniquement opportuniste (Pinnegar *et al.*, 2003 ; Mahe *et al.*, 2007). Dans les années 1980, à la fois *M. merlangus* et *M. merluccius* se nourrissaient principalement de poissons gadiforme (48 % de fréquence d'occurrence pour *M. merlangus* et 55 % pour *M. merluccius*), dominé notamment par *Trisopterus spp.* et *M. poutassou*. Arrivent ensuite *Sprattus*

sprattus et *Trachurus trachurus*. Les Scombridae étaient aussi observés régulièrement dans le régime alimentaire de *M. merluccius* durant cette période, mais pas dans celui de *M. merlangus*. Il n'y a pas de groupes de crustacés dont la variabilité temporelle se dégage de manière claire pour le régime alimentaire de *M. merlangus*. Les Crangonidae ont augmenté dans le régime alimentaire de *M. merluccius* au cours du temps passant de 1 % dans les années 1980 et 1990 à 7 % dans les années 2010. (Tableau 4.2). Si certaines de ces proies ont décliné en qualité pour un investissement avant capture égal, cela pourrait réduire leur attractivité pour les prédateurs (Schrimpf *et al.*, 2012) et amener à des stratégies alimentaires moins sélectives de la part des prédateurs. Dans le Golfe de Gascogne, le poids pour un âge donné ainsi que la biomasse des petits pélagiques ont diminué depuis les années 2000 (Doray *et al.*, 2018 ; Boëns *et al.*, 2021).

L'énergie acquise sur la base de la consommation d'une proie est, comme évoqué dans la première partie de ce chapitre, le résultat d'un compromis énergétique entre les coûts associés à l'acquisition de la proie et l'énergie assimilée par le prédateur lors de sa consommation (Giacomini, 2022 ; Sutton et Arnould, 2022). Toutes conditions égales par ailleurs (*e.g.* composition du régime alimentaire, ratio de taille entre proie et prédateur, densité des proies et leur distribution), une diminution de l'énergie contenue dans les proies aura un impact direct sur le gain énergétique du prédateur (Biela *et al.*, 2019 ; McCluskey *et al.*, 2016). Des différences importantes en termes de valeurs énergétiques des proies ont été observées entre les années 2000 et 2020 (Figure 4.7). La valeur énergétique de l'ensemble des proies a diminué entre ces deux périodes à l'exception de *Sprattus sprattus*. Cette diminution de valeurs énergétiques était en moyenne de 33 % pour le groupe de haute valeur nutritionnelle (HQ), 17 % pour le groupe de valeur nutritionnelle intermédiaire (IQ) et 14 % pour le groupe

Table 4.2 : Fréquences d'occurrence (%) au cours du temps des différents groupes de proies appartenant aux Pisces et Crustacea dans les contenus stomacaux du merlan (Merlangius merlangus) et du merlu (Merluccius merluccius). Le niveau taxonomique le plus détaillé a été utilisé. Seules les fréquences d'occurrence supérieures à 5% au cours des décennies 1980, 1990, ou 2010 sont présentées.

				Merlangius merlangus			*Merluccius merluccius*		
Grands groupes taxonomiques	**Sous groupes taxonomiques**	**Espèces**	**Nom vernaculaire**	1980s	1990	2010	1980	1990	2010
Pisces	Gadiforms	*Trisopterus spp.*	Tacauds	39,8	17,2	2,2	21,2	13,7	3,6
	Actinopteri other	*Sprattus sprattus*	Sprat	29,3	9,5	0	7,6	0,3	0
	Gadiforms	*Micromessistius poutassou*	Merlan bleu	6,8	0,2	0	29,9	8,7	0
	Osteichtys other	Osteichtys-teleostei	-	2,9	28	0	0,1	19,9	0
	Actinopteri other	Actinopteri	-	0	0	7,8	0	0	22,9
	Perciforms	*Trachurus trachurus*	Maquereau	5	0,6	2,2	13,3	3,3	6,5
		Scombridae	-	-	-	-	11,9	17,7	2,9
	Autres	Autres		9,7	17,6	0	15,1	14,6	5,3
	Total			**93,7**	**73,1**	**12,2**	**99,1**	**78,2**	**41,3**
Crustacea	Crustacea	Crustacea	-	0	8,3	0	-	-	-
	Eumalacostraca	Eumalacostraca	-	0	0	45,6	0	0	39,6
	Caridea	Crangonidae	-	1,4	2,1	10	0,2	0,6	6,5
	Amphipoda	Amphipoda	-	0	0	7,8	-	-	-
	Caridea	Pandalidae	-	-	-	-	0	12,3	0,7
	Autres	Autres		2,6	8,4	11,5	-	-	-
	Total			**4,9**	**22,3**	**75,6**	**0,3**	**20,5**	**52,2**

de valeur nutritionnelle faible (LQ). Sur la base de leur composition nutritionnelle, il existe une ségrégation spatiale des espèces sur l'Analyse de Correspondance. Si l'on considère la composition nutritionnelle des proies dans les années 2000, les espèces HQ se retrouvent à gauche de l'axe des ordonnées à l'exception d'*Engraulis encrasicolus* (ENGR), et sont séparées des groupes LQ et IQ (à droite de l'axe des ordonnées). Durant les années 2020 au contraire, l'ensemble des groupes HQ, LQ et IQ se trouve regroupé à droite de l'axe des ordonnées à l'exception de *S. sprattus* (SPRA) et *Argentina sphyraena* (ARGE). Le pourcentage de superposition relatif et global entre les ellipses à 75 % des groupes HQ et IQ augmente au cours du temps (*t-test*, p-value $< 2,2e^{-16}$). Au cours des années 2010, la superposition entre les ellipses est presque inexistante. 4 % et 8 % des ellipses se superposent respectivement pour HQ et IQ. Durant la seconde période, cette superposition passe à 13 % pour le groupe HQ et 98 % pour le groupe IQ. Ces résultats confirment et généralisent à un plus grand nombre d'espèces les observations déjà disponibles sur la diminution des contenus énergétiques des petits pélagiques en Atlantique Nord Est (Véron *et al.*, 2020 ; Doray *et al.*, 2018). Ces différences énergétiques remettent en cause l'équilibre du compromis entre gains et pertes associé au processus alimentaire. Par conséquent, *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius* pourraient, soit avoir conservé le même régime alimentaire, mais en ce cas avoir été impactés dans l'arbitrage énergétique entre les processus de maintenance, croissance et reproduction, soit avoir modifié leur régime alimentaire. Des données de contenus stomacaux n'étaient pas disponibles sur ces périodes dans le Golfe de Gascogne. Cependant, en considérant les résultats de l'examen des contenus stomacaux précédemment présentés pour la Mer Celtique, ces deux espèces ont changé de manière drastique leur comportement alimentaire sur la zone adjacente. Aucune des proies de *M. merlangus* et de *M. merluccius*

n'a été l'objet d'une augmentation de son contenu énergétique, à l'exception du sprat. Par conséquent, conserver un régime alimentaire fixe ou en changer devrait entraîner une perte de gain énergétique. Cependant, la deuxième option devrait potentiellement diminuer les coûts associés à l'acquisition des proies. En effet, les petits pélagiques sont connus pour présenter des stratégies d'évitement des prédateurs induisant des coûts importants lors de leur chasse (Lambert *et al.*, 2019). Une bascule de régime alimentaire pourrait donc minimiser ces coûts.

4.4.2 Changement de composition lipidique des proies et processus "*bottom up*"

Le régime alimentaire des poissons représente le point d'entrée de la plupart des éléments basiques nécessaires pour maintenir l'individu et alimenter ses fonctions (Currie et Evans, 2020). Parmi ceux-ci, les lipides, constitués d'acides gras, contribuent aux fonctions de locomotion, de croissance et de reproduction (Tocher, 2003). Pour les proies de *Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius* du Golfe de Gascogne, le pourcentage de lipides diminue entre les années 2000 et 2020 pour l'ensemble des espèces anciennement de haute qualité nutritionnelle, à l'exception de *Sprattus sprattus* et *Argentina sphyraena*. Les lipides intègrent les réseaux trophiques marins principalement à travers la production primaire phytoplanctonique (Jónasdóttir, 2019 ; Napiórkowska-Krzebietke, 2017). Par conséquent, une variation dans la composition en lipides des proies est vraisemblablement associée à des processus "*bottom up*" L'impact du changement climatique sur la production primaire a été exploré à travers l'analyse de la diversité, de l'abondance et de la composition proximale des communautés phytoplanctoniques (Edwards *et al.*, 2022 ; Galloway et Winder, 2015 ;

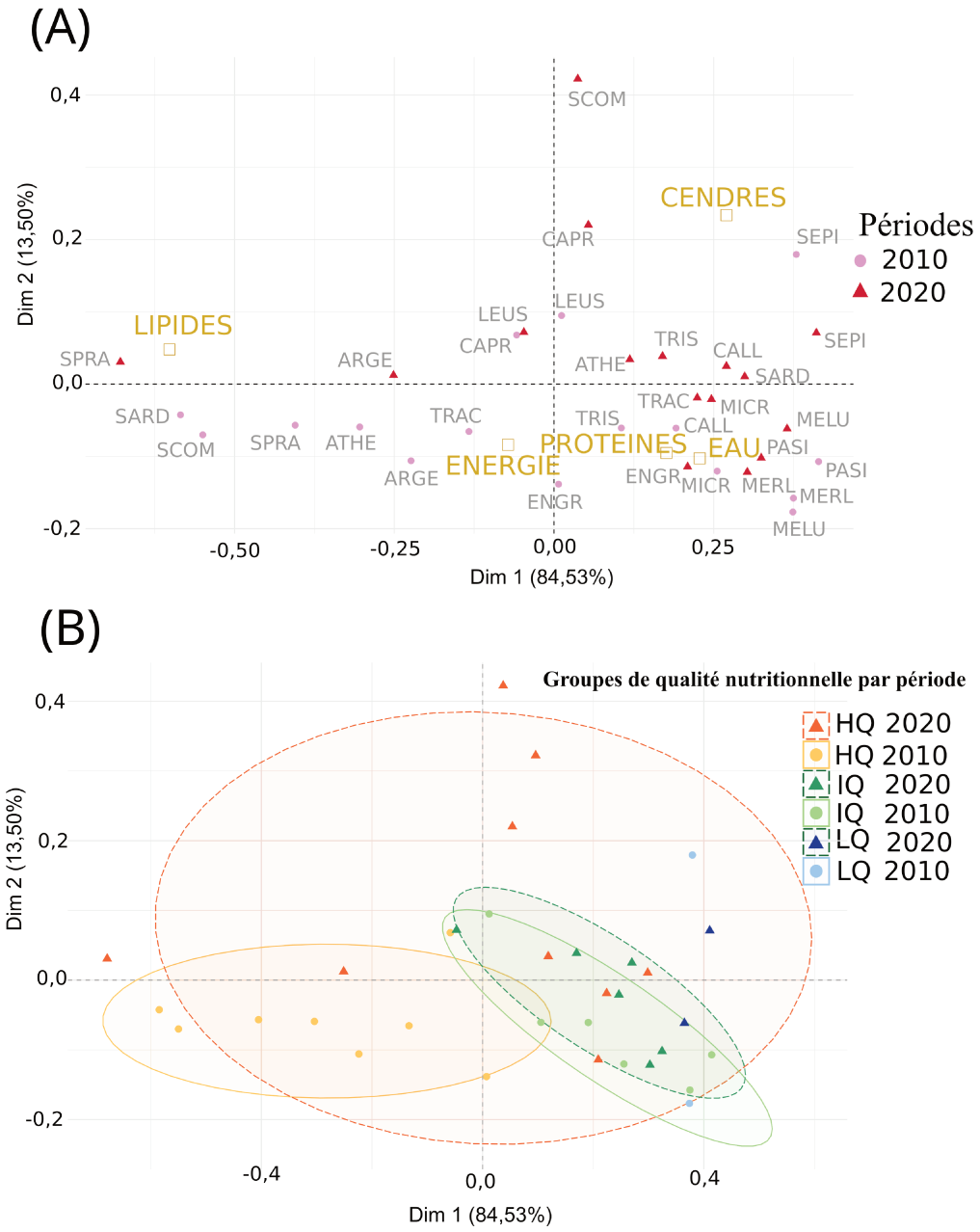


Figure 4.7 : Évolution des groupes de qualité nutritionnelle par période selon les résultats des deux premières dimensions de l'AFC. (A) répartition des espèces par périodes (cercles roses 2010 ; triangles rouges 2020) selon l'AFC en fonction de la composition relative des espèces en cendres, lipides, protéines, énergie et eau. (B) répartition des espèces par périodes (cercles 2010 ; triangles 2020) et groupes de qualité nutritionnelle (ellipse à 75 % HQ : haute qualité, 2020 rouge, 2010 : jaune ; IQ : qualité intermédiaire, 2020 vert forêt, 2010 : vert pomme , LQ : basse qualité, 2020 bleu marine , 2010 bleu ciel)

Hixson et Arts, 2016). À l'heure actuelle, la production phytoplanctonique en Mer Celtique et dans le Golfe de Gascogne ne présente pas une tendance globale à l'augmentation (Desmit *et al.*, 2020). Cependant, les quantités lipidiques produites au sein des communautés phytoplanctoniques semblent majoritairement dépendantes de la composition spécifique des communautés (Galloway et Winder, 2015). Des variations de ces assemblages du fait de changements de températures ont été observées au sein d'environnements marins côtiers (Carstensen *et al.*, 2015 ; Derolez *et al.*, 2020). Du point de vue expérimental, des études ont testé la production lipidique de différentes espèces phytoplanctoniques en fonction de la température du milieu, et une baisse de cette production associée à des températures plus élevées a été observée (Titocci et Fink, 2024). D'autres études ont fait l'hypothèse que ces changements à la base du réseau trophique entraînent des différences dans l'abondance et les contenus lipidiques et énergétiques du zooplancton (Titocci et Fink, 2024 ; Garcia *et al.*, 2024). Ces changements affectant la qualité du zooplancton vont avoir des répercussions sur les espèces planctonophages à l'instar des petits pélagiques (Bachiller et Irigoien, 2015 ; Chouvelon *et al.*, 2015 ; Menu *et al.*, 2023 ;Queiros *et al.*, 2019 ; Frederiksen *et al.*, 2006 ; Litzow *et al.*, 2006) (Figure 4.8).

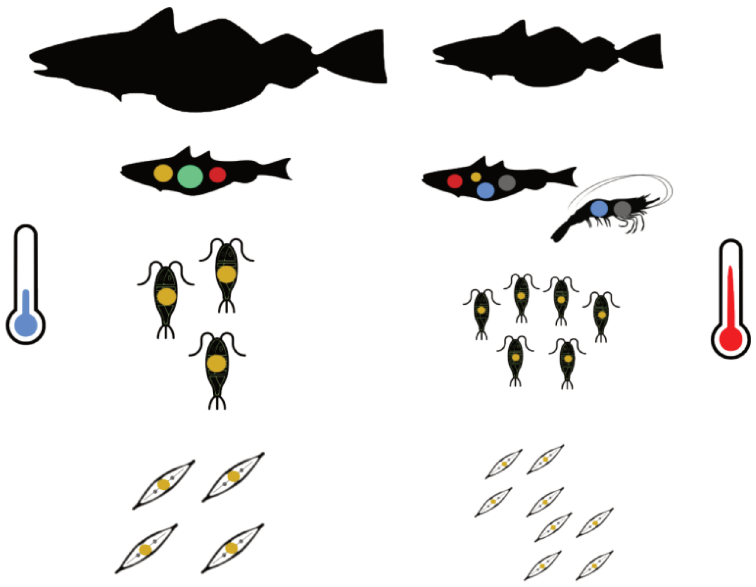


Figure 4.8 : Représentation schématique de l'hypothèse de dégradation *bottom-up* de la qualité des proies. A gauche l'état initial avec une température relativement faible, une production d'espèces phytoplanctoniques de taille importante avec des contenus lipidiques conséquents, un transfert équivalent sur de grandes espèces zooplanctoniques, se transférant à des espèces fourrage (*i.e.* petits pélagiques) avec des contenus lipidiques importants. A droite l'état après augmentation de la température, avec une diminution de la taille du phytoplancton et de leurs contenus lipidiques, résultant en des contenus lipidiques et du zooplancton de plus faible taille. Ces changements amènent à une bascule de régime alimentaire des gadiformes de piscivores à plus généralistes du fait d'une dégradation de la qualité nutritionnelle des poissons fourrages. Les ronds colorés représentent les différents éléments nutritionnels composant les proies (jaunes : lipides, rouge : protéines, bleu : eau, gris : cendres)

4.5 Conclusions et perspectives

4.5.1 Répercussions de la ré-organisation trophique sur les fonctions des prédateurs

Des changements trophiques structuraux d'ampleur ont lieu en Mer Celtique et dans le Golfe de Gascogne. Ces changements impactent l'ensemble du réseau trophique, et l'étude de leurs répercussions sur des espèces telles que les gadiformes, qui représentent une part importante de l'abondance et de la biomasse dans ces écosystèmes, est essentielle. J'ai mis en évidence au cours de ce chapitre des changements de taille des niches trophiques et des régimes alimentaires impactant grandement ce groupe taxonomique en Mer Celtique au cours des 40 dernières années. J'ai aussi observé une variabilité de la qualité des proies pour ces mêmes espèces sur la zone adjacente du Golfe de Gascogne. Ces changements semblent associés à des processus de variabilités environnementales : changements de distributions d'espèces, processus *bottom up* de détérioration des proies associées à des changements de température. Sur cette même période, les changements environnementaux sont considérés de relativement faible ampleur sur ces zones. On s'attend donc à ce que ces changements ne soient que l'amorce d'un processus de restructuration global sur la zone, là où la variabilité climatique est amenée à s'amplifier au cours des décennies à venir. Ces changements ne peuvent pas être sans répercussions sur l'arbitrage énergétique entre les différentes fonctions de maintien, de croissance et de reproduction de ces espèces (Danger *et al.*, 2022). Ainsi, des associations entre les fonctions de maintien et de croissance et des changements de qualité des proies ont été étudiées via la variabilité d'indices de conditions corporelles à la fois pour des taxa similaires

(Gernez *et al.*, 2025) mais aussi pour des prédateurs supérieurs (Albrecht *et al.*, 2024) en Mer Celtique et dans le Golfe de Gascogne. D'autre part, Van Deurs *et al.*, 2022, ont mis en évidence un changement de stratégie alimentaire de *Gadus morhua* associé à la fonction de reproduction, *G. morhua* passant d'un régime favorisant l'acquisition de lipides à un régime favorisant l'acquisition de protéines durant la période précédant la reproduction.

4.5.2 Des chaînons manquants dans notre compréhension du processus d'alimentation

Comprendre et estimer les conséquences de ces changements de manière plus précise nécessiterait une compréhension plus fine de l'ensemble du processus alimentaire. Comme évoqué dans l'introduction de ce chapitre (paragraphe 4.1.1) les méthodes utilisées dans ce chapitre ne permettent le suivi que d'une infime partie du processus alimentaire. Les approches mécanistes cherchant à déterminer directement les impacts de changements environnementaux sur la réorganisation de l'arbitrage énergétique des poissons se basent généralement sur des approches expérimentales en milieu contrôlé (Saravanan *et al.*, 2012 ; Handeland *et al.*, 2008 ; Donelson *et al.*, 2010). Ces approches permettent de générer une variabilité environnementale associée à la température, mais aussi aux ressources alimentaires, de collecter l'ensemble des données biométriques permettant d'estimer l'arbitrage des fonctions de croissance et de reproduction, voire même d'estimer l'arbitrage lipidique entre ces différentes fonctions (via le suivi des différents acides gras, Mathieu-Resuge *et al.*, 2024). Bien que des prédateurs collectés sur différentes zones exposées à des températures différentes puissent être utilisés, permettant l'estimation de la réaction d'individus "sauvages" et non uniquement

d'individus issus d'aquaculture, on peut s'interroger sur la représentativité de ces expériences. Pour ne citer que quelques exemples, les effets de la complexité de l'habitat ainsi que l'abondance des proies et prédateurs et leur capacité de camouflage vont jouer sur la probabilité de rencontre et de détection des proies par les prédateurs et donc le coût associé à cette détection. L'exposition des prédateurs eux-mêmes à une prédation extérieure va aussi impacter les coûts associés à la manipulation de la proie (Killen, 2011). Ainsi, les observations naturelles sont essentielles à la compréhension fine et réaliste de ces processus. Il existe un certain nombre de méthodes, notamment basées sur du suivi vidéo permettant l'observation de ces processus. Leur transférabilité aux espèces étudiées dans cette thèse est encore questionnable. S'il est possible de fixer un système vidéo sur le front d'un oiseau ou d'un mammifère marin, à l'instar des études faites sur les fous de bassan (*Morus serrator*) ou sur les phoques (*Arctocephalus pussillus doriferus*) (Cansse *et al.*, 2020 ; Meyers *et al.*, 2021), conduire les mêmes expériences sur des poissons de type gadiformes s'avère complexe. Dans un premier temps les mammifères et les oiseaux ont l'avantage non négligeable de respirer de l'air, permettant leur manipulation en dehors de l'eau sans l'ajout d'une mortalité liée à l'asphyxie lors de la manipulation. D'autre part, la taille des organismes est elle-même impactante quant à la fixation de ce type de système. Un suivi vidéo non pas fixé sur l'individu, mais déposé sur le fond sur une zone où des comportements alimentaires prennent place pourrait aussi être un indicateur de comportements alimentaires (Lilkendey *et al.*, 2024). Encore une fois, ces approches représentent un défi méthodologique pour des espèces démersales vivant à plusieurs centaines de mètres de profondeur (Day *et al.*, 2019) dans des eaux relativement turbides. Elles présentent aussi comme limite de ne pouvoir observer que la part du processus alimentaire prenant place sur une zone très restreinte, là où pour des méthodes de chasse active le

rayon d'action du prédateur lors de la poursuite est probablement de l'ordre de la dizaine de mètres.

4.5.3 Avantages compétitifs face à la réorganisation trophique en lien avec le changement climatique

Nous avons montré au cours de ce chapitre une variabilité plus importante du processus alimentaire pour les espèces précédemment spécialistes en comparaison des espèces généralistes ainsi qu'une variabilité des niches trophiques à l'avantage des espèces de préférendum biogéographique lusitanien et au détriment des espèces de préférendum biogéographique boréal. Ces conclusions font écho aux motifs globaux sur les types de régimes alimentaires dominants et la répartition des espèces de poissons à large échelle décrits par González-Trujillo *et al.*, 2025. Cette étude met en évidence une convergence des préférences alimentaires des vertébrés marins en relation avec les conditions environnementales dans lesquelles ils évoluent. Plus spécifiquement, les auteurs montrent une dominance des guildes trophiques invertivore-piscivore néritique (30 %), invertivore spécialiste néritique (20 %), zooplanctonivore (10 %) en milieu tempéré océanique, et des guildes trophiques invertivore spécialiste néritique (20 %), invertivore-piscivore néritique (15 %) et généraliste (15 %) en milieu plus tropical, montrant donc une dominance plus importante du généralisme en s'éloignant des pôles (González-Trujillo *et al.*, 2025). La Mer Celtique se situe à la limite entre ces groupes dominés par différentes caractéristiques trophiques, ce qui semble particulièrement cohérent si l'on considère qu'elle abrite des espèces à leurs limites de distribution "froides" de leurs aires de répartitions (par la suite "*leading edge*") et leurs limites de distribution "chaudes" de

leurs aires de répartitions (par la suite "*trailing edge*"). Cette spécificité impacte aussi les phénomènes d'adaptabilité des espèces face à la température, celle-ci étant censée être variable, voire même antagoniste, entre les espèces lusitaniennes (à leur *leading edge*) et les espèces boréales (à leur *trailing edge*) (Downie *et al.*, 2025). En effet, les espèces boréales sont censées se retrouver plus facilement en dehors de leurs optimums métaboliques de température face à un réchauffement de la zone que les espèces lusitaniennes. La fonction d'alimentation des téléostéens semble être un indicateur pertinent des impacts du changement climatique sur la restructuration des écosystèmes. Elle est un reflet des deux processus conditionnant la niche écologique des espèces à travers l'impact du filtrage environnemental sur le métabolisme des espèces et l'impact de l'exclusion compétitive sur les relations proies-prédateurs et prédateurs-compétiteurs. En ne mesurant que la partie la plus évidente du processus d'alimentation, à savoir la consommation, il est possible d'entrevoir le triptyque de réponses biologiques associées au changement climatique : s'adapter, se déplacer ou périr. La fonction alimentaire, bien que coûteuse à suivre en termes de données, est probablement un meilleur indicateur des impacts profonds du changement climatique sur la structure des écosystèmes marins tempérés que la diversité spécifique.

4.6 Éléments clés

- Ce chapitre a permis d'identifier quel groupe de préférendum biogéographique semble avantagé ou lésé au cours du temps en Mer Celtique du point de vue de la fonction trophique.
  - La niche isotopique des espèces boréales se contracte tandis que la niche isotopique

des espèces lusitaniennes s'étend. De plus, la compétition exercée par les espèces lusitaniennes sur la niche des espèces boréales augmente au cours du temps.

- Ce chapitre a permis de faire le lien entre ces changements de niches trophiques et la variabilité en composition du régime alimentaire de quatre espèces de gadiformes.
  - Les espèces précédemment spécialistes piscivores sont celles dont le régime alimentaire varie le plus dans le temps, basculant vers un régime plus généraliste et tourné vers les crustacés.

- Ce chapitre a permis de faire le lien entre une modification de stratégie alimentaire de sélectif à opportuniste et la qualité des proies consommées.
  - Les proies précédemment les plus riches en énergie perdent en contenus énergétiques et en lipides, pouvant justifier un changement de stratégie de sélectif à opportuniste du fait d'un gain énergétique moindre associé aux proies précédemment sélectionnées.

Références

Albrecht *et al.* (2024). "Emaciated enigma: Decline in body conditions of common dolphins in the Celtic Seas ecoregion". In : *Ecology and Evolution* 14.10.

Alonso *et al.* (2019). "The opportunistic sense: The diet of Argentine hake *Merluccius hubbsi*reflects changes in prey availability". In : *Regional Studies in Marine Science* 27, p. 100540.

Amundsen et Sánchez-Hernández (2019). "Feeding studies take guts–critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish". In : *Journal of Fish Biology* 95.6, p. 1364-1373.

Audzijonyte *et al.* (2020). "Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming". In : *Nature Ecology & Evolution* 4.6, p. 809-814.

Bachiller et Irigoien (2015). "Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the Bay of Biscay". In : *Marine Ecology Progress Series* 534, p. 179-198.

Bearhop, Adams, Waldron, Fuller et Macleod (2004). "Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis". In : *Journal of Animal Ecology* 73.5, p. 1007-1012.

Beger (2021). "Accepting the loss of habitat specialists in a changing world". In : *Nature Ecology & Evolution* 5.5, p. 556-557.

Biela *et al.* (2019). "Extreme reduction in nutritional value of a key forage fish during the Pacific marine heatwave of 2014-2016". In : *Marine Ecology Progress Series* 613, p. 171-182.

Boëns, Grellier, Lebigre et Petitgas (2021). "Determinants of growth and selective mortality in anchovy and sardine in the Bay of Biscay". In : *Fisheries Research* 239, p. 105947.

Bond et Lavers (2014). "Climate change alters the trophic niche of a declining apex marine predator". In : *Global change biology* 20.7, p. 2100-2107.

Brown *et al.* (2010). "Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation". In : *Global Change Biology* 16.4, p. 1194-1212.

Buckland, Baker, Loneragan et Sheaves (2017). "Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition". In : *Fisheries Research* 196, p. 126-140.

Calado, Paiva, Ramos, Velando et Munilla (2020). "Anthropogenic food resources, sardine decline and environmental conditions have triggered a dietary shift of an opportunistic seabird over the last 30 years on the northwest coast of Spain". In : *Regional Environmental Change* 20, p. 1-13.

Cansse, Fauchet, Wells et Arnould (2020). "Factors influencing prey capture success and profitability in Australasian gannets (*Morus serrator*)". In : *Biology open* 9.1, bio047514.

Carstensen, Klais et Cloern (2015). "Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 162. Publisher: Elsevier, p. 98-109.

Carvalho *et al.* (2019). "Stable isotopes and stomach content analyses indicate omnivorous habits and opportunistic feeding behavior of an invasive fish". In : *Aquatic Ecology* 53.3, p. 365-381.

Chouvelon *et al.* (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)". In : *Marine Biology* 162.1, p. 15-37.

Ciancio, Yorio, Buratti, Colombo et Frere (2021). "Isotopic niche plasticity in a marine top predator as indicator of a large marine ecosystem food web status". In : *Ecological Indicators* 126, p. 107687.

Clavel, Julliard et Devictor (2011). "Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?" In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 9.4, p. 222-228.

Colwell et Futuyma (1971). "On the measurement of niche breadth and overlap". In : *Ecology* 52.4, p. 567-576.

Currie et Evans (2020). *The physiology of fishes*. CRC Press.

Dahms et Killen (2023). "Temperature change effects on marine fish range shifts: A meta-analysis of ecological and methodological predictors". In : *Global Change Biology* 29.16, p. 4459-4479.

Danger, Bec, Spitz et Perga (2022). "Special issue: Questioning the roles of resources nutritional quality in ecology". In : *Oikos* 2022.7.

Day, Kopp, Robert et Le Bris (2019). "Trophic ecology of large gadiforms in the food web of a continental shelf ecosystem". In : *Progress in oceanography* 175, p. 105-114.

Denderen, Lindegren, MacKenzie, Watson et Andersen (2018). "Global patterns in marine predatory fish". In : *Nature ecology & evolution* 2.1, p. 65-70.

Derolez *et al.* (2020). "Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France)". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 241. Publisher: Elsevier, p. 106810.

Desmit *et al.* (2020). "Changes in chlorophyll concentration and phenology in the North Sea in relation to de-eutrophication and sea surface warming". In : *Limnology and Oceanography* 65.4, p. 828-847.

Donelson, Munday, McCormick, Pankhurst et Pankhurst (2010). "Effects of elevated water temperature and food availability on the reproductive performance of a coral reef fish". In : *Marine Ecology Progress Series* 401, p. 233-243.

Doray *et al.* (2018). "Monitoring small pelagic fish in the Bay of Biscay ecosystem, using indicators from an integrated survey". In : *Progress in Oceanography* 166, p. 168-188.

Downie, Champion et Booth (2025). "Physiological Traits for Predicting Poleward Extensions in Tropical Fishes: From Lab to Management". In : *Global Change Biology* 31.4.

Dudek et Walesiak (2020). "The choice of variable normalization method in cluster analysis". In : *Proceeding of the 35th International Business Information Management Association Conference (IBIMA)*, p. 325-340.

Dulvy *et al.* (2008). "Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas". In : *Journal of Applied Ecology* 45.4, p. 1029-1039.

Edwards, Beaugrand, Kléparski, Hélaouët et Reid (2022). "Climate variability and multi-decadal diatom abundance in the Northeast Atlantic". In : *Communications Earth & Environment* 3.1, p. 162.

Farrell (2011). *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Academic press.

Fossheim *et al.* (2015). "Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic". In : *Nature Climate Change* 5.7, p. 673-677.

France (1995). "Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications". In : *Marine ecology progress series* 124, p. 307-312.

Frederiksen, Edwards, Richardson, Halliday et Wanless (2006). "From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels". In : *Journal of Animal Ecology* 75.6, p. 1259-1268.

Galloway et Winder (2015). "Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids". In : *PLoS One* 10.6, e0130053.

Garcia *et al.* (2024). "The decadal variability of elemental, isotopic, and biochemical compositions of coastal Mediterranean zooplankton responds to environmental changes". In : *Marine Biology* 171.5.

Gaspar *et al.* (2022). "Trophic ecology of northern gannets *Morus bassanus* highlights the extent of isotopic niche overlap with other apex predators within the Bay of Biscay". In : *Marine Biology* 169.8, p. 105.

Gernez, Savina-Rolland, Gascuel et Travers-Trolet (2025). "Body condition decline in Western European fishes". In : *Marine Environmental Research*. Publisher: Elsevier, p. 107428.

Giacomini (2022). "Metabolic responses of predators to prey density". In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 10. Publisher: Frontiers Media SA, p. 980812.

González-Trujillo *et al.* (2025). "Trophic convergence of marine vertebrate communities worldwide". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 122.17.

Grippo, Fleeger, Dubois et Condrey (2011). "Spatial variation in basal resources supporting benthic food webs revealed for the inner continental shelf". In : *Limnology and Oceanography* 56.3, p. 841-856. doi : 10.4319/lo.2011.56.3.0841.

Gulka *et al.* (2017). "Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the northeast Newfoundland coast". In : *Frontiers in Marine Science*, p. 324.

Haase, Orio, Pawlak, Pachur et Casini (2020). "Diet of dominant demersal fish species in the Baltic Sea: Is flounder stealing benthic food from cod?" In : *Marine Ecology Progress Series* 645, p. 159-170.

Handeland, Imsland et Stefansson (2008). "The effect of temperature and fish size on growth, feed intake, food conversion efficiency and stomach evacuation rate of Atlantic salmon post-smolts". In : *Aquaculture* 283.1, p. 36-42.

Heneghan, Everett, Blanchard, Sykes et Richardson (2023). "Climate-driven zooplankton shifts cause large-scale declines in food quality for fish". In : *Nature Climate Change* 13.5, p. 470-477.

Hernández-Mendoza, Escalera-Vázquez et Arceo-Carranza (2022). "Estuarine fish feeding changes as indicator to mangrove restoration success in seasonal karstic wetlands". In : *Frontiers in Forests and Global Change* 4, p. 743232.

Hiddink, Burrows et García Molinos (2015). "Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change". In : *Global Change Biology* 21.1, p. 117-129.

Hixson et Arts (2016). "Climate warming is predicted to reduce omega-3, long-chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton". In : *Global Change Biology* 22.8, p. 2744-2755.

Hynes (1950). "The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes". In : *The journal of animal ecology*, p. 36-58.

Hyslop (1980). "Stomach contents analysis—a review of methods and their application". In : *Journal of fish biology* 17.4, p. 411-429.

ICES (2022). *Blue whiting (Micromesistius poutassou) in subareas 1–9, 12, and 14 (Northeast Atlantic and adjacent waters). ICES Advice: Recurrent Advice.*

Ifremer (2023). *Indices de populations et de communautés issus des campagnes de surveillance halieutique de l'Ifremer.*

Jackson, Inger, Parnell et Bearhop (2011). "Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R". In : *Journal of Animal Ecology* 80.3, p. 595-602.

Jiming (1982). "The dominant fish fauna in the North Sea and its determination". In : *Journal of Fish Biology* 20.6, p. 635-643.

Johansen et Jones (2011). "Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes". In : *Global Change Biology* 17.9, p. 2971-2979.

Jónasdóttir (2019). "Fatty acid profiles and production in marine phytoplankton". In : *Marine drugs* 17.3, p. 151.

Karpouzi et Stergiou (2003). "The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications". In : *Journal of Fish Biology* 62.6, p. 1353-1365.

Killen (2011). "Energetics of foraging decisions and prey handling". In : *Encyclopedia of fish physiology: From Genome to Environment* 3, p. 1588-1595.

Kingsbury, Gillanders, Booth et Nagelkerken (2020). "Trophic niche segregation allows range-extending coral reef fishes to co-exist with temperate species under climate change". In : *Global Change Biology* 26.2, p. 721-733.

Kortsch, Primicerio, Fossheim, Dolgov et Aschan (2015). "Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282.1814, p. 20151546.

Lambert *et al.* (2019). "Hide and seek in the Bay of Biscay—a functional investigation of marine megafauna and small pelagic fish interactions". In : *ICES Journal of Marine Science* 76.1, p. 113-123.

Lancaster, Morrison et Fitt (2017). "Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372.1712, p. 20160046.

Layman, Arrington, Montaña et Post (2007). "Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?" In : *Ecology* 88.1. Publisher: Wiley Online Library, p. 42-48.

Lejeune, Kopp, Mehault et Mouchet (2022). "Assessing the diet and trophic level of marine fauna in a fishing ground subject to discarding activity using stable isotopes". In : *Plos one* 17.6, e0268758.

Lilkendey *et al.* (2024). "Herbivorous fish feeding dynamics and energy expenditure on a coral reef: Insights from stereo-video and AI-driven 3D tracking". In : *Ecology and Evolution* 14.3.

Litzow, Bailey, Prahl et Heintz (2006). "Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis". In : *Marine Ecology Progress Series* 315, p. 1-11.

Mahe, Amara, Bryckaert, Kacher et Brylinski (2007). "Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea". In : *ICES Journal of Marine Science* 64.6, p. 1210-1219.

Martinez, Ellis, Scott et Tidd (2013). "The fish and fisheries of Jones Bank and the wider Celtic Sea". In : *Progress in Oceanography* 117, p. 89-105.

Mathieu-Resuge *et al.* (2024). "How membrane fatty acids influence sardine size across diverse marine environments". In : *Progress in Oceanography* 221. Publisher: Elsevier, p. 103209.

McCluskey, Bejder et Loneragan (2016). "Dolphin prey availability and calorific value in an estuarine and coastal environment". In : *Frontiers in Marine Science* 3. Publisher: Frontiers Media SA, p. 30.

Menu *et al.* (2023). "Testing the bottom-up hypothesis for the decline in size of anchovy and sardine across European waters through a bioenergetic modeling approach". In : *Progress in Oceanography* 210, p. 102943.

Meyers *et al.* (2021). "The cost of a meal: factors influencing prey profitability in Australian fur seals". In : *PeerJ* 9, e12608.

Minagawa et Wada (1984). "Stepwise enrichment of 15N along food chains: further evidence and the relation between 15N and animal age". In : *Geochimica et cosmochimica acta* 48.5. Publisher: Elsevier, p. 1135-1140.

Napiórkowska-Krzebietke (2017). "Phytoplankton as a basic nutritional source in diets of fish". In : *Journal of Elementology* 22.3.

Neill et Cullen (1974). "Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators". In : *Journal of Zoology* 172.4. Publisher: Wiley, p. 549-569.

Newsome, Martinez del Rio, Bearhop et Phillips (2007). "A niche for isotopic ecology". In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 5.8, p. 429-436.

Nielsen, Clare, Hayden, Brett et Kratina (2018). "Diet tracing in ecology: Method comparison and selection". In : *Methods in Ecology and Evolution* 9.2. Sous la dir. de Gilbert, p. 278-291.

Ogilvy, Constantine, Bury et Carroll (2022). "Diet variation in a critically endangered marine predator revealed with stable isotope analysis". In : *Royal Society Open Science* 9.8, p. 220470.

Ólafsdóttir, Edvardsson, Timsic, Harrison et Patterson (2021). "A millennium of trophic stability in Atlantic cod (*Gadus morhua*): transition to a lower and converging trophic niche in modern times". In : *Scientific Reports* 11.1, p. 12681.

Olin *et al.* (2022). "Increases of opportunistic species in response to ecosystem change: the case of the Baltic Sea three-spined stickleback". In : *ICES Journal of Marine Science* 79.5, p. 1419-1434.

Pankow, Macdonald, Shiffman, Wester et Abel (2021). "Stable isotopic dynamics of juvenile elasmobranchs in a South Carolina nursery area". In : *Southeastern Naturalist* 20.1, p. 92-104.

Pauly, Christensen, Dalsgaard, Froese et Torres Jr (1998). "Fishing down marine food webs". In : *Science* 279.5352, p. 860-863.

Pelage *et al.* (2022). "Competing with each other: Fish isotopic niche in two resource availability contexts". In : *Frontiers in Marine Science* 9.

Perry, Low, Ellis et Reynolds (2005). "Climate change and distribution shifts in marine fishes". In : *science* 308.5730, p. 1912-1915.

Pinnegar, Trenkel, Tidd, Dawson et Du Buit (2003). "Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability?" In : *Journal of Fish Biology* 63, p. 197-212.

Pinnegar et Platts (2014). "DAPSTOM-an integrated database & portal for fish stomach records". In : *Centre for Environment FAS, Lowestoft, UK.(ed)*.

Poloczanska *et al.* (2013). "Global imprint of climate change on marine life". In : *Nature Climate Change* 3.10, p. 919-925.

Poloczanska *et al.* (2016). "Responses of marine organisms to climate change across oceans". In : *Frontiers in Marine Science*, p. 62.

Post (2002). "Using strable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions". In : *Ecology* 83.3, p. 703-718.

Queiros *et al.* (2019). "Food in the sea: size also matters for pelagic fish". In : *Frontiers in Marine Science* 6, p. 385.

Rijnsdorp, Peck, Engelhard, Möllmann et Pinnegar (2009). "Resolving the effect of climate change on fish populations". In : *ICES journal of marine science* 66.7, p. 1570-1583.

Riverón *et al.* (2021). "Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in marine predators". In : *Oecologia* 196.3, p. 891-904.

Robert, Pawlowski et Kopp (2022). "TrophicCS : Spatialized trophic data of the Celtic Sea continental shelf food web". In : *Ecology* 103.8, e3708.

Sadykova *et al.* (2020). "Ecological costs of climate change on marine predator–prey population distributions by 2050". In : *Ecology and Evolution* 10.2, p. 1069-1086.

Saravanan *et al.* (2012). "Constraints on energy intake in fish: the link between diet composition, energy metabolism, and energy intake in rainbow trout". In : *PLoS One* 7.4, e34743.

Scharf, Juanes et Rountree (2000). "Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth". In : *Marine Ecology Progress Series* 208, p. 229-248.

Schickele *et al.* (2021). "European small pelagic fish distribution under global change scenarios". In : *Fish and Fisheries* 22.1, p. 212-225.

Schrimpf, Parrish et Pearson (2012). "Trade-offs in prey quality and quantity revealed through the behavioral compensation of breeding seabirds". In : *Marine Ecology Progress Series* 460, p. 247-259.

Shannon et Weaver (1949). *The mathematical theory of communication, by CE Shannon (and recent contributions to the mathematical theory of communication), W. Weaver*. University of illinois Press.

Spitz, Mourocq, Schoen et Ridoux (2010). "Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high-or low-quality food?" In : *ICES Journal of Marine Science* 67.5, p. 909-915.

Sutton et Arnould (2022). "Quantity over quality? Prey-field characteristics influence the foraging decisions of little penguins (*Eudyptula minor*)". In : *Royal Society Open Science* 9.6, p. 211171.

Taboada *et al.* (2024). "Shrinking body size of European anchovy in the Bay of Biscay". In : *Global Change Biology* 30.1, e17047.

Team (2020). "RA language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical". In : *Computing*.

Titocci et Fink (2024). "Disturbance alters phytoplankton functional traits and consequently drives changes in zooplankton life-history traits and lipid composition". In : *Hydrobiologia* 851.1, p. 161-180.

Tocher (2003). "Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish". In : *Reviews in Fisheries Science* 11.2, p. 107-184.

Townhill *et al.* (2021). "Diets of the Barents Sea cod (Gadus morhua) from the 1930s to 2018". In : *Earth System Science Data* 13.3, p. 1361-1370.

Trenkel, Pinnegar, Dawson, Du Buit et Tidd (2005). "Spatial and temporal structure of predator–prey relationships in the Celtic Sea fish community". In : *Marine Ecology Progress Series* 299, p. 257-268.

Van Deurs, Persson, Nilsson et Jørgensen (2022). "Fish resist temptation from junk food: state-dependent diet choice in reproductive Atlantic cod *Gadus morhua* facing seasonal fluxes of lipid-rich prey". In : *Oikos* 2022.7.

Van Pelt, Piatt, Lance et Roby (1997). "Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes". In : *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 118.4, p. 1393-1398.

Véron, Duhamel, Bertignac, Pawlowski et Huret (2020). "Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers". In : *Progress in Oceanography* 182. Publisher: Elsevier, p. 102274.

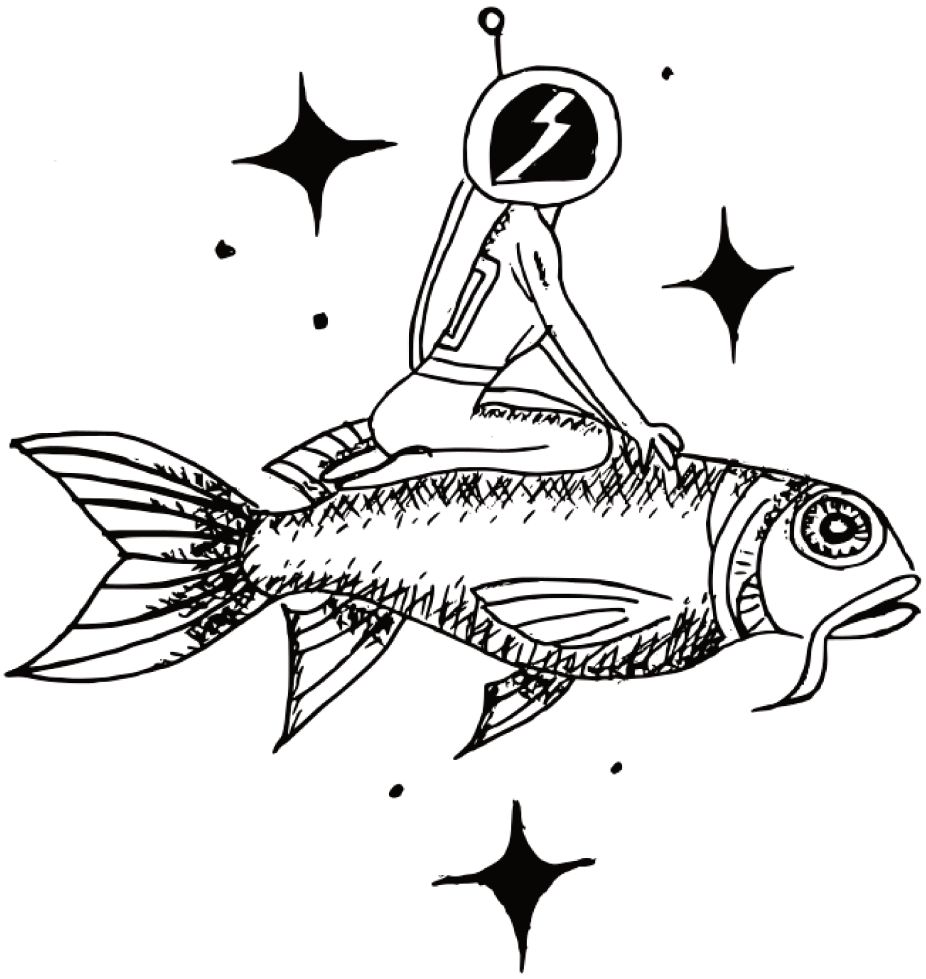
Volkoff et Rønnestad (2020). "Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish". In : *Temperature* 7.4, p. 307-320.

Weinert *et al.* (2016). "Modelling climate change effects on benthos: Distributional shifts in the North Sea from 2001 to 2099". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 175, p. 157-168.

Wootton (2011). "Energy utilization in growth| Energetics of Growth". In : Publisher: Elsevier.

Chapitre 5

Trajectoires futures des communautés face au changement climatique, quelle échelle biologique pour quels processus ?



Romane Amelot

La variabilité environnementale future risque-t-elle d'amplifier la restructuration des communautés en Mer Celtique ?

Dans les chapitres précédents, j'ai identifié des changements de composition des communautés en Mer Celtique, principalement dus à des variables environnementales, dont certaines associées au changement climatique. Cette analyse a également révélé une restructuration trophique significative, probablement causée par des phénomènes *bottom up* et de changement de distribution des espèces. Les trajectoires individuelles des espèces face au changement climatique sont donc influencées par leurs traits écologiques. Des patrons globaux semblent émerger du fait de ce lien au niveau des communautés. Ce chapitre présentera des modèles permettant d'explorer les phénomènes de changements de distribution associés au processus de filtrage environnemental.

5.1 Projeter les conséquences du changement climatique

5.1.1 Quels outils pour projeter quelle réponse ?

Comme observé dans le chapitre 3 et le chapitre 4, les effets du changement climatique sur la composition et la structure des communautés sont significatifs, même dans des zones qui n'ont jusqu'à présent connu qu'une variabilité environnementale modérée à l'image de la Mer Celtique. Dans ce contexte, il est attendu que ces effets se renforcent à l'avenir en réponse à une variabilité environnementale accrue. La complexité des réponses biologiques spécifiques (s'adapter, se déplacer ou périr) face aux différents processus conditionnant la niche écologique des espèces (filtrage environnemental, exclusion compétitive) rend imprédictible à ce jour, la structure précise des communautés futures (Mokany et Ferrier, 2011 ; Bellard

et al., 2012). Les vecteurs d'erreurs dans la projection des communautés futures se multiplient au fur et à mesure qu'on additionne les processus à simuler (Naujokaitis-Lewis *et al.*, 2013 ; Conlisk *et al.*, 2013). Les modèles de projection climatique comportent leur part d'incertitude (Murphy *et al.*, 2004). À celle-ci s'ajoute l'incertitude liée à l'estimation des réponses des compartiments biologiques, tant au niveau des individus, des espèces que des communautés (Norberg *et al.*, 2019). Il est illusoire de réussir à anticiper la structure future des écosystèmes dans leur intégralité. Il est toutefois envisageable de modéliser de manière individuelle une partie des réponses biologiques des espèces face aux processus à l'œuvre. L'objectif est de dégager des tendances informatives quant aux problématiques de conservation et de gestion. L'évaluation de la taille actuelle et future d'une population constitue un champ de recherche à part entière en écologie (Upton, 2020). Depuis le 20me siècle, des modèles de dynamique de population ont été développés (*e.g.* Schaeffer, 1954, Pella-Tomlinson, 1969) afin d'anticiper la biomasse ou l'abondance à venir d'une espèce en fonction de la capacité du milieu, de ses paramètres d'histoire de vie (*e.g.* taux de croissance) ou de la biomasse/abondance de ses prédateurs ou proies (Pedersen et Berg, 2017 ; Martell et Froese, 2012 ; Wetzel et Punt, 2015). Ces modèles fournissent des proxys de trajectoires de populations sur un ou plusieurs pas de temps futurs. Les sorties de ces modèles, mises en relation avec les taux d'exploitation, permettent de prendre des décisions informées concernant des mesures de gestion, telles que les quotas de pêche. Les outils pour estimer de telles trajectoires n'ont cessé de se démultiplier au cours du temps. Cette expansion s'est opérée à travers un grand nombre d'approches comme les modèles démographiques structurés (*e.g.* matrice de Leslie, 1945, Jenkins, 1988, Vindenes *et al.*, 2021), ou des approches de capture-marquage-recapture (Schofield, 2023). De par leurs contributions passées aux

phénomènes métaboliques conditionnant les compromis démographiques au sein des populations et leurs impacts futurs sur ces mêmes dynamiques, les variables environnementales peuvent expliquer une part importante des dynamiques de population et de la répartition future des espèces et communautés (Keyl et Wolff, 2008 ; Hidalgo *et al.*, 2011). Dans un contexte de prise de conscience croissante des enjeux environnementaux, l'intégration explicite du changement climatique dans les modèles projectifs existants a connu une progression importante ces dernières années (Keyl et Wolff, 2008 ; Martinez *et al.*, 2025). Certaines problématiques de conservation ne nécessitent pas forcément le développement de proxys d'abondance ou de biomasse des espèces. En effet, des inférences spatiales et/ou temporelles sur la vulnérabilité des espèces et des communautés face aux pressions environnementales peuvent s'avérer suffisantes. Ces inférences permettent ainsi d'adapter les mesures de gestion existantes, de définir des priorités en matière de mesures de gestion futures ou de priorités de recherche (Srivastava *et al.*, 2019 ; Panzeri *et al.*, 2024). Les modèles d'enveloppe climatique font partie des outils disponibles pour développer des indicateurs spatiaux reliant la niche des espèces et les conditions environnementales futures. Ces derniers ne visent pas à prédire la dynamique d'une population, d'une espèce ou d'une communauté, mais à déterminer l'évolution future des habitats favorables à l'entité biologique concernée (Miller, 2010 ; Guillera-Arroita *et al.*, 2015).

5.1.2 De l'espèce à la communauté, évolution des modèles de distribution d'espèces

L'hypothèse de base associée aux modèles d'enveloppe climatique est le fixisme de niche (Soberon et Peterson, 2005 ; Araújo et Guisan, 2006). En d'autres termes, la niche environnementale d'une espèce est considérée comme temporellement inchangée. Cela implique que la notion d'adaptation aux changements environnementaux, évoquée précédemment, est mise de côté. Si l'on peut d'avance identifier les limites associées à une telle approche (Randin *et al.*, 2006), celle-ci présente néanmoins des opportunités non négligeables. D'une part, cette approche permet de traiter à part les moteurs environnementaux qui influencent la distribution des espèces. Cela offre la possibilité de quantifier la sensibilité passée d'une espèce au changement climatique en fonction de son exposition. Il est alors possible d'estimer sa vulnérabilité future à ce phénomène. D'autre part, si l'on considère que l'adaptabilité d'une espèce est censée améliorer sa fitness, on peut conclure que les indices ainsi produits induisent un biais pessimiste, en adéquation avec les principes de précaution prônés en écologie de la conservation (Bush *et al.*, 2016). Classiquement, les modèles de niche climatique, aussi appelés modèles de distribution d'espèces (ci-après *SDM*, *Species Distribution Model*), intègrent des données de présence et établissent une relation entre ces présences (et absences ou pseudo-absences) et les variables climatiques expérimentées sur une zone donnée (Elith et Leathwick, 2009 ; Leroy, 2022). Dans le cadre de l'estimation de la niche climatique d'une espèce, deux approches sont couramment adoptées. La première approche consiste à utiliser la distribution d'une espèce sur l'ensemble de son aire de distribution, en supposant qu'elle est présente dans toutes les conditions nécessaires à sa survie. Cette méthode permet d'estimer

de manière plus précise la niche écologique potentielle de l'espèce par rapport à une analyse se concentrant sur une zone restreinte (Barbet-Massin *et al.*, 2012). Cette approche a aussi des limites. Les récents travaux portant sur la diversité fantôme mettent en avant la disparition de certaines espèces animales et végétales sur des zones leur étant propices (Pärtel *et al.*, 2011 ; Lewis *et al.*, 2017). Ces recherches montrent que même à échelle globale les espèces peuvent être exclues d'une part importante de leur niche potentielle. Cette situation est principalement attribuée aux activités humaines. L'estimation de la niche environnementale passée des espèces, qui sert de point de départ aux modèles *SDM*, est donc impactée par l'état initial considéré. La seconde possibilité consiste à estimer la niche écologique passée d'une espèce sur une zone plus restreinte, mais couvrant l'ensemble des conditions futures attendues sur la zone d'intérêt pour les projections des modèles (Machado-Stredel *et al.*, 2021). Cette approche ne cherche pas à estimer la niche écologique potentielle de l'espèce. Cependant, elle permet d'évaluer l'évolution des habitats favorables futurs pour une zone donnée. Ces proxys d'évolution des habitats favorables aux espèces sont informatifs pour la gestion et la conservation au changement climatique. Comme observé précédemment au cours de ce manuscrit, les impacts du changement climatique affectent aussi bien l'écosystème et les communautés (chapitre 3) que les espèces (chapitre 4). Afin d'estimer l'adéquation future des habitats avec les niches écologiques des communautés en place en Mer Celtique, j'ai cherché à explorer ces dynamiques d'habitats favorables pour trois espèces qui diffèrent dans leur stratégie d'histoire de vie et qui sont théoriquement impactées différentiellement par le changement climatique.

5.1.3 Cas d'études et hypothèses

Les changements de distributions observés lors d'une analyse sur la base de *SDM* vont être dépendants à la fois de la sensibilité des espèces aux variables environnementales considérées mais aussi de leur capacité de mouvement. On s'attend à ce que les espèces de type stratégie r soient plus sensibles à une variabilité climatique extrême à court terme (Figure 5.2, B) du fait de leur forte dépendance à des conditions environnementales favorables, notamment durant les phases juvéniles. En revanche, elles sont censées être moins sensibles aux changements environnementaux à long terme que les espèces de type stratégie K, du fait de leurs fortes capacités adaptatives (Figure 5.2, C). La mobilité en tant que deuxième facteur amenant à des changements de distribution d'espèces est elle aussi dépendante des stratégies d'histoire de vie. Les espèces de type stratégie K sont souvent plus grandes et ont par conséquent des capacités de mobilité plus élevées que les espèces de type stratégie r durant leur phase adulte (Figure 5.2, A). On s'attend par conséquent (1) à ce que les espèces de type stratégie K soient plus sensibles au changement climatique, entraînant de meilleures performances des modèles et des projections amenant à des changements de distribution plus importants. (2) À ce que des variables environnementales à long terme soient plus contributrices que celles à court terme pour les espèces de type stratégie K et que celles-ci entraînent des changements d'aires de distribution plutôt que d'abondance. (3) À ce que des variables environnementales à court terme soient plus contributrices que celles à long terme quant à la distribution d'espèces de type stratégie r et entraînent principalement des changements d'abondances (Figure 5.1, D, E). Pour tester ces hypothèses, les objectifs de ce chapitre se déclineront autour (1) de la création d'un cadre *SDM* permettant la modélisation des changements d'aires de distribu-

tion d'espèces tout en prenant en compte l'existence de différences dans la temporalité de ces impacts en fonction des stratégies d'histoire de vie des espèces ; (2) de l'estimation des différences de réponses spatiales et temporelles aux conditions environnementales passées et futures des espèces en fonction de leurs stratégies d'histoire de vie.

5.2 Présentation du cadre de modélisation *SDM*

5.2.1 Définition des étapes essentielles de l'approche *SDM*

Pour ce travail, j'ai développé un cadre de modélisation *SDM* incluant deux échelles temporelles quant aux variables environnementales, en relation avec les paramètres d'histoire de vie des espèces considérées. J'ai ensuite utilisé ce cadre de modélisation afin de reconstruire les patrons spatio-temporels d'abondance des différentes espèces face au changement climatique passé. Les mécanismes de filtrations environnementales ne s'exercent potentiellement pas de la même manière sur l'abondance et sur l'occurrence des espèces. J'ai donc basé ces modèles à la fois sur des algorithmes prenant en compte les différences de distribution entre abondance et occurrence, ainsi que des algorithmes agrégeant ces distributions. Les *SDM* sont des modèles complexes reposant sur un nombre important d'hypothèses. De ce fait, une vaste littérature renseigne les étapes nécessaires à leur construction (Araújo *et al.*, 2019 ; Leroy, 2022 ; Zurell *et al.*, 2020). Ces modèles consistent en quatre étapes essentielles : (1) la préparation des données incluant les données environnementales et les données d'abondance ou de présence-(absence) des espèces, (2) la sélection de modèles, (3) la validation de modèles et (4) la projection. Afin de documenter la structure du cadre de modélisation *SDM* développé dans ce chapitre, un protocole *ODMAP* (*Overview, Data, Model, Assessment and*

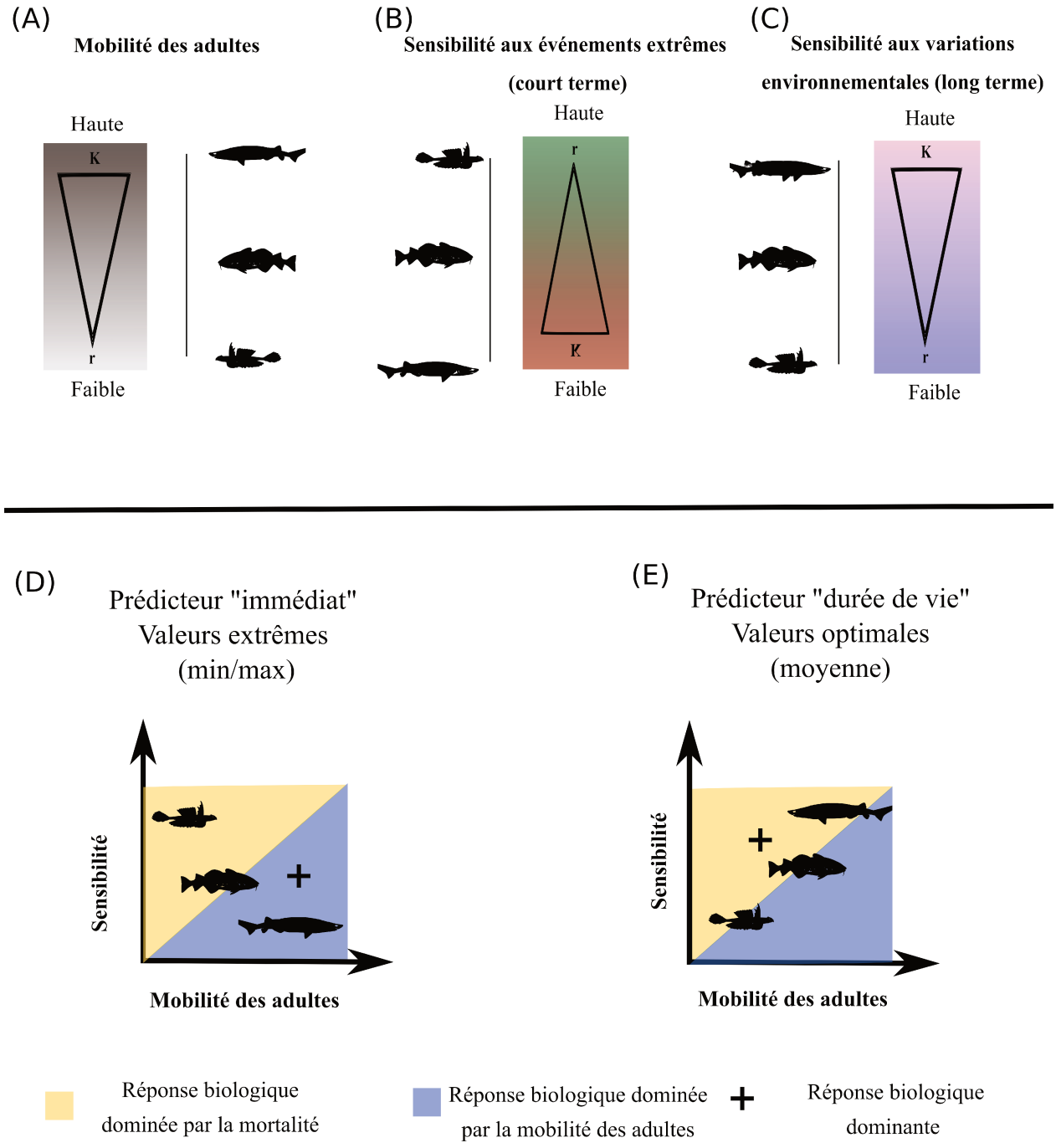


Figure 5.2 : Représentation conceptuelle des impacts attendus du changement climatique sur les espèces en fonction de leurs stratégies d'histoire de vie.

Prediction) a été utilisé (*cf.* Appendix 1, Amelot *et al.*, en cours de soumission, Annexe 5 , Zurell *et al.*, 2020).

5.2.2 Préparation des données

Comme présenté dans le chapitre 2 (paragraphe 2.1.2), les données de campagnes halieutiques fournissent des informations standardisées sur l'abondance des espèces sur la zone de Mer Celtique à partir de 1997. Pour ce chapitre, dans l'objectif d'obtenir une approche *SDM* en abondance réplicable à d'autres zones, le choix a été fait d'utiliser le format de données issu de la base FISHGLOB. FISHGLOB est une base de données en accès libre qui regroupe des informations sur 95 campagnes halieutiques à travers le monde, couvrant ainsi les fonds marins sur une surface de plus de 2,5 millions de kilomètres carrés depuis les années 2000 (Maureaud *et al.*, 2024). Afin d'améliorer les estimations des relations espèces-environnements futures sur la zone de Mer Celtique, le choix a été fait d'utiliser une zone plus large que la Mer Celtique pour calibrer et valider mes modèles. Pour ce faire, la zone du Golfe de Gascogne a elle aussi été utilisée en plus de celle de mer Celtique. La raison en est que cette zone est également couverte par la campagne EVHOE et que les conditions passées dans le Golfe de Gascogne, situé plus au Sud, couvrent la distribution future des variables environnementales à l'horizon 2100 en Mer Celtique. Dans un premier temps, le cadre de simulation a été appliqué à trois espèces fonctionnellement distinctes : *Callionymus lyra*, *Melanogrammus aeglefinus*, et *Squalus acanthias*. Ces espèces diffèrent à la fois dans leurs distributions spatiales, d'ubiquiste à non-ubiquiste sur la zone, dans la gamme d'abondance qu'elles couvrent, de dispersion de l'abondance faible à particulièrement élevée, et de paramètres d'histoire de vie associés à des stratégies r à des paramètres d'histoire de vie associés à des stratégies K. J'ai effectué une

première sélection de variables environnementales sur la base des caractéristiques écologiques des espèces, en accord avec les recommandations de Araújo et Guisan, 2006 et Austin et Van Niel, 2011. Puisque ces trois espèces sont toutes bentho-démersales, j'ai sélectionné la température, la salinité, l'oxygène et le pH de fond ainsi que la production primaire sur l'ensemble de la colonne d'eau et la production benthique (macrobenthos déposivores, macrobenthos suspensivores et meiobenthos). J'ai extrait ces variables environnementales de la base POLCOMS ERSEM (paragraphe 2.1.1) à une résolution spatiale de 7km^2. Trois estimateurs de ces variables —minimum, maximum, et moyenne— ont été estimés à deux échelles temporelles. J'ai incorporé les variables environnementales à deux échelles temporelles afin d'intégrer au mieux la réponse biologique des espèces en fonction de leurs stratégies d'histoire de vie. L'hypothèse sous-jacente est que certains processus amènent à des redistributions spatiales immédiates des espèces (*e.g.* mobilité liée à des ressources alimentaires) tandis que d'autres processus vont amener à des changements de distribution d'espèces sur des temps plus longs (*e.g.* impact de la variabilité environnementale sur la reproduction d'une espèce ayant lieu sur l'ensemble de sa durée de vie). La première échelle temporelle considérée avait pour objectif de capturer la variabilité environnementale expérimentée par un individu au cours de sa vie jusqu'à sa capture. Pour estimer cette durée, j'ai encore une fois utilisé les données EVHOE (paragraphe 2.1.2) afin de calculer l'âge moyen des individus au moment de leur capture pour les espèces pour lesquelles cette information était disponible. Puis, j'ai extrait la longévité de ces espèces de Fishbase (Froese, 2005). Par espèce j'ai ensuite divisé l'âge moyen à la capture par cette longévité, afin d'obtenir une longévité relative moyenne pour les espèces pour lesquelles cette information était disponible (Paragraphe 2.1.3). Cette valeur a été estimée à 22 % de longévité relative au moment de la capture, et j'ai utilisé ce

pourcentage pour estimer la première échelle temporelle (*e.g.* durée longue) d'extraction des variables environnementales pour chaque espèce. La seconde échelle temporelle correspondait à une estimation 'immédiate' des variables environnementales au moment de l'échantillonnage des données d'abondance, c'est-à-dire une inférence sur le dernier semestre de l'année en cours. Les informations sur les substrats ont été extraites d'EMODnet (paragraphe 2.1.1) à une échelle spatiale de $4km^2$ (Vasquez *et al.*, 2023). Finalement, une estimation non spatialisée de la mortalité de pêche a elle aussi été calculée à ces deux échelles temporelles en considérant que la mortalité de pêche pouvait avoir un impact important sur la biomasse totale des espèces commerciales sur la zone. Ces proxys de mortalité de pêche ont été extraits de modèles écosystémiques modélisant explicitement ce processus sur la zone (Potier *et al.*, 2025 ; Hernvann *et al.*, 2020). J'ai ensuite effectué une deuxième sélection des variables environnementales basée cette fois-ci sur la corrélation et sur la capacité explicative individuelle des variables à la distribution des espèces. J'ai testé la contribution individuelle de chacune des variables environnementales à la variable réponse. Puis, pour deux variables environnementales corrélées (indices de corrélation de Spearman $> 0{,}7$), j'ai sélectionné seulement les plus contributrices (Zurell *et al.*, 2012 ; Zurell *et al.*, 2018).

5.2.3 Définition des modèles

L'ensemble des analyses du chapitre ont été effectuées sur R (Team, 2020) à l'aide des packages suivants :performance (Lüdecke *et al.*, 2021), sdmTMB (Anderson *et al.*, 2022), gbm.auto (Dedman *et al.*, 2017), glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017), randomForest (Breiman, 2001). Puisque les données d'abondance comportent généralement un grand nombre de zéros, l'inflation en zéro de la distribution des données a été testée pour chacune des espèces

(Lüdecke *et al.*, 2021). Lorsque le test était négatif à cette inflation des zéros, un cadre non *zero-inflated* a été utilisé, composé de quatre algorithmes : *Boosted Regression Trees* (*BRT*), *Random Forest* (*RF*), modèles linéaires généralisés (*GLM*), et modèles linéaires généralisés mixtes spatialisés (*sdmTMB*). Le même cadre a été utilisé pour les espèces testées positives à l'inflation des zéros mais en intégrant des distributions *zero inflated* pour chaque algorithme à l'exception des *RF*. Du fait de l'importante proportion de zéros, des distributions delta log-normale et *tweedie* ont été utilisées pour l'ensemble des algorithmes qui le permettaient (Dedman *et al.*, 2017). J'ai sélectionné ces algorithmes afin de couvrir un nombre important de typologies de relations entre abondance et variables environnementales : des relations linéaires (*GLM, sdmTMB*) à complexes (*BRT, RF*), intégrant une auto-corrélation spatiale (*sdmTMB*) ou non (*GLM, BRT, RF*). Une première sélection des modèles a été effectuée au niveau des algorithmes à l'aide de différentes métriques. Le meilleur des modèles *BRT* a été sélectionné sur la base de la plus faible déviance prédite en ajustant le modèle avec l'ensemble des variables environnementales précédemment sélectionnées par espèce (Dedman *et al.*, 2017). La configuration optimale d'hyper-paramètres (nombre d'arbres, profondeur maximum, nombre d'essais minimal et taux d'échantillonnage) a été déterminée pour les *RF* sur la base des racines carrées des erreurs, en utilisant l'ensemble des variables environnementales précédemment sélectionnées. Les *GLM* ont été testés en utilisant des distributions polynomiales de deuxième ordre et en sélectionnant le meilleur modèle et la meilleure combinaison de variables sur la base des *AIC*. Les *sdmTMB* ont été testés à partir des deux variables environnementales les plus contributrices extraites du terme d'abondance des *BRT* et sélectionnées sur la base des *AIC* (Anderson *et al.*, 2022). Finalement, deux modèles d'ensemble ont été utilisés pour combiner les sorties des meilleurs modèles par algorithme, à

savoir une moyenne arithmétique et une moyenne géométrique (Figure 5.3).

5.2.4 Évaluation des modèles

Pour valider les performances des modèles, j'ai divisé les données en 5 périodes temporelles : 1997 à 2001, 2002 à 2005, 2006 à 2010, 2011 à 2015, et 2016 à 2020. J'ai choisi cette validation par sous-période dans le but de tester les performances des modèles en ôtant l'une ou l'autre des périodes temporelles. Si un biais systématique apparaissait en ôtant notamment la dernière période, cela amènerait à se questionner sur les capacités prédictives futures de ces modèles (Ruiz-Diaz *et al.*, 2024b). J'ai donc calculé les métriques de performance en comparant les prédictions associées à la sous-période retirée du modèle aux données observées pendant cette période. J'ai sélectionné sept métriques de performance pour mesurer l'exactitude, la précision et la capacité de discrimination entre valeurs faibles et élevées des modèles (Waldock *et al.*, 2022). Ces métriques comportaient : une erreur absolue moyenne (*MAE*), un indice de corrélation de Spearman (Spearman), un indice de corrélation de Pearson (Pearson) entre valeur observée et prédite, l'ordonnée à l'origine (intercept) et la pente (*slope*) d'un modèle linéaire appliqué aux données prédites versus observées, la déviation standard des valeurs prédites standardisées par la déviation standard des valeurs observées (dispersion) et un *C-index* permettant d'estimer la capacité du modèle à classifier correctement la valeur la plus élevée entre deux valeurs aléatoirement sélectionnées parmi les prédictions du modèle (Figure 5.3).

Afin de comparer les projections spatiales aux données observées, j'ai réutilisé la grille spatiale précédemment définie (paragraphe 2.2.1). Afin de visualiser les capacités des modèles à reproduire les patrons spatiaux et temporels d'abondance de chacune des espèces, j'ai calculé

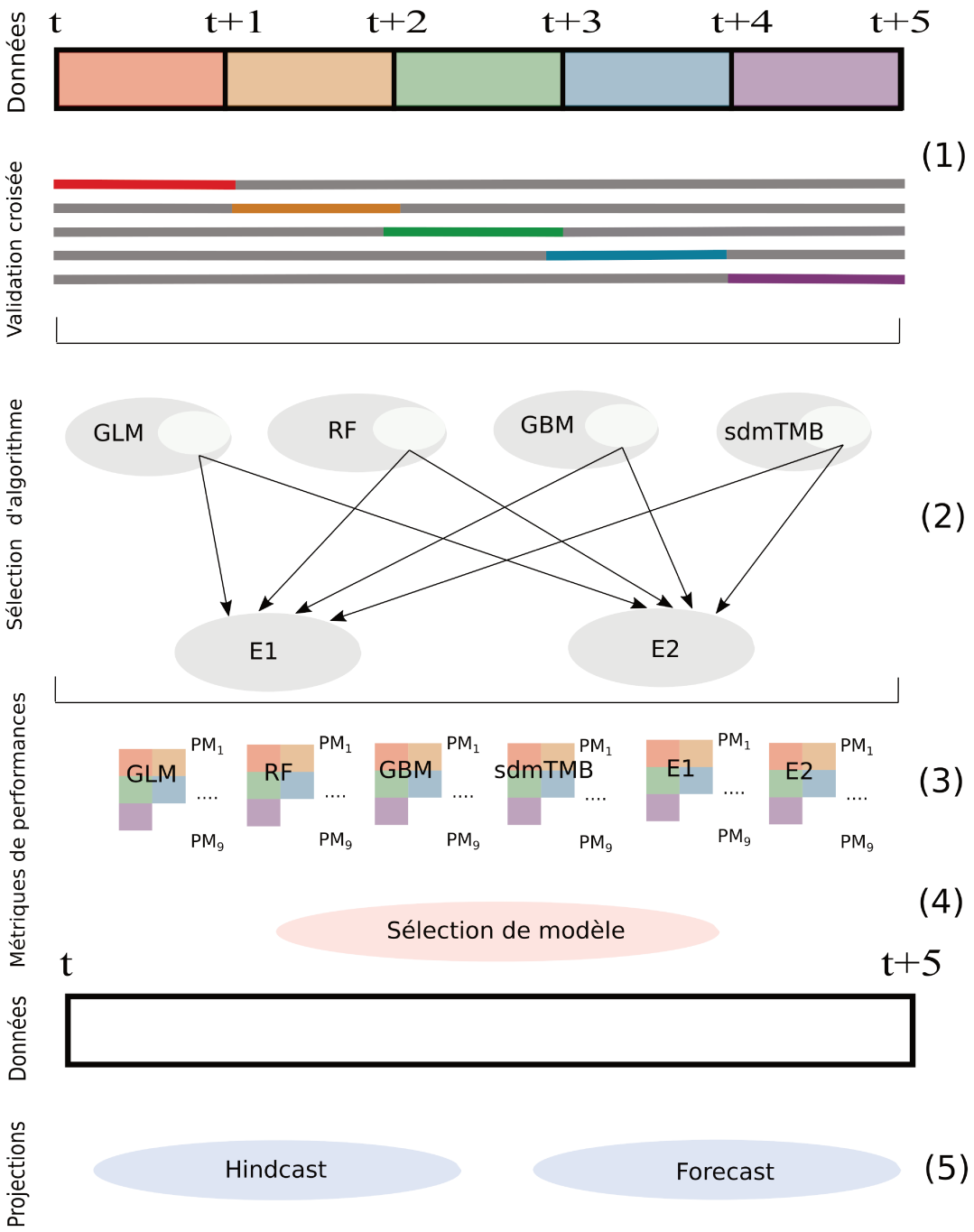


Figure 5.3 : Représentation schématique du cadre méthodologique utilisé Comprenant (1) la sous division du jeu de données en unités de validation croisée temporelle (2) L'utilisation de quatre modèles individuels (*GLM, RF, GBM, sdmTMB*) et deux modèles d'ensemble (moyenne arithmétique E1 et géométrique E2) (3) la validation et sélection des modèles via l'utilisation de métriques de performance par sous-unité temporelles (4) la sélection de modèle finaux (5) l'utilisation de ces modèles sur l'ensemble du jeu de données pour obtenir des prédictions sur la période passée (*hindcast*) et sur la période future selon deux scenarios climatiques (*forecast*, RCP4.5 et RCP8.5)

des abondances relatives par pas de temps et par rectangle (Équations 5.1 ; 5.2 ; 5.3 ; 5.4).

$$rAb_t^p = \mu(Ab_t^p/\mu(Ab^p) \tag{5.1}$$

$$rAb_t^{obs} = \mu(Ab_t^{obs})/\mu(Ab^{obs}) \tag{5.2}$$

$$rAb_r^p = \mu(Ab_r^p)/\mu(Ab^p) \tag{5.3}$$

$$rAb_r^{obs} = \mu(Ab_r^{obs})/\mu(Ab^{obs}) \tag{5.4}$$

L'abondance relative par année rAb_t^p est l'abondance moyenne d'une année $\mu(Ab_t^p)$, sur l'ensemble des rectangles échantillonnés cette année-là, divisée par l'abondance moyenne sur l'ensemble de la période temporelle $\mu(Ab^p)$ (Équation 5.1). Le même calcul s'applique à l'abondance 'observée/échantillonnée' par année rAb_t^{obs} (Équation 5.2). L'abondance relative par rectangle rAb_r^p est l'abondance moyenne dans un rectangle donné sur l'ensemble des années échantillonnées $\mu(Ab_r^p)$, divisée par l'abondance moyenne sur l'ensemble des rectangles $\mu(Ab^p)$ (Équation 5.3). Le même calcul s'applique à l'abondance observée/échantillonnée par rectangle rAb_r^{obs} (Équation 5.4).

5.2.5 Contributions des variables environnementales et prédictions des modèles

Pour les modèles d'ensemble, la contribution relative des variables environnementales a été explorée a posteriori sur la base de *Random Forest* entre les prédictions du modèle d'ensemble et les variables environnementales. Les courbes de réponses ont été visualisées sur la base de *wireframes* permettant d'explorer des couples de réactions associées aux variables environnementales. J'ai comparé la distribution spatiale présente et future des espèces selon les deux scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP 8.5, paragraphe 2.1.1) à l'horizon 2050 (2044-2049) et 2100 (2094-2099) à celle des années 2010 (2005-2010). Pour ce faire, j'ai exploré la distribution spatiale des points chauds et des points froids pour les prédictions des modèles *SDM* sélectionnés par espèce. La statistique de Getis-Ord (Ord et Getis, 1995) a été utilisée pour définir la présence d'associations spatiales de valeurs hautes (points chauds) ou basses (points froids). La différence entre les valeurs sommées de deux rectangles adjacents et la somme relative de l'ensemble des rectangles est testée via cette statistique. Si cette différence (*Z-score*) est significativement plus importante qu'attendue (*p.value*) un cluster est identifié. Si le *Z-score* dépasse 1,96, ce cluster est un point chaud. Si le Z-score est inférieur à -1,96, alors c'est un point froid (Harris et al., 2017). Deux métriques informatives sur l'évolution des distributions d'espèces ont été explorées au cours du temps (Le Luherne *et al.*, 2024). D'une part le centre de gravité qui représente la localisation moyenne des espèces (Woillez *et al.*, 2007). On s'attend à ce que ce centre de gravité se déplace vers les zones plus froides ou plus profondes au cours du temps. D'autre part, l'inertie qui correspond à la dispersion spatiale de la population autour de son centre gravité. On s'attend à ce que celle-ci se réduise

(contraction de la distribution) au cours du temps pour des espèces sensibles au changement climatique.

5.3 Explorer la capacité prédictive des modèles en fonctions des caractéristiques spécifiques

5.3.1 Performances générales des modèles

Parmi les trois espèces tests, toutes ont été testées positives à une inflation des zéros lorsque des distributions classiques étaient utilisées. Seule *Callionymus lyra* a été testée négative lorsque des distributions *zero inflated* étaient utilisées. La validation croisée par unité temporelle n'a pas mis en évidence de biais systématiques liés au retrait de l'une ou l'autre des périodes temporelles (Tableau 5.1). Cela valide la possibilité d'utiliser ces modèles pour des usages projectifs. L'ensemble des métriques de performance est disponible dans l'Appendice 6 de l'article Amelot *et al.*, en cours de soumission (Annexe 5). Seules les métriques suivantes sont présentées dans le corps de texte : *MAE*, *C-Index*, Spearman et Pearson. C'est sur ces métriques et notamment sur le *MAE* et le *C-Index* que la sélection des modèles a été effectuée. En termes de modèles individuels, *sdmTMB* performe mieux que les autres pour l'exactitude (*MAE*) pour toutes les espèces. Pour la discrimination les meilleures performances sont obtenues pour *sdmTMB* pour *Squalus acanthias* et *Melanogrammus aeglefinus* mais pas pour *Callionymus lyra* pour lequel le meilleur modèle individuel en termes de discrimination était le *GLM*. La moyenne géométrique d'ensemble surpasse les performances individuelles de *sdmTMB* pour *M. aeglefinus* et *C. lyra*. Au global, les meilleures performances en termes

Table 5.1 : Performances des différents algorithmes par espèce pour les quatre métriques de performance principales MAE (Erreur absolue moyenne), test de corrélation de Pearson et Spearman et C-Index pour chaque espèce et sous période utilisée dans la validation croisée. Les performances sont données en valeurs médianes sur l'ensemble des sous-unités de validation et avec les valeurs minimales et maximales entre crochets.

Espèces	Séquence temporelle de validation croisée	Métriques de performances			
		MAE	Pearson	Spearman	C-Index
Callionymus lyra	1	1,29 [1,14-1,87]	0,13 [0,05-0,18]	0,53 [-0,06-0,63]	0,64 [0,48-0,66]
	2	1,07 [1,03-1,17]	**0,18 [0,10-0,21]**	**0,59 [0,46-0,64]**	**0,65 [0,62-0,69]**
	3	**1,02 [0,99-1,07]**	**0,18 [0,01-0,21]**	**0,59 [0,03-0,64]**	**0,65 [0,51-0,66]**
	4	1,08 [1,04-1,12]	-0,01 [-0,09-0,02]	0,28 [0,02-0,29]	0,57 [0,50-0,58]
	5	1,14 [0,98-2,35]	0,02 [-0,08-0,09]	0,05 [-0,06-0,11]	0,51 [0,47-0,54]
Melanogrammus aeglefinus	1	2,06 [1,40-2,59]	0,44 [0,22-0,50]	0,56 [0,45-0,71]	0,69 [0,67-0,70]
	2	1,16 [0,97-1,33]	**0,48 [0,28-0,53]**	**0,66 [0,55-0,75]**	**0,73 [0,71-0,74]**
	3	**1,10 [0,94-1,38]**	0,37 [0,27-0,44]	0,61 [0,51-0,72]	0,72 [0,70-0,74]
	4	1,61 [1,28-1,91]	0,39 [0,26-0,44]	0,61 [0,47-0,72]	**0,73 [0,69-0,74]**
	5	1,14 [0,98-4,34]	0,17 [-0,01-0,32]	0,45 [0,00-0,75]	0,69 [0,52-0,74]
Squalus acanthias	1	2,32 [1,19-3,17]	-0,01 [-0,03-0,05]	0,13 [0,11-0,15]	0,53 [0,52-0,53]
	2	3,48 [2,21-5,10]	0,03 [-0,05-0,08]	0,01 [-0,02-0,04]	0,50 [0,49-0,51]
	3	1,65 [1,44-1,72]	0,16 [0,07-0,29]	0,36 [0,25-0,39]	0,55 [0,54-0,55]
	4	1,32 [1,12-1,47]	0,21 [0,12-0,25]	0,40 [0,28-0,48]	0,57 [0,55-0,57]
	5	**1,03 [0,98-2,32]**	**0,28 [0,17-0,33]**	**0,55 [0,34-0,69]**	**0,60 [0,58-0,63]**

de *C-Index* ont été obtenues pour *M. aeglefinus*, puis *C. lyra* puis *S. acanthias* (Tableau 5.2). Au vu de l'ensemble de ces résultats, *sdmTMB* a été sélectionné pour les projections pour *S. acanthias* et la moyenne géométrique d'ensemble pour les deux autres espèces.

Les performances des modèles obtenues sont dans la moyenne des performances obtenues dans la littérature pour des *SDM* en abondance sur d'autres zones ou espèces (*e.g.* poissons et crustacés du Newfoundland Ruiz-Diaz *et al.*, 2024a, ou poissons tropicaux, Waldock *et al.*, 2022). En comparaison de modèles *SDM* en occurrence (Vaughan et Ormerod, 2005), les valeurs de *C-Index* vont de 0,55 pour *Squalus acanthias* à 0,64 pour *Callionymus lyra* et 0,72 pour *Melanogrammus aeglefinus*, là où le seuil considéré comme acceptable pour les modèles en occurrence est souvent défini à 0,7 (Jiménez-Valverde, 2012). Il est possible de se questionner sur la comparabilité de ces métriques entre modèles en occurrence et modèles en

Table 5.2 : Performances des différents algorithmes par espèce pour les quatre métriques de performances principales MAE (Erreur absolue moyenne), test de corrélation de Pearson et Spearman et *C-Index* et les six modèles : BRT (arbre de régression), RF (*Random Forest*), GLM (modèle linéaire généralisé, sdmTMB (modèle linéaire généralisé spatialisé mixte), EA (moyenne arithmétique d'ensemble), E2 (moyenne géométrique d'ensemble). Les performances sont données en valeurs médianes sur l'ensemble des sous-unités de validation et avec les valeurs minimales et maximales entre crochets.

Espèces	Algorithmes	Métriques de performance			
		MAE	Pearson	Spearman	C-Index
Callionymus lyra	BRT	1,07 [1,02-1,23]	**0,18 [-0,02-0,21]**	**0,59 [0,11-0,64]**	0,64 [0,54-0,66]
	RF	1,17 [1,07-2,35]	0,06 [0,02-0,18]	0,35 [0,08-0,47]	0,58 [0,52-0,63]
	GLM	1,08 [0,98-1,31]	0,13 [0,00-0,18]	**0,59 [0,02-0,64]**	**0,66 [0,49-0,69]**
	sdmTMB	1,06 [0,98-1,14]	0,01 [-0,01-0,10]	0,02 [-0,06-0,46]	0,50 [0,47-0,62]
	E1	1,07 [1,02-1,35]	0,14 [-0,01-0,21]	0,50 [0,11-0,60]	0,63 [0,52-0,66]
	E2	**1,04 [1,00-1,26]**	0,17 [-00,44,02-0,21]	0,55 [0,01-0,64]	0,64 [0,49-0,67]
Melanogrammus aeglefinus	BRT	1,38 [1,11-2,59]	0,27 [0,22-0,40]	0,57 [0,49-0,61]	0,72 [0,69-0,73]
	RF	1,71 [1,06-4,34]	0,38 [0,01-0,46]	0,56 [0,21-0,65]	0,69 [0,54-0,71]
	GLM	1,30 [1,06-2,05]	0,28 [0,25-0,32]	0,51 [0,45-0,60]	0,70 [0,68-0,71]
	sdmTMB	1,16 [0,94-1,62]	0,39 [-0,01-0,53]	**0,72 [0,00-0,75]**	**0,74 [0,52-0,74]**
	E1	1,60 [1,13-2,07]	0,41 [0,17-0,50]	0,61 [0,33-0,67]	0,72 [0,65-0,74]
	E2	**1,07 [0,98-1,59]**	**0,44 [0,18-0,50]**	**0,72 [0,63-0,75]**	**0,74 [0,70-0,74]**
Squalus acanthias	BRT	1,68 [1,07-3,45]	0,15 [-0,03-0,31]	0,31 [0,02-0,0,56]	0,55 [0,51-0,60]
	RF	2,32 [1,47-3,52]	0,07 [-0,01-0,17]	0,25 [0,04-0,34]	0,54 [0,50-0,58]
	GLM	1,72 [0,99-5,10]	0,14 [-0,05-0,31]	0,36 [-0,01-0,54]	0,55 [0,50-0,59]
	sdmTMB	**1,19 [0,99-2,21]**	0,12 [-0,01-0,24]	0,34 [-0,02-0,67]	**0,56 [0,49-0,63]**
	E1	1,62 [1,30-3,53]	0,18 [0,01-0,25]	0,35 [0,00-0,47]	0,55 [0,50-0,60]
	E2	1,44 [0,98-2,91]	**0,20 [-0,01-0,31]**	**0,38 [-0,00-0,61]**	0,55 [0,50-0,60]

abondance. Les modèles en occurrence classifient des valeurs comprises entre 0 et 1, tandis que les modèles en abondance couvrent une gamme de valeurs plus importantes (*e.g.* 0 à plusieurs centaines ou milliers d'individus). La capacité des modèles en abondance à discriminer des valeurs fortement éloignées (*e.g.* 0 et 1000 individus) devrait être plus importante que la capacité à discriminer entre des valeurs proches (*e.g.* 0 et 2 individus), mais la distribution de ces valeurs n'est pas aléatoire du fait de l'inflation des zéros pour la plupart des abondances d'espèces. Cette différence notable entre modèles en occurrence et en abondance nécessiterait (1) de requestionner le seuil de tolérance défini à 0,7 vers un seuil inférieur pour les modèles en abondance, (2) de travailler au développement de métriques dont les performances seraient préalablement testées vis-à-vis de ces hypothèses.

5.3.2 Performances des prédictions spatiales et temporelles passées

Les tendances spatiales et temporelles de biomasse ont été reproduites pour les trois espèces sur les deux dernières décennies. J'ai observé une tendance à l'augmentation de la biomasse de *Melanogrammus aglefinus* et *Squalus acanthias* sur l'ensemble de la période et de la zone, et une diminution de la biomasse pour *Callionymus lyra* (Figure 5.4). Cependant, les tendances temporelles prédites sont bien plus lisses que les observations et les modèles ne permettent pas de capturer toute la variabilité inter-annuelle. Spatialement, *C. lyra* présente une tendance générale à la diminution de son abondance selon un gradient Nord-Ouest Sud-Est à la fois dans les abondances prédites et observées. *M. aeglefinus* présente des abondances plus élevées au Nord qu'au Sud à la fois dans les valeurs prédites et observées. Finalement, pour *S. acanthias* les prédictions du modèle tendent à mettre en évidence un gradient de diminution du Nord-Est au Sud-Ouest, mais les données observées sont, elles, bien plus hétérogènes spatialement (Fi-

gure 5.4). Dans la littérature, deux caractéristiques associées aux données ont été identifiées comme pouvant participer aux performances prédictives des modèles, à savoir la prévalence des espèces et la gamme de variation de leur abondance. La prévalence est notamment un facteur clé dans les performances des modèles *SDM* en présence—(pseudo-)absence (Lawson *et al.*, 2014). Différentes gammes de prévalences ont été testées, y compris dans des cadres de simulation, et il a été mis en évidence que des prévalences intermédiaires ont tendance à mener à de meilleures performances des modèles *SDM* en occurrence (Santika, 2011 ; Fukuda et De Baets, 2016 ; Sor *et al.*, 2017). Des approches comparables, y compris via des simulations numériques, pourraient être explorées dans le domaine plus embryonnaire des *SDM* en abondance. En effet, dans cette étude, l'espèce présentant la plus faible prévalence, *Squalus acanthias*, est celle dont les métriques de performance et les prédictions spatio-temporelles sont les moins bonnes. Une seconde caractéristique clé des données pour les modèles d'abondance, qui n'a pas été théorisée dans le cadre de modèles en présence—(pseudo-)absence, est la gamme d'abondance. En effet, *Melanogrammus aeglefinus*, l'espèce présentant le plus de variabilité, est aussi celle pour laquelle les meilleures performances prédictives ont été obtenues. Avant de modéliser l'abondance des espèces en suivant ce cadre *SDM* tester et mettre en place des seuils limites de prévalence et de gamme d'abondance permettrait de filtrer les espèces dont les résultats ont des chances d'être utilisables.

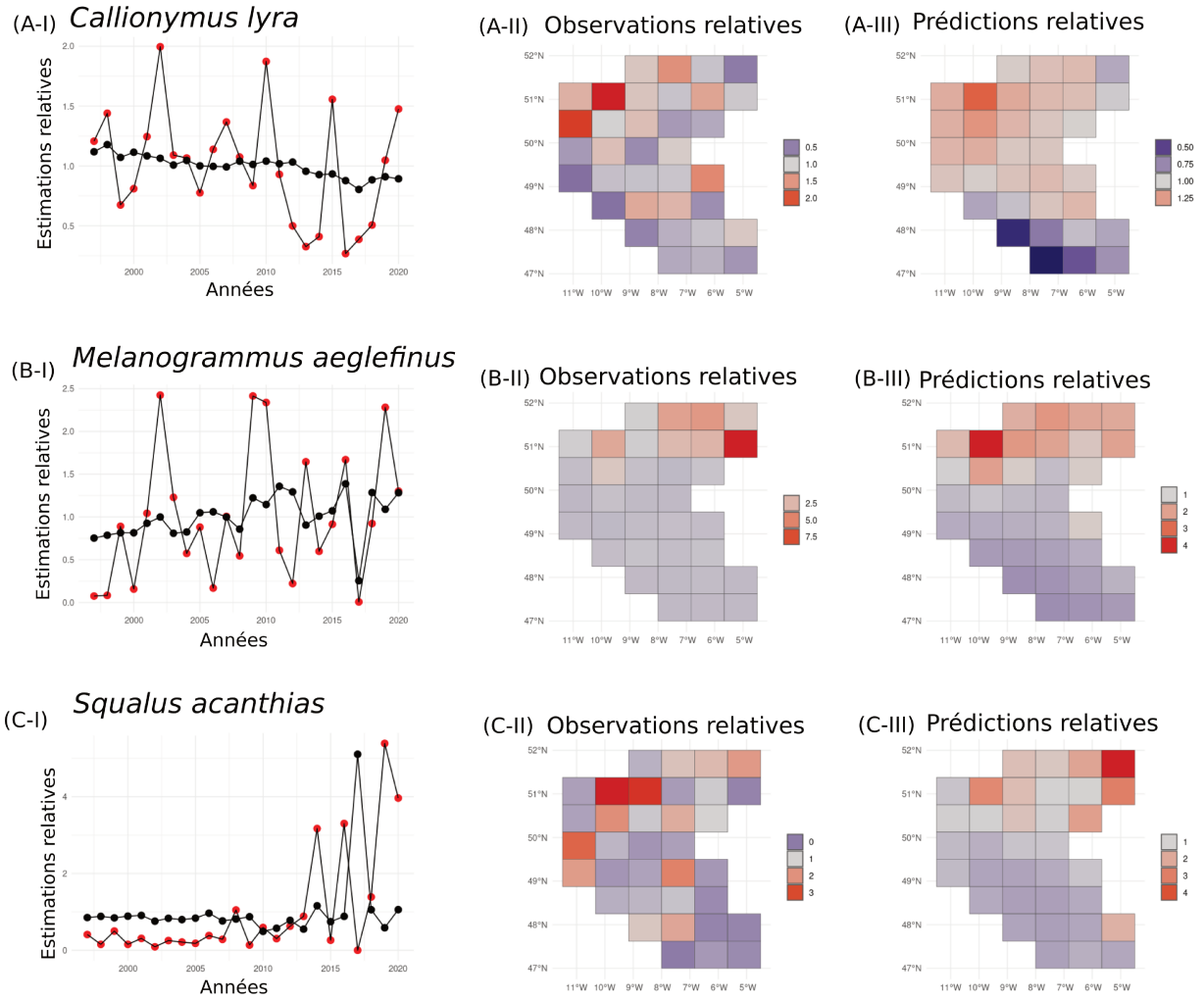


Figure 5.4 : Abondances relatives observées (rouge) et prédites (noire) au cours du temps (A-I, B-I, C-I) et abondances relatives observées (A-II, B-II, C-II) et prédites (A-III, B-III, C-III) spatialement pour *Callionymus lyra* (A-I, A-II, A-III), *Melanogrammus aeglefinus* (B-I, B-II, B-III) et *Squalus acanthias* (C-I, C-II, C-III)

5.4 Comprendre les dynamiques passées et futures des habitats favorables en fonction des stratégies d'histoire de vie

5.4.1 Contribution relative des variables biotiques et abiotiques à différentes échelles temporelles

Pour chacune des espèces testées une combinaison de variables environnementales correspondant au meilleur modèle a été sélectionnée (Tableau 5.3). Pour *Squalus acanthias*, le modèle le plus performant sélectionné était *sdmTMB* et présentait une seule variable environnementale : la production benthique de meiobenthos. Pour les deux autres espèces, une combinaison de variables a été sélectionnée sur la base du modèle de moyenne géométrique d'ensemble (Tableau 5.3). Les résultats mettent en avant de claires différences dans la temporalité des variables environnementales sélectionnées. À échelle temporelle courte, les variables environnementales sélectionnées sont relatives à la production benthique pour les trois espèces (production moyenne de meiobenthos pour *Callionymus lyra*, production moyenne de macrobenthos depositivores pour *Melanogrammus aeglefinus* et production moyenne de macrobenthos suspensivores pour *Squalus acanthias*). À échelle temporelle longue (temps de vie relatif de l'espèce), les variables les plus contributrices sélectionnées étaient l'O2 (moyen) et la température (moyenne) pour *M. aeglefinus* et *C. lyra*. Le substrat a aussi été sélectionné pour *C. lyra* (Tableau 5.3).

Pour *Melanogrammus aeglefinus* et *Callionymus lyra* pour lesquelles plusieurs variables environnementales ont été sélectionnées, les courbes de réponses ont été explorées via l'utilisation de *wireframe* pour visualiser les associations des variables deux à deux (Figure 5.5 ;

Table 5.3 : Contribution des variables environnementales aux prédictions d'abondance calculées à posteriori via un Random Forest. Les variables environnementales sont l'oxygène dissout (O2), la température de fond (T°C), le pH, la salinité (Sal), le substrat (Sub), la production benthique (B) et la mortalité de pêche (F). Les prédicteurs environnementaux ont été estimés soit à court terme Xs, pour le semestre échantillonné, soit à long terme Xl au cours du temps de vie relatif de l'espèce.

Espèces	Contribution des varaibles environnementales								
Callionymus lyra	Variable environnementale	O_2^l	$T°C^l$	pH^l	Sal^l	Sub	B^l	B^s	
	Contribution	376	336	258	212	517	244	505	
Melanogrammus aeglefinus	Variable environnementale	O_2^l	$T°C^l$	pH^s	Sal^l	Sub	B^l	B^s	F^s
	Contribution	426	262	220	185	258	134	301	64

Figure 5.5). Des patrons similaires ont été observés pour les deux espèces avec des réponses en cloche pour la température et des augmentations d'abondance associées à des augmentations d'oxygène dissout. De plus, un effet de seuil semble apparaître entre l'oxygène dissous et la plupart des autres variables environnementales. Finalement, la relation des trois espèces à la disponibilité en production benthique est elle aussi positive et présente un effet plateau. Habituellement les modèles *SDM* utilisent uniquement une temporalité dans l'intégration des variables environnementales (Mellin *et al.*, 2010 ; Ruiz-Diaz *et al.*, 2024b ; Ruiz-Diaz *et al.*, 2024a). Le cadre de modélisation présenté dans cette étude sélectionne systématiquement des prédicteurs biotiques sur des temporalités courtes et abiotiques sur des temporalités longues. Ces résultats sont déjà indicatifs sur les mécanismes structurant la répartition spatiale de l'abondance des espèces marines. L'impact des variables abiotiques est probablement associé à des processus à long terme comme la croissance et la survie des espèces qui sont eux-mêmes dépendants de la sensibilité de l'espèce au changement climatique (Pörtner et Peck, 2010). L'effet à court terme des variables biotiques peut quant à lui être lié à des

processus de déplacement associés à la disponibilité en ressources alimentaires (Sagarese *et al.*, 2014). Cela pourrait expliquer pourquoi *Squalus acanthias*, espèce mobile mais ayant une vie plus longue, semble à ce jour plus sensible aux variables motivant des mouvements (*e.g.* ressource alimentaire) qu'à des variables environnementales censées impacter sa survie (*e.g.* température) (Sagarese *et al.*, 2014).

En effet, bien que l'on ait fait l'hypothèse que les espèces de type K-boréales soient plus sensibles que les espèces r-lusitaniennes aux changements à long terme des variables environnementales, le modèle associé à *Squalus acanthias* n'a sélectionné aucune variable à long terme. Cela pourrait être lié à la longévité importante de cette espèce (24 ans) et au relatif manque de contraste environnemental sur des temps aussi longs en Mer Celtique à ce jour. Comme précédemment évoqué, la variabilité climatique expérimentée par la Mer Celtique à ce jour reste relativement faible. On s'attend à ce que ces variables environnementales varient bien plus et bien plus vite dans le futur. Le fait de prendre en compte la temporalité des processus démographiques associés aux espèces permet aussi de questionner le temps nécessaire pour observer des effets de la variabilité climatique pour une espèce donnée. Il parait sensé de souligner qu'à ce jour sur cette zone, en prenant en compte la variabilité environnementale passée, des modèles *SDM* devraient être plus performants pour des espèces de type K, sensibles au changement climatique, mais ayant une durée de vie intermédiaire à l'instar de *Melanogrammus aeglefinus*.

5.4.2 Trajectoires passées et futures

La répartition spatiale de *Callionymus lyra* dans les années 2100 selon le scenario RCP8.5 montre un point de bascule des conditions environnementales sur la dernière décennie ame-

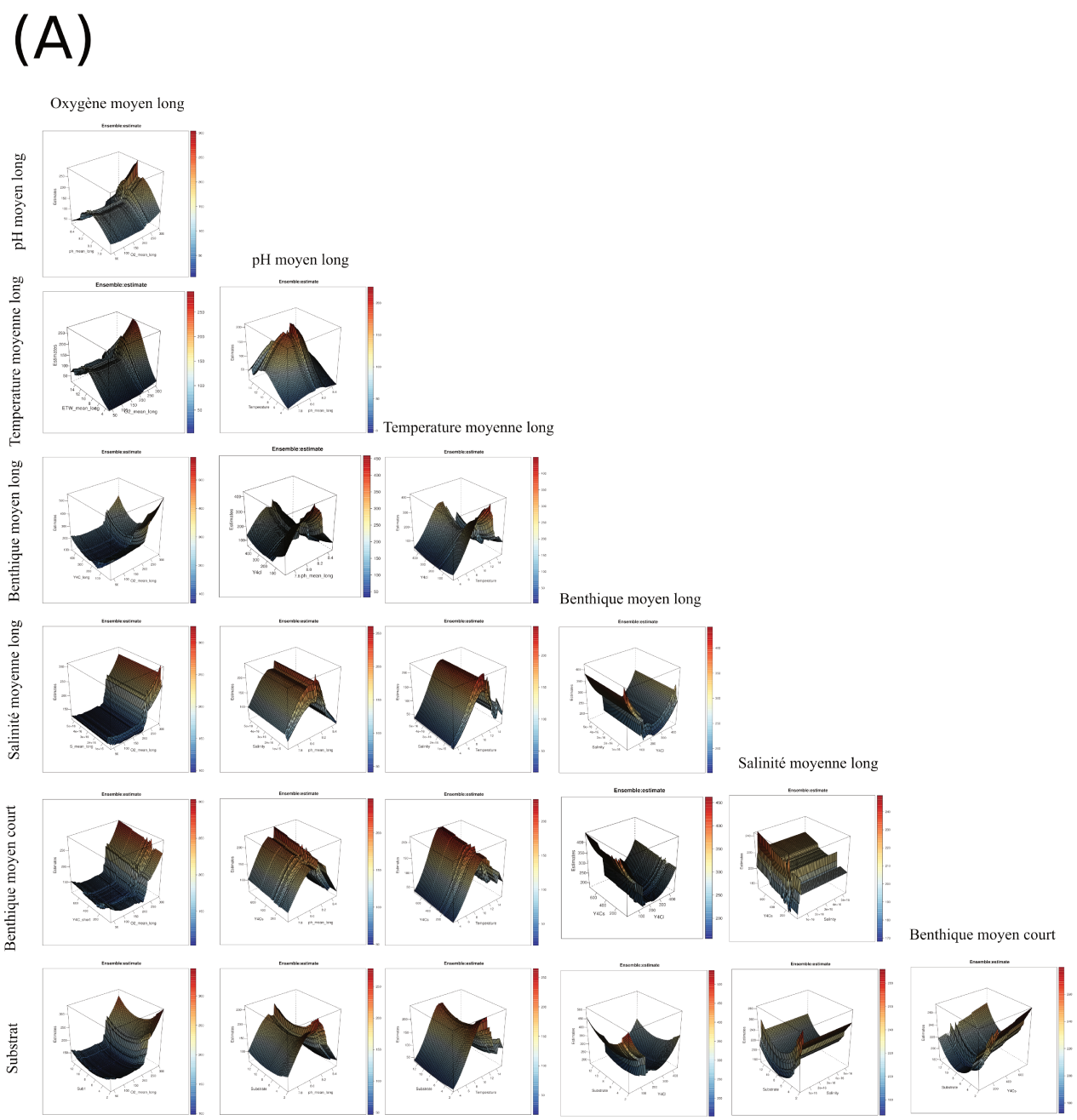


Figure 5.5 : Covariation des courbes de réponses des variables environnementales issues des modèles d'ensemble (moyenne géométriques) pour (A) *Callionymus lyra*.

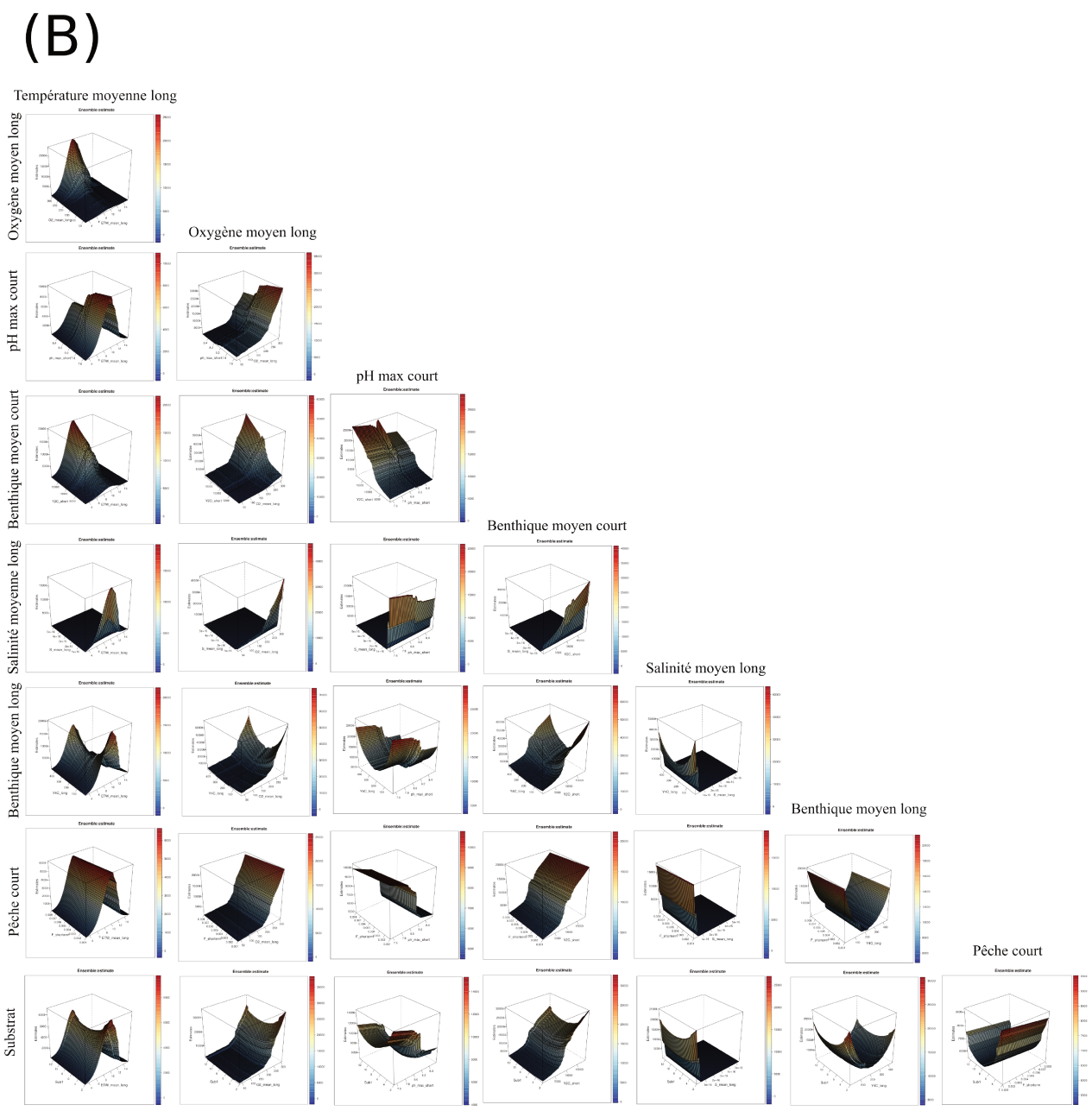


Figure 5.6 : Covariation des courbes de réponses des variables environnementales issues des modèles d'ensemble (moyenne géométriques) pour(B) *Melanogrammus aeglefinus*.

nant à une polarisation extrême des points chauds et des points froids (Figure 5.7). Les résultats montrent que le centre de gravité de cette espèce se décale vers le Sud (Figure 5.10) et que son inertie augmente. A l'inverse, peu de changements sont visibles quant à la répartition spatiale de *Squalus acanthias* selon les deux scénarios climatiques (Figure 5.9) et aux deux horizons temporels, le modèle sélectionné ne dépendant que d'une variable, la production benthique. Son centre de gravité se décale légèrement vers le Sud-Ouest tandis que son inertie augmente au cours du temps (Figure 5.10). Finalement, pour *Melanogrammus aeglefinus* les points froids de la zone Nord s'intensifient tandis que les points chauds de la zone Sud s'atténuent au court du temps (Figure 5.8). Son centre de gravité se décale vers l'Est tandis que son inertie diminue au cours du temps (Figure 5.10).

L'évolution des distributions des espèces semble de nouveau indiquer une sensibilité accrue de *Melanogrammus aeglefinus* au changement climatique en comparaison aux deux autres espèces. On note une contraction de son habitat favorable au cours du temps, l'émergence de points froids spatiaux dans le Nord de la Mer Celtique au cours du temps et un décalage de son centre de gravité vers les zones se refroidissant (Est). Sur la même zone, Le Luherne *et al.*, 2024 ont montré un mouvement significatif du centre de gravité de *Melanogrammus aeglefinus* sur les 20 dernières années et une diminution de la profondeur moyenne de distribution de *Squalus acanthias*. Ce sont les mêmes patrons de variabilité qui sont censés se poursuivre selon les prédictions des modèles testés dans cette thèse. Les prédictions d'évolution de distribution des habitats favorables issues des modèles sont cohérentes avec l'hypothèse faite d'un impact plus grand sur le long terme du changement climatique sur les espèces de type stratégie-K (*Melanogrammus aeglefinus*) à l'inverse des espèces de stratégies-r (*Callionymus lyra*). Cependant cela est à nuancer par la difficulté de capter un signal pour *Squalus acanthias* du

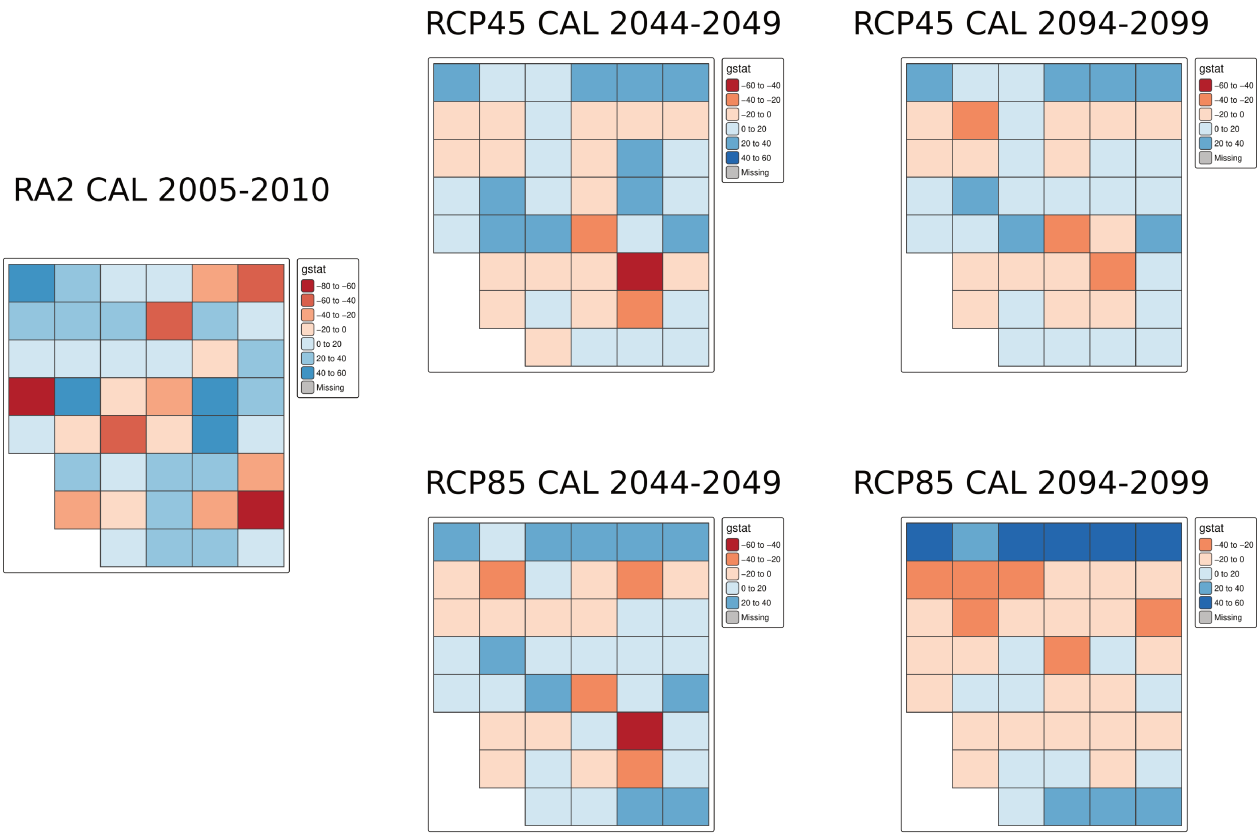


Figure 5.7 : Répartition spatiale des points chauds et des points froids par espèce sur la période 2005-2010 et aux horizons 2050 et 2100 Sur la base des Z-score de Getis-Ord les points chauds (en rouge) et les points froids (en bleu) ont été calculés sur notre grille d'étude aux horizons 2050 (2044-2049) et 2100 (2094-2099) selon deux scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP8.5) pour CAL : *Callionymus lyra* .

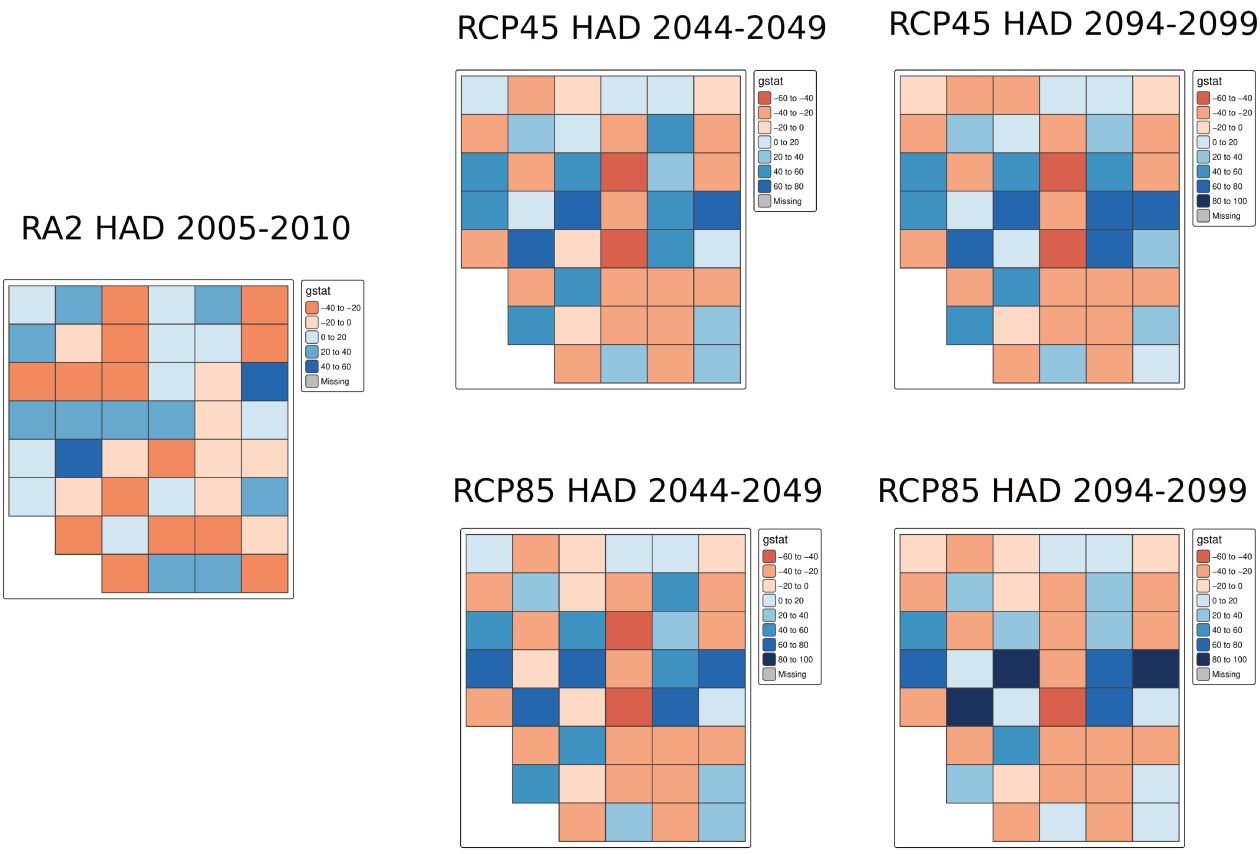


Figure 5.8 : Répartition spatiale des points chauds et des points froids par espèce sur la période 2005-2010 et aux horizons 2050 et 2100 Sur la base des Z-score de Getis-Ord les points chauds (en rouge) et les points froids (en bleu) ont été calculés sur notre grille d'étude aux horizons 2050 (2044-2049) et 2100 (2094-2099) selon deux scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP8.5) pour HAD : *Melanogrammus aeglefinus*.

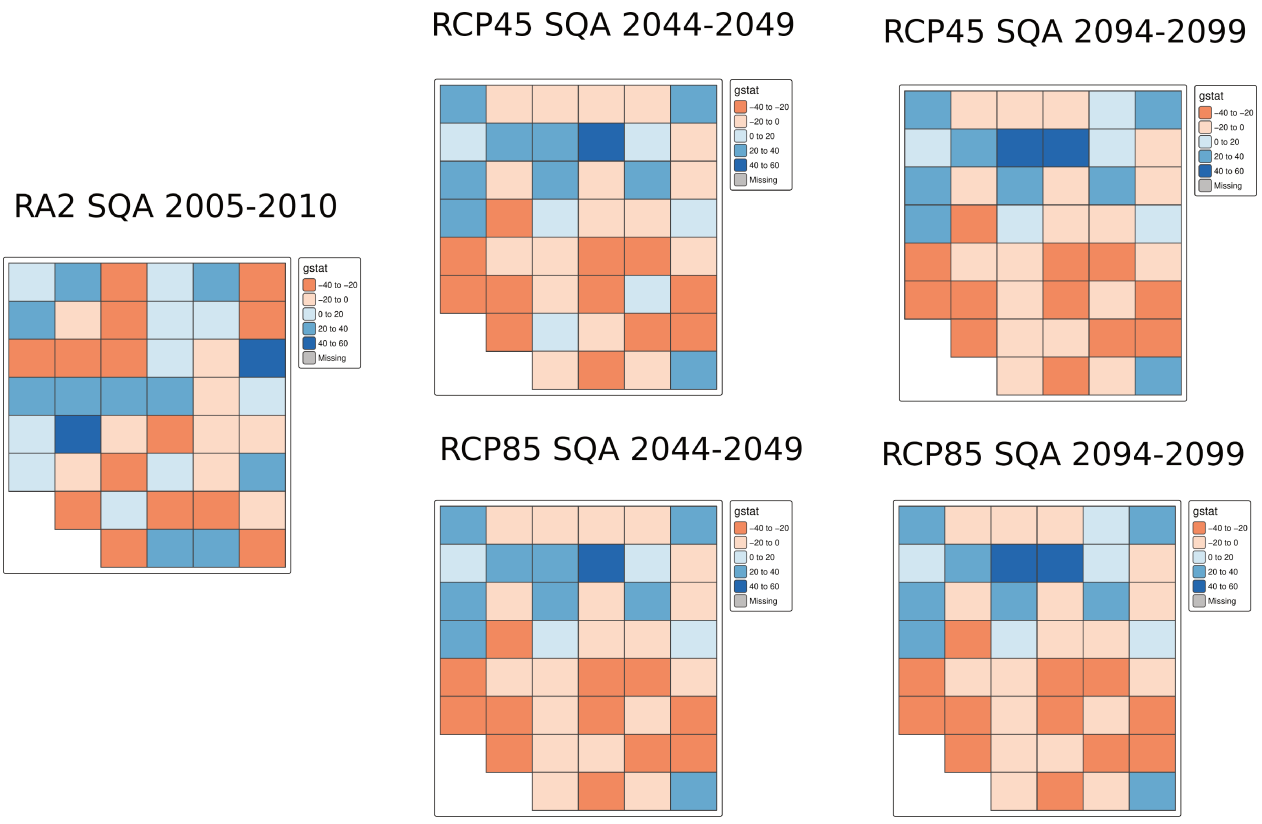


Figure 5.9 : Répartition spatiale des points chauds et des points froids par espèce sur la période 2005-2010 et aux horizons 2050 et 2100 Sur la base des Z-score de Getis-Ord les points chauds (en rouge) et les points froids (en bleu) ont été calculés sur notre grille d'étude aux horizons 2050 (2044-2049) et 2100 (2094-2099) selon deux scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP8.5) pour SQA : *Squalus acanthias*.

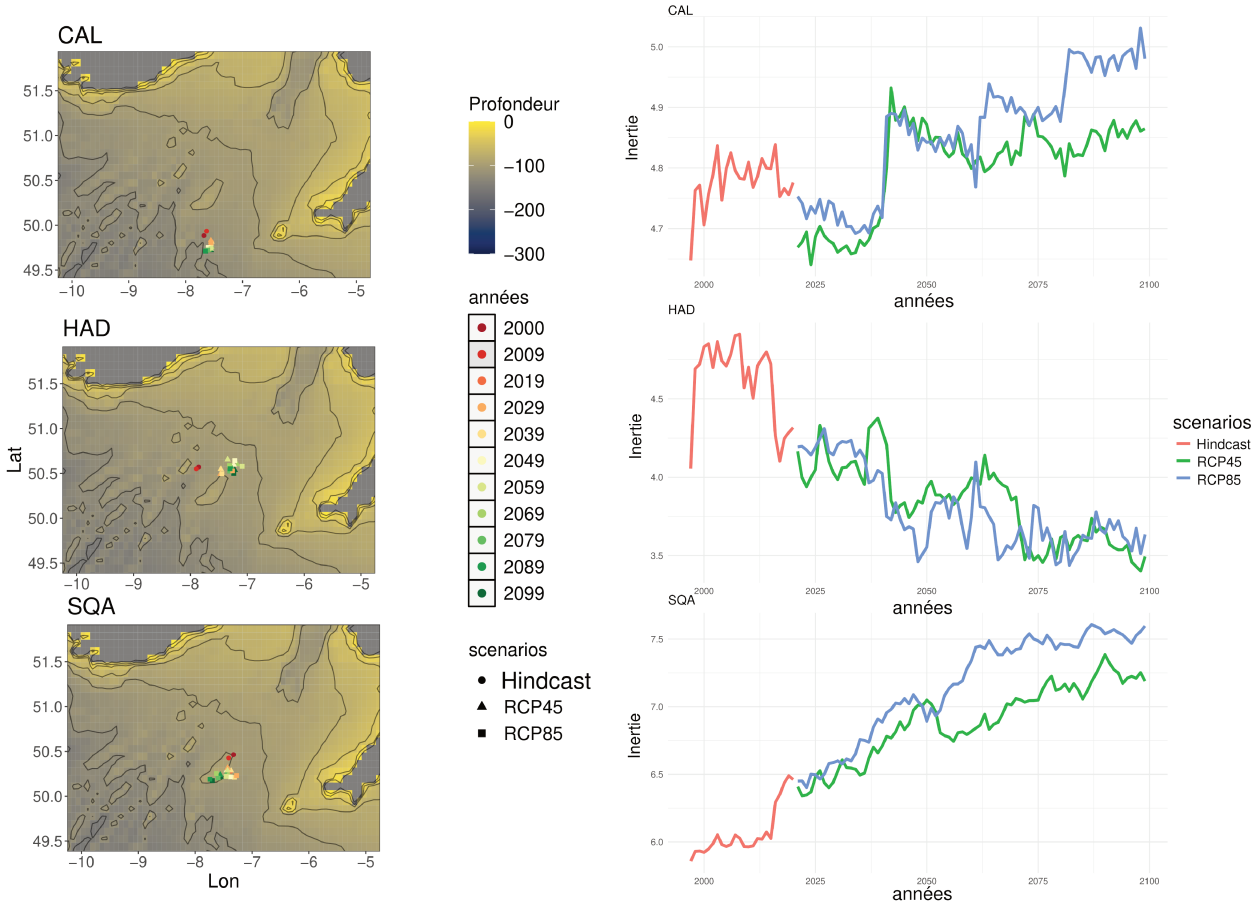


Figure 5.10 : Évolution du centre de gravité et de l'inertie de la distribution des espèces au cours du temps CAL : *Callionymus lyra* ; HAD : *Melanogrammus aeglefinus* ; SQA : *Squalus acanthias* A gauche, l'évolution spatialisée, sur une cartographie bathymétrique de la zone des centres de gravité. La couleur des points indique l'année tandis que la forme indique le scenario (cercle : *hindcast*, triangle : RCP4.5, carré : RCP8.5)

fait de sa longévité (24 ans) en comparaison à la taille de la série temporelle utilisée pour ces modèles (23 ans). Pour *S. acanthias*, Couce *et al.*, 2025 ont cependant mis en évidence une baisse des habitats favorables en Mer Celtique à l'horizon 2060 en utilisant des *SDM* en occurrence.

5.5 Conclusion et perspectives

5.5.1 Différentes stratégies d'histoire de vie associées à différents types de filtrages environnementaux

Des différences de performances des modèles *SDM* existent entre les espèces étudiées. Ces différences dépendent de la force de l'association entre variables environnementales et distribution de l'espèce. Dans ce chapitre, j'ai fait l'hypothèse que cette association entre variabilité environnementale à long terme et distribution des espèces est d'autant plus forte pour des espèces de type stratégie-K. À cela s'ajoute une temporalité des variables environnementales impactant la distribution des espèces, elle aussi variable en fonction de l'espèce et notamment de ses paramètres d'histoire de vie. Des variables environnementales abiotiques ont été sélectionnées sur la période de vie des espèces tandis que des variables biotiques ont été sélectionnées sur des temps plus courts. Les modèles utilisés dans ce chapitre semblent confirmer ces hypothèses avec des performances de modèles plus grandes pour l'espèce de type stratégie-K ayant un temps de vie assez court pour observer des impacts des variables environnementales sur la période d'étude. Les conséquences futures du changement climatique n'ont pour le moment été explorées que pour 3 espèces. L'approche proposée sera répliquée

pour 29 espèces représentant 98 % de l'abondance en Mer Celtique afin de voir si les patrons d'association entre stratégies d'histoire de vie, sensibilités au changement climatique passé et réponses futures sont généralisables à la communauté.

5.5.2 Quelles utilisations possibles à ces résultats ?

Les modèles *SDM* ne sont pas seulement utilisés pour estimer les relations passées des espèces à leur environnement, mais principalement pour anticiper les conséquences futures du changement climatique sur leurs futures distributions potentielles (Araújo *et al.*, 2019 ; Melo-Merino *et al.*, 2020). De manière plus spécifique, les *SDM* produisent soit des probabilités d'occurrence, soit des vraisemblances d'occurrence, soit des classements de sites en fonction des données avec lesquelles ils sont construits (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). Dans mon cadre de modélisation *SDM* en abondance, l'une des hypothèses clés permettant d'utiliser les sorties de modèles comme probabilité d'abondance repose sur une capturabilité par espèce fixe au cours du temps. Deux facteurs principaux peuvent faire varier cette capturabilité intra-spécifique. (1) La campagne halieutique considérée échantillonne uniquement les espèces une fois par an. Des bascules phénologiques pourraient donc amener à des variations temporelles quant à l'arrivée et au départ des espèces de la zone (Ponti et Sannolo, 2023). (2) La capturabilité des espèces est dépendante de la taille et du comportement des individus. Si un changement dans la distribution des tailles a lieu, par exemple menant à une diminution de la taille moyenne au sein d'une espèce donnée, cela peut mener à une diminution de la capturabilité (Harley et Myers, 2001 ; Villegas-Ríos *et al.*, 2014). Ces deux facteurs ont des impacts temporels, mais ont peu de chances d'amener à un biais spatialisé sur une zone aussi restreinte et connectée que la Mer Celtique, permettant ainsi d'utiliser les

indices produits comme indices spatiaux pertinents (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). Les indices de probabilité d'abondance ou d'occurrence spatialisées ont par le passé été utilisés pour alimenter des mesures de gestion spatialisées (Zurell *et al.*, 2022).

5.5.3 Mono-spécifique, multispécifique ou écosystémique : quelles projections pour quels enjeux ?

Au cours de cette thèse, j'ai estimé et interprété la distribution spatiale des espèces vis-à-vis de leurs paramètres d'histoire de vie (chapitre 5). J'ai aussi montré que la structure spatio-temporelle des communautés était conditionnée par les stratégies d'histoire de vie des espèces (chapitre 3) et par leurs interactions, notamment les interactions associées à la fonction alimentaire (chapitre 4). Plusieurs méthodes de modélisation reposant sur la niche environnementale des espèces tentent d'intégrer cette composante d'interaction. D'une part, certains modèles de projection s'appuient sur des approches permettant d'intégrer la co-occurrence d'espèces via des *SDM* combinés (*joint SDM*, Coulon *et al.*, 2024 ; Roberts *et al.*, 2022 ; Dowd *et al.*, 2025). Ces modèles établissent une relation entre la distribution de plusieurs espèces, ne reposant pas forcément sur l'hypothèse d'une relation trophique explicite entre elles (Coulon *et al.*, 2024) pour intégrer un terme de co-occurrence. Ces approches ont notamment émergé pour des espèces à données limitées dont l'occurrence n'était pas forcément reportée via des programmes d'échantillonnage systématique ou dont l'abondance, trop faible, ne permettait pas d'obtenir des modèles individuels. Ces approches permettent parfois d'obtenir une idée de la structure de la communauté sur un groupe taxonomique ou une communauté donnée. D'autre part, des modèles de type *SDM* utilisent de manière

formelle les relations entre espèces pour établir l'habitat favorable futur en fonction de la probabilité de présence des proies de l'espèce. C'est le cas des modèles de type *trophic SDM* pour lesquels un *SDM* est d'abord utilisé sur les espèces de bas niveaux trophiques et les sorties de ces modèles utilisées comme une variable environnementale de forçage pour le niveau trophique suivant (Poggiato *et al.*, 2025). Finalement, des modèles de *Species Assemblage Distribution* ou *Trait Assemblage Distribution* tentent de modéliser directement des variables caractérisant la communauté, comme la distribution de la richesse spécifique (Zurell *et al.*, 2016 ; D'Amen *et al.*, 2015 ; Pineda et Lobo, 2009) ou bien des valeurs de traits écologiques (Coulon *et al.*, 2024 ; D'Amen *et al.*, 2015). Là où des modèles prédisant la richesse spécifique peuvent être comparés à l'échelle de la communauté avec des modèles prédictifs de distribution de probabilité d'occurrence d'espèce (Zurell *et al.*, 2016), ce n'est pas le cas de modèles de prédiction de moyenne de traits pondérés (*CWM*). Les perspectives de développement de modèles en abondance ouvrent une porte pour de telles tentatives. La comparaison des distributions d'assemblages de traits est considérée comme une piste de réflexion intéressante et pertinente quant à l'étude des impacts du changement climatique (Ulrich *et al.*, 2025). À l'aide du cadre de modélisation proposé dans ce chapitre, une extension à la majorité des espèces de l'écosystème permettrait de tester la capacité prédictive de modèles combinés en abondance pour obtenir une mesure de valeurs de *CWM* de traits passés. Cette valeur pourra être comparée à la mesure directe de ces *CWM* obtenus dans le chapitre 3 et permettra ainsi de valider ou non l'utilisation de telles combinaisons de modèles dans un cadre projectif.

5.6 Éléments clés

- Ce chapitre a permis d'identifier les performances de modèles *SDM* en abondance vis-à-vis d'espèces dont les stratégies d'histoire de vie et les réactions au changement climatique diffèrent.
  - Parmi les trois espèces étudiées, l'espèce pour laquelle les performances de modèles obtenues sont les meilleures est celle dont la gamme d'abondance est la plus large et dont la prévalence est de l'ordre de 44%. C'est une espèce plutôt associée stratégie-K et dont la longévité est relativement courte par rapport à la durée de la période d'étude.
- Ce chapitre a permis d'identifier à quelles temporalités différentes variables environnementales semblent conditionner la distribution spatiale de l'abondance des espèces.
  - Les variables environnementales d'ordre abiotique sont sélectionnées sur les temps de vie des espèces, tandis que les variables environnementales d'ordre biotique sont sélectionnées sur les périodes courtes d'échantillonnage.
- Ce chapitre a permis d'explorer la variabilité future de la distribution de trois espèces vis-à-vis des changements à venir en Mer Celtique
  - Cette approche sera répliquée à 29 espèces représentant 98% de l'abondance en Mer Celtique afin de déterminer des patrons communs entre espèces partageant des stratégies d'histoire de vie similaires.

Références

Anderson, Ward, English et Barnett (2022). "sdmTMB: an R package for fast, flexible, and user-friendly generalized linear mixed effects models with spatial and spatiotemporal random fields". In : *BioRxiv*, p. 2022-03.

Araújo et Guisan (2006). "Five (or so) challenges for species distribution modelling". In : *Journal of Biogeography* 33.10, p. 1677-1688.

Araújo *et al.* (2019). "Standards for distribution models in biodiversity assessments". In : *Science Advances* 5.1, eaat4858.

Austin et Van Niel (2011). "Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale: Species distribution models for climate change studies". In : *Journal of Biogeography* 38.1, p. 1-8.

Barbet-Massin, Jiguet, Albert et Thuiller (2012). "Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?" In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.2, p. 327-338.

Bellard, Bertelsmeier, Leadley, Thuiller et Courchamp (2012). "Impacts of climate change on the future of biodiversity". In : *Ecology Letters* 15.4, p. 365-377.

Breiman (2001). "Random Forests". In : *Machine Learning* 45.1, p. 5-32.

Brooks *et al.* (2017). "glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling". In.

Bush *et al.* (2016). "Incorporating evolutionary adaptation in species distribution modelling reduces projected vulnerability to climate change". In : *Ecology Letters* 19.12. Sous la dir. de Coulson, p. 1468-1478.

Conlisk *et al.* (2013). "Uncertainty in assessing the impacts of global change with coupled dynamic species distribution and population models". In : *Global Change Biology* 19.3, p. 858-869.

Couce, Pinnegar et Townhill (2025). "Climate change resilience of vulnerable marine species in northwest Europe". In : *Marine Biology* 172.7, p. 116.

Coulon *et al.* (2024). "Northeast Atlantic elasmobranch community on the move: Functional reorganization in response to climate change". In : *Global Change Biology* 30.1, e17157.

D'Amen *et al.* (2015). "Using species richness and functional traits predictions to constrain assemblage predictions from stacked species distribution models". In : *Journal of Biogeography* 42.7, p. 1255-1266.

Dedman, Officer, Clarke, Reid et Brophy (2017). "Gbm. auto: A software tool to simplify spatial modelling and Marine Protected Area planning". In : *PLoS One* 12.12, e0188955.

Dowd, Roberts, Bacheler et Nye (2025). "Predicting predator abundance from prey in estuaries: Insights from single and joint species distribution modeling". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 313. Publisher: Elsevier, p. 109083.

Elith et Leathwick (2009). "Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time". In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40.1, p. 677-697.

Froese (2005). "FishBase. world wide web electronic publication". In : *http://www. fishbase. org.*

Fukuda et De Baets (2016). "Data prevalence matters when assessing species' responses using data-driven species distribution models". In : *Ecological Informatics* 32. Publisher: Elsevier, p. 69-78.

Guillera-Arroita *et al.* (2015). "Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications". In : *Global Ecology and Biogeography* 24.3, p. 276-292.

Harley et Myers (2001). "Hierarchical Bayesian models of length-specific catchability of research trawl surveys". In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58.8, p. 1569-1584.

Hernvann *et al.* (2020). "The Celtic Sea through time and space: Ecosystem modeling to unravel fishing and climate change impacts on food-web structure and dynamics". In : *Frontiers in Marine Science* 7, p. 578717.

Hidalgo *et al.* (2011). "Synergistic effects of fishing-induced demographic changes and climate variation on fish population dynamics". In : *Marine Ecology Progress Series* 426, p. 1-12.

Jiménez-Valverde (2012). "Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling". In : *Global Ecology and Biogeography* 21.4, p. 498-507.

Keyl et Wolff (2008). "Environmental variability and fisheries: what can models do?" In : *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18.3, p. 273-299.

Lawson, Hodgson, Wilson et Richards (2014). "Prevalence, thresholds and the performance of presence–absence models". In : *Methods in Ecology and Evolution* 5.1. Sous la dir. de Freckleton, p. 54-64.

Le Luherne, Pawlowski et Robert (2024). "Northeast Atlantic species distribution shifts over the last two decades". In : *Global Change Biology* 30.6, e17383.

Leroy (2022). "Choosing presence-only species distribution models". In : *Journal of Biogeography*.

Lewis *et al.* (2017). "Applying the dark diversity concept to nature conservation". In : *Conservation Biology* 31.1, p. 40-47.

Lüdecke, Ben-Shachar, Patil, Waggoner et Makowski (2021). "performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models". In : *Journal of open source software* 6.60.

Machado-Stredel, Cobos et Peterson (2021). "A simulation-based method for selecting calibration areas for ecological niche models and species distribution models". In : *Frontiers of Biogeography* 13.4.

Martell et Froese (2012). "A simple method for estimating MSY from catch and resilience". In : *Fish and Fisheries*, p. 504-514.

Martinez, D'Acunto et Romañach (2025). "Linking environmental variability to long-term demographic change of an endangered species using integrated population models". In : *Journal of Applied Ecology* 62.5, p. 1137-1151.

Maureaud *et al.* (2024). "FISHGLOB_data: an integrated dataset of fish biodiversity sampled with scientific bottom-trawl surveys". In : *Scientific Data* 11.1. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 24.

Mellin, Bradshaw, Meekan et Caley (2010). "Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes". In : *Global Ecology and Biogeography* 19.2, p. 212-222.

Melo-Merino, Reyes-Bonilla et Lira-Noriega (2020). "Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence". In : *Ecological Modelling* 415. Publisher: Elsevier, p. 108837.

Miller (2010). "Species Distribution Modeling". In : *Geography Compass* 4.6, p. 490-509.

Mokany et Ferrier (2011). "Predicting impacts of climate change on biodiversity: a role for semi-mechanistic community-level modelling". In : *Diversity and Distributions* 17.2, p. 374-380.

Murphy *et al.* (2004). "Quantification of modelling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations". In : *Nature* 430.7001. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 768-772.

Naujokaitis-Lewis *et al.* (2013). "Uncertainties in coupled species distribution–metapopulation dynamics models for risk assessments under climate change". In : *Diversity and Distributions* 19.5. Sous la dir. de Burgman, p. 541-554.

Norberg *et al.* (2019). "A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels". In : *Ecological Monographs* 89.3, e01370.

Ord et Getis (1995). "Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application". In : *Geographical Analysis* 27.4, p. 286-306.

Panzeri *et al.* (2024). "Identifying priority areas for spatial management of mixed fisheries using ensemble of multi-species distribution models". In : *Fish and Fisheries* 25.2, p. 187-204.

Pärtel, Szava-Kovats et Zobel (2011). "Dark diversity: shedding light on absent species". In : *Trends in ecology & evolution* 26.3. Publisher: Elsevier, p. 124-128.

Pedersen et Berg (2017). "A stochastic surplus production model in continuous time". In : *Fish and Fisheries* 18.2, p. 226-243.

Pineda et Lobo (2009). "Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns". In : *Journal of Animal Ecology* 78.1, p. 182-190.

Poggiato, Andréoletti, Pollock et Thuiller (2025). "Integrating food webs in species distribution models can improve ecological niche estimation and predictions". In : *Ecography* 2025.5, e07546.

Ponti et Sannolo (2023). "The importance of including phenology when modelling species ecological niche". In : *Ecography* 2023.4, e06143.

Pörtner et Peck (2010). "Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding". In : *Journal of Fish Biology* 77.8, p. 1745-1779.

Potier, Savina-Rolland, Belloeil, Gascuel et Robert (2025). "How will the cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea ecosystem?" In : *Science of the Total Environment* 969, p. 178942.

Randin *et al.* (2006). "Are niche-based species distribution models transferable in space?" In : *Journal of Biogeography* 33.10, p. 1689-1703.

Roberts, Halpin et Clark (2022). "Jointly modeling marine species to inform the effects of environmental change on an ecological community in the Northwest Atlantic". In : *Scientific Reports* 12.1, p. 132.

Ruiz-Diaz, Pennino, Fisher et Eddy (2024a). "Decadal changes in biomass and distribution of key fisheries species on Newfoundland's Grand Banks". In : *Plos one* 19.4, e0300311.

Ruiz-Diaz *et al.* (2024b). "Climate models drive variation in projections of species distribution on the Grand Banks of Newfoundland". In : *PLOS Climate* 3.11, e0000520.

Sagarese *et al.* (2014). "Application of generalized additive models to examine ontogenetic and seasonal distributions of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Northeast (US) shelf large marine ecosystem". In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71.6. Sous la dir. de Trenkel, p. 847-877.

Santika (2011). "Assessing the effect of prevalence on the predictive performance of species distribution models using simulated data". In : *Global Ecology and Biogeography* 20.1, p. 181-192.

Schofield (2023). "Capture-Recapture: Bayesian Methods". In : Seber et Schofield. *Estimating Presence and Abundance of Closed Populations*. Series Title: Statistics for Biology and Health. Cham : Springer International Publishing, p. 543-589.

Soberon et Peterson (2005). "Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas". In : Publisher: University of Kansas.

Sor, Park, Boets, Goethals et Lek (2017). "Effects of species prevalence on the performance of predictive models". In : *Ecological Modelling* 354. Publisher: Elsevier, p. 11-19.

Srivastava, Lafond et Griess (2019). "Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management." In : *CABI Reviews*, p. 1-13.

Team (2020). "RA language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical". In : *Computing*.

Ulrich *et al.* (2025). "Species and trait abundance distributions as tools for understanding disturbance effects and community assembly in applied ecology". In : *Journal of Applied Ecology* 62.9, p. 2096-2110.

Upton (2020). *Measuring abundance: Methods for the estimation of population size and species richness*. Pelagic Publishing Ltd.

Vasquez *et al.* (2023). "EUSeaMap 2023, A European broad-scale seabed habitat map, Technical Report". In.

Vaughan et Ormerod (2005). "The continuing challenges of testing species distribution models". In : *Journal of Applied Ecology* 42.4, p. 720-730.

Villegas-Ríos *et al.* (2014). "Life-history and activity shape catchability in a sedentary fish". In : *Marine Ecology Progress Series* 515, p. 239-250.

Vindenes, Le Coeur et Caswell (2021). "Introduction to matrix population models". In : *Demographic methods across the tree of life*, p. 163-180.

Waldock *et al.* (2022). "A quantitative review of abundance-based species distribution models". In : *Ecography* 2022.1.

Wetzel et Punt (2015). "Evaluating the performance of data-moderate and catch-only assessment methods for U.S. west coast groundfish". In : *Fisheries Research* 171, p. 170-187.

Woillez, Poulard, Rivoirard, Petitgas et Bez (2007). "Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay". In : *ICES Journal of Marine Science* 64.3, p. 537-550.

Zurell, Elith et Schröder (2012). "Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions". In : *Diversity and Distributions* 18.6, p. 628-634.

Zurell, Gallien, Graham et Zimmermann (2018). "Do long-distance migratory birds track their niche through seasons?" In : *Journal of Biogeography* 45.7, p. 1459-1468.
Zurell, Zimmermann, Sattler, Nobis et Schröder (2016). "Effects of functional traits on the prediction accuracy of species richness models". In : *Diversity and Distributions* 22.8. Sous la dir. de Franklin, p. 905-917.
Zurell *et al.* (2020). "A standard protocol for reporting species distribution models". In : *Ecography* 43.9, p. 1261-1277.
Zurell *et al.* (2022). "Spatially explicit models for decision-making in animal conservation and restoration". In : *Ecography* 2022.4, ecog.05787.

Chapitre 6

Discussion générale



© Naïmé Amelot

La discussion générale ci-après s'organise en trois parties. (paragraphe 6.2) Une première section portera sur les relations possibles entre les traits écologiques et le fonctionnement des écosystèmes : (paragraphe 6.1.1) en explorant le lien entre les traits écologiques considérés dans ce travail de thèse et les fonctionnalités des écosystèmes marins, (paragraphe 6.1.2) en interrogeant le choix des traits qui permettraient d'approfondir notre compréhension des restructurations à l'œuvre et, enfin, (paragraphe 6.1.3) en discutant la relation entre les fonctions des écosystèmes marins et les services écosystémiques. (paragraphe 6.2) Une deuxième section permettra d'explorer les implications et limites de ce travail en terme de gestion : (paragraphe 6.2.1) en questionnant les résultats de ce travail sur la sensibilité relative des différents taxa au changement climatique, (paragraphe 6.2.2) notamment les zones et stades de vie qui n'ont pas été explorés dans mon travail de thèse, mais dont l'étude permettrait d'avoir une vision plus englobante des impacts du changement climatique sur les communautés marines et, enfin, (paragraphe 6.2.3) en discutant l'utilisation de mes résultats quant à la mise en place de mesures de gestion spatialisées adaptées au au changement climatique. (paragraphe 6.3) Une dernière section sera consacrée aux interrogations soulevées tout au long de ce travail sur les limites et opportunités des approches par traits écologiques en écologie des communautés vis-à-vis de la variabilité intra-spécifique de ces mêmes traits : (paragraphe 6.3.1) en mettant en perspective les études existantes sur l'intégration de cette variabilité intra-spécifique en écologie des communautés, (paragraphe 6.3.2) en discutant les contributions relatives des processus évolutifs et de plasticité à cette adaptabilité des traits écologiques, (paragraphe 6.3.3) en tentant d'identifier les traits et taxa les plus sujets à ces deux processus adaptatifs ; (paragraphe 6.3.4) en explorant les perspectives méthodologiques qu'offrent ce domaine de recherche.

6.1 Relier approche par trait en macro-écologie et fonctionnalité des écosystèmes

6.1.1 Les traits écologiques comme indicateurs d'impact du changement climatique sur des fonctions écosystémiques

J'ai présenté en introduction (paragraphe 1.3.1) l'une des définitions du trait fonctionnel la plus utilisée et comment ces traits fonctionnels se répartissent entre traits d'effet et de réponse (Violle *et al.*, 2007). Le terme "fonction" en écologie revêt plusieurs sens reposant sur la relation causale entre deux entités (espèces, groupes trophiques, processus, notamment) (Jax, 2005), ou le flux et stockage d'énergie ou de matière (Bellwood *et al.*, 2019) participant au fonctionnement de l'écosystème. Il n'y a pas de consensus sur l'échelle biologique à laquelle cette fonction prend sens (*e.g.* espèce, écosystème) ce qui entraîne des confusions quant à son utilisation en écologie. La même confusion s'applique au terme de processus, les processus à considérer en écologie fonctionnelle et l'intensité de la relation causale devant le relier aux caractéristiques du compartiment biologique variant d'un auteur à l'autre (Bellwood *et al.*, 2019 ; Dawson *et al.*, 2021 ; Mlambo, 2014). Les traits fonctionnels sont considérés comme indicateurs des impacts du changement global sur la structure des écosystèmes (Green *et al.*, 2022). Leur étude permet de quantifier la modification des processus caractérisant un écosystème donné. Ainsi, les outils d'écologie fonctionnelle permettent de passer de la description brute des changements de composition des communautés à une compréhension mécaniste des conséquences de ces changements sur l'écosystème (Wellstein *et al.*, 2011). Au cours de mon travail de thèse, je souhaitais caractériser le *turn-over* des communautés face

au changement climatique (*cf.* chapitre 1). Je me suis donc attachée à sélectionner des traits indicateurs d'impact, sans forcément être causalement liés à ces processus fonctionnels. L'un n'excluant pas l'autre, les traits écologiques sélectionnés sont associés à des fonctionnalités des espèces et de l'écosystème étudié (Villéger *et al.*, 2017). Chez les poissons, la plupart des études d'écologie fonctionnelle se rapportent aux fonctions (1) d'acquisition des ressources, (2) de mobilité, (3) de budget de nutriments, (4) de reproduction et (5) de défense contre les prédateurs (Villéger *et al.*, 2017). D'après cette catégorisation, certains des traits utilisés dans ce travail de thèse sont associés à plusieurs fonctionnalités des espèces (*e.g.* acquisition de ressource, reproduction, mobilité). Trois catégories de traits ont été considérées au cours de ce travail de thèse : (1) des traits d'habitat, (2) des traits d'histoire de vie, (3) des traits trophiques. J'ai sélectionné la première catégorie de traits pour la corrélation forte supposée exister entre des traits d'habitat (*e.g.* préférence de température, salinité ou profondeur) et des variables environnementales (Zhao *et al.*, 2022 ; Frainer *et al.*, 2021). Cependant, ces traits ne sont pas, ou très peu, liés à des processus biogéochimiques, quelle que soit l'échelle biologique considérée. À l'inverse, les traits d'histoire de vie sont fortement liés aux processus biologiques (individu) et démographiques (population ou espèce). La fécondité, la taille de la descendance et l'âge ou la taille à maturité sont indicateurs des fonctions reproductrices (Brosset *et al.*, 2016). Le trait de taille maximale a, à la fois un impact sur la mobilité des espèces, leur capacité de défense face aux prédateurs et leur capacité d'acquisition alimentaire (Keppeler *et al.*, 2020). C'est aussi le cas du taux de croissance, mais de manière plus indirecte. Finalement, les traits trophiques sont reliés à des fonctions à l'échelle de l'individu et de l'espèce (*e.g.* acquisition des ressources et budget de nutriments) mais aussi à des fonctionnalités de l'écosystème (*e.g.* flux de matières) (Villéger *et al.*, 2017).

Par ailleurs, selon que ces traits soient indicateurs d'une réponse au changement climatique, dans le cas de ma thèse, ou de l'effet d'une espèce sur son environnement, cela va influencer notre capacité à décrire l'impact de la biodiversité sur l'écosystème. Il est important de noter que certains traits révèlent à la fois la réponse et l'effet du compartiment biologique (*e.g.* individu ou espèce). Par exemple, les traits fonctionnels associés à l'alimentation peuvent éventuellement être interprétés à la fois comme des traits de réponse et des traits d'effet (Villéger *et al.*, 2017 ; Gravel *et al.*, 2016). Les flux de matière (carbone, azote, *etc.*) générés par la fonction trophique d'une espèce ou d'un individu ont des répercussions sur les propriétés de l'écosystème (Saba *et al.*, 2021 ; Schiettekatte *et al.*, 2020). La fonction trophique est corrélée aux changements environnementaux passés à l'échelle des communautés, entraînant des changements de valeurs de niveau trophique moyen en fonction de la température et de la production primaire (*cf.* chapitre 3). À l'échelle intra-spécifique, différents aspects de la fonction alimentaire ont été soumis à des variations au cours des dernières décennies *cf.* chapitre 4. Finalement, les changements d'aires de distributions et de localisations d'habitats favorables prédits sont fortement influencés par la disponibilité des ressources alimentaires, à travers les flux de production benthique pour les espèces démersales *cf.* chapitre 5. L'ensemble de mes résultats révèlent que la fonction trophique est fortement impactée par le changement climatique et, en retour, fortement impactante sur la structure de l'écosystème. En accord avec la littérature (González-Trujillo *et al.*, 2025 ; Nagelkerken *et al.*, 2020), l'un des enseignements principaux de cette thèse est que la réponse de la fonction trophique aux changements environnementaux en fait une fonction clé dans la caractérisation des impacts du changement climatique en milieu marin.

6.1.2 Fonction trophique et flux de matière à travers les taxa

Je viens d'évoquer le grand nombre de traits qui peut permettre d'étudier en détail la fonction trophique, qu'ils soient de réponse ou d'effet (Saba *et al.*, 2021 ; Gravel *et al.*, 2016). Parmi les traits d'effet, l'exploration de traits associés à la stœchiométrie (rapports quantitatifs entre les éléments chimiques composants toute entité biologique et ses interactions avec l'environnement) pourrait permettre d'approfondir notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème. De par leur transférabilité et leur comparabilité d'une espèce à l'autre, y compris entre taxa particulièrement éloignés, les approches par traits se basant sur la stœchiométrie ont connu un certain essor au cours des dernières années (Meunier *et al.*, 2017 ; Moody *et al.*, 2025 ; Beck *et al.*, 2022). La revue de Meunier *et al.*, 2017 relie directement la composition élémentaire des compartiments biologiques avec les fonctions des hétérotrophes, dont la fonction trophique et la croissance (Tableau 6.1). Ils relèvent que le niveau trophique et le degré d'omnivorie des espèces impactent les rapports stœchiométriques entre proies et prédateurs (Tableau 6.1), notamment les ratios carbone-phosphate (C :P) et azote-phosphate (N :P), déterminants pour les taux de croissance (Tableau 6.1). Finalement, le taux de croissance et la taille des individus sont reliés aux taux de recyclage des nutriments (Tableau 6.1). Welti *et al.*, 2017 soulignent également la pertinence de la stœchiométrie dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes aquatiques, à travers la contribution des flux de matières aux interactions trophiques, à la biogéochimie et au métabolisme des écosystèmes (Figure 6.2). L'utilisation de la stœchiométrie pour caractériser les communautés permettrait de considérer l'ensemble des taxa via des traits comparables, dont ceux associés à la fonction trophique - cela résoudrait la difficulté de comparaison des traits entre céphalopodes et

Table 6.1 : Description des liens existants entre fonctions des hétérotrophes et traits stœchiométriques
Source Adapté de Meunier *et al.*, 2017

Caractéristique stoechiométrique	Trait physiologique	Description	Références
Ratio C:P et N:P des organismes	Taux de croissance	Des hétérotrophes avec des ratios C:P et N:P moins élevés présentent des taux de croissance maximums plus élevés	Elser *et al.*, 2003; Hood & Sterner 2014
	Défense (investissements osseux)	L'investissement osseux entraîne une diminution du ratio C:P chez les vertébrés	El-Sabaawi *et al.*, 2016
	Ontogénie	Les ratios C:P et N:P diminuent au cours du développement pour les vertébrés; A l'inverse les ratios C:P et N:P augmentent au cours du développement pour les invertébrés	Pilati & Vanni, 2007; Gonzalez *et al.*, 2011; Back & King, 2013; Tiegs *et al.*, 2016
	Sexe	Les valeurs de P divergent entre males et femelles	Back & King, 2013
Rapports stoechiométriques entre proies et prédateurs	Niveau trophique	Les plus hauts niveaux trophiques présentent des différences de rapports stoechiométriques entre consommateurs et ressources plus faibles que les plus bas niveaux trophiques	Lemoine *et al.*, 2014
	Omnivorie	Une alimentation sélective peut réduire les différences de rapports stoechiométriques entre consommateurs et ressources	Snyder *et al.*, 2015; Meunier *et al.*, 2016a
Taux de recyclage des nutriments	Taux de croissance	Les animaux aux taux de croissance les plus élévés recyclent moins le P	Elser *et al.*, 2000a
	Taille du corps	Les taux de recyclage des nutriments par unité de masse sont plus élevés pour les organismes de petite taille	Allgeier *et al.*, 2015; Vanni & McIntyre, 2016
	Phylogénie	L'identité taxonomique affecte l'échelle et les taux d'excrétions de N et P	Allgeier *et al.*, 2015

poissons, nous ayant amené à les considérer séparément - et d'avoir une compréhension très mécaniste des phénomènes à l'œuvre. À travers la caractérisation des flux de matières au sein des écosystèmes, les approches stœchiométriques permettent d'établir les impacts directs du changement climatique sur les flux de carbone (cycle du carbone et changement climatique, Martin *et al.*, 2021), d'azote et de phosphate (influence du changement climatique sur la production primaire, Hutchins et Capone, 2022).

L'approche stœchiométrique, bien que pertinente dans un cadre fonctionnel, est aussi particulièrement lourde en terme de collecte de données. L'enjeu principal lié au développement d'indicateurs d'impact du changement climatique sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins, réside dans l'identification d'un compromis entre : (1) la valeur indicatrice du trait ou de la fonction considérée sur la variabilité environnementale ; (2) la capacité de mesure du trait ; (3) l'impact de ce trait sur le fonctionnement de l'écosystème.

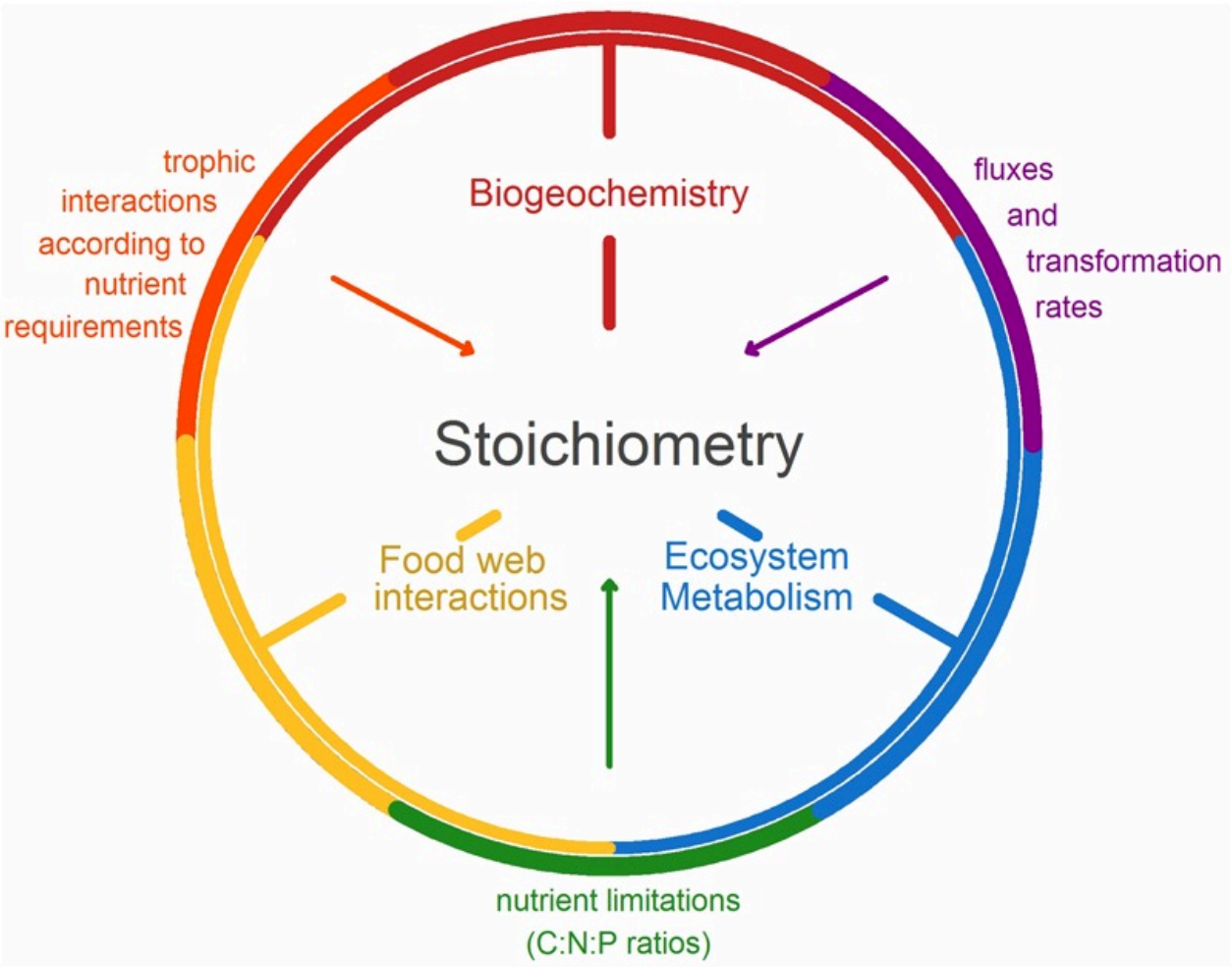


Figure 6.2 : Représentation schématique des liens entre stœchiométrie et fonctionnement des écosystèmes
Source Welti *et al.*, 2017

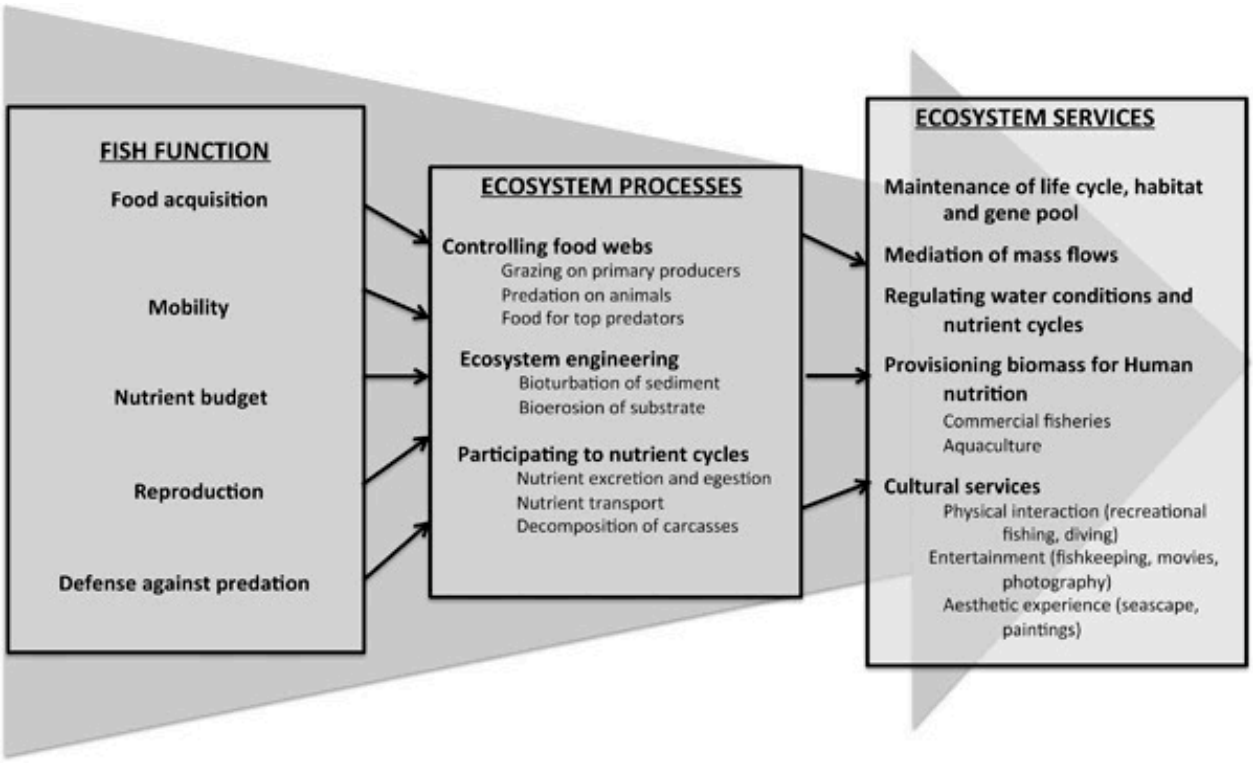


Figure 6.3 : Relations entre fonctions chez les poissons, processus écosystémiques et services écosystémiques
Source Villéger *et al.*, 2017

6.1.3 De la fonction aux services écosystémiques, quels enjeux ?

Nos sociétés sont elles-mêmes dépendantes des écosystèmes dans lesquels elles évoluent. Si une fonction écosystémique est compromise par le changement climatique, on s'attend à ce que cela ait un impact sur les bénéfices fournis par cet écosystème. En effet, biodiversité et fonctions écosystémiques assurent les services écosystémiques fournis par cet écosystème (Figure 6.3, Villéger *et al.*, 2017). Ainsi les écosystèmes marins fournissent de nombreux services notamment d'approvisionnement, de maintien et culturels (Bonebrake *et al.*, 2018).

Présentement, l'approvisionnement en nourriture fourni par les écosystèmes marins dépend des prélèvements halieutiques, principalement en zones côtières. La redistribution des espèces commerciales va forcément mener à une redistribution des zones de pêche, entraînant

des pertes ou des gains selon les zones (Cheung *et al.*, 2010 ; Bell *et al.*, 2013). Les changements dans la répartition et l'abondance relative d'espèces marines nuisibles et des agents pathogènes marins auront aussi des impacts sur la pêche (Bell *et al.*, 2013). Le fonctionnement et la culture de certaines sociétés sont aussi dépendants de ces ressources et de leur répartition. Pour ne citer qu'un exemple centré sur la France, l'exploitation de la morue de Terre-Neuve a conduit à des changements culturels importants dans les sociétés bretonnes et normandes (Brumont, 2018). Le rythme de travail et la répartition des emplois entre hommes et femmes a été profondément modifiés par la pratique de cette pêche (Williams *et al.*, 2005). Des fêtes traditionnelles sont encore reliées dans des villes portuaires aux départs de pêche ("Les Gras" de Douarnenez et de Granville). Cette profession et l'imaginaire qu'elle suscitait ont inspiré un nombre important d'arts (Pêcheurs d'Islande de Pierre Lotti en littérature ; La Pêche à la Morue sur le banc de Terre-Neuve, d'Ambroise-Louis Garneray en peinture, *etc.*). La disparition de ce stock et de cette pêche a donc amené à la perte de certains de ces services culturels. Plus généralement, il est attendu que la disparition d'espèces vulnérables et notamment charismatiques (*e.g.* chondrichtyens, mammifères marins) ait des conséquences sur les services culturels (Thompson et Rog, 2019 ; Mustika *et al.*, 2020). Outre les services culturels, les changements dans la structure des communautés de la Mer Celtique - et dans de nombreux autres écosystèmes, affectent également les services d'approvisionnement et de maintien/régulation. La ré-organisation trophique que connaît la Mer Celtique en raison du changement climatique aura des conséquences sur l'approvisionnement alimentaire marin sur la zone. La perte lipidique observée dans le chapitre 4 a probablement mené à des diminutions de condition d'un certain nombre d'espèces commerciales (Gernez *et al.*, 2025). Cela a entraîné une dégradation de la valeur nutritionnelle et de la taille d'une partie des

poissons consommés par l'homme sur la zone (*Finistère* 2025). Finalement, la redistribution des espèces aura potentiellement un impact sur les services de régulation impactant la santé (*i.e. One Health*) via l'émergence de zoonoses (McMahon *et al.*, 2018). En milieu marin, un certain nombre de travaux portent sur l'association entre changement climatique et bloom d'espèces phytoplanctoniques toxiques pour l'Homme (Borges *et al.*, 2022 ; Xu *et al.*, 2023). La production de neurotoxine de la diatomée *Pseudo-nitzschia* spp., par exemple, augmente suite à l'augmentation des températures et à l'acidification du milieu résultant du changement climatique (Xu *et al.*, 2023). Cette diatomée est une ressource pour des mollusques filtreurs (huîtres, coquilles Saint-Jacques, moules, *etc.*) consommés par l'Homme, provoquant ainsi des intoxications alimentaires graves et des interdictions de pêche. La notion de services écosystémiques peut être interrogée, dans la mesure où cette approche centre encore une fois l'estimation de l'importance d'une espèce ou d'une fonction prodiguée par un écosystème sur la base des bénéfices que les sociétés humaines peuvent en dégager (Bekessy *et al.*, 2018 ; Ridder, 2008). Cependant le cadre offert par les services écosystémiques (ou celui plus récent des *Nature's Contribution to People*, Kadykalo *et al.*, 2019) offre des opportunités intéressantes. D'une part, ce cadre permet de faciliter les échanges entre les différents acteurs de la gestion des écosystèmes et notamment avec les décideurs (Buonocore *et al.*, 2021. D'autre part, cette approche permet de combiner les services considérés et d'identifier et de développer des cibles de gestion (*e.g.* zones de protection) prioritaires dans un contexte multi-services (O'Connor *et al.*, 2021). En identifiant des traits indicateurs de la sensibilité au changement climatique et un appauvrissement de la qualité nutritionnelle des ressources, mes travaux peuvent contribuer à évaluer la vulnérabilité des services écosystémiques face à ces changements, notamment l'approvisionnement en ressources et le maintien des cycles de

vie

6.2 Indicateurs et mesures de gestion, quelles conséquences et quels leviers ?

6.2.1 Enjeux autour de l'identification de taxa sensibles

La démarche méthodologique utilisée au cours de ce travail de thèse peut servir de support à l'identification d'espèces ou de groupes d'espèces prioritaires quant à des mesures de gestion. Traditionnellement, beaucoup de mesures de gestion sont définies à l'échelle spécifique. Certaines mesures tendent à conserver des espèces ou à limiter les impacts d'une pression (*e.g.* en milieu marin, interdiction ou quotas de pêche) (Browne *et al.*, 2024 ; Garbett *et al.*, 2021), tandis que d'autres mesures cherchent à limiter l'arrivée d'espèces invasives ou à transloquer des espèces en voie d'extinction (*e.g.* régulation des invasions de crabes bleus en Méditerranée et ré-introduction de coraux en milieu tropical, Marchessaux *et al.*, 2023 ; Madin *et al.*, 2023). La conservation ciblant une espèce clé (*e.g.* ingénieur d'écosystème, prédateur supérieur) peut avoir un impact sur la structure de l'écosystème (Ripple et Beschta, 2012 ; Bacci *et al.*, 2025 ; Estes *et al.*, 2010). Souvent, des fonctions écosystémiques sont assurées par des groupements d'espèces plutôt que des espèces ou des individus isolés (Burkepile et Hay, 2008 ; Otero *et al.*, 2020). Des mesures de gestion multi-spécifiques peuvent sembler plus pertinentes quant à la préservation de ces fonctions. Les résultats de cette thèse permettent d'identifier les traits sensibles au changement climatique, et donc présentant des intérêts de conservation, ainsi que les espèces dont les valeurs de

traits semblent être les plus sensibles aux changements environnementaux. En Mer Celtique, ce sont les espèces associées K-boréales et spécialisées (notamment sur l'aspect trophique) qui semblent les plus vulnérables au changement climatique (liste des taxa disponible paragraphe 2.3). Des métriques complémentaires permettraient d'améliorer l'identification de priorités de conservation mono- et multi-spécifiques. Ainsi, des indices comme la rareté fonctionnelle peuvent permettre d'identifier quelles espèces ou groupes d'espèces présentent des valeurs de traits dont la perte provoquerait la perte de fonctionnalités pour l'écosystème (Mouillot *et al.*, 2013). Complémentaire à la rareté fonctionnelle, la contribution relative des espèces aux fonctions considérées peut elle aussi permettre l'identification d'espèces ou de groupes d'espèces particulièrement pertinents quant à la mise en place de mesures de gestion (Pool *et al.*, 2014 ; Leduc *et al.*, 2015). Parmi les fonctions que j'ai évoquées mais peu développées dans ce travail, la reproduction est souvent une priorité de gestion (Dahlgren *et al.*, 2006 ; Trackenberg *et al.*, 2024). Il est probable que cette fonction soit sensible au changement climatique, mais que cette sensibilité soit plus facilement mesurable via la quantité et la qualité des larves et juvéniles des espèces marines, classes d'âge que je n'ai pu traiter dans mon travail de thèse.

6.2.2 Des stades de vie et des zones sensibles : juvéniles et nourriceries

Chez les organismes marins et notamment les téléostéens, les larves et juvéniles sont les stades les plus exposés à une mortalité naturelle liée aux contraintes environnementales (Gislason *et al.*, 2010 ; Bergenius *et al.*, 2005 ; Stige *et al.*, 2013). Cette sensibilité des stades précoces est particulièrement exacerbée du fait du changement climatique. Des changements phénologiques des températures peuvent entraîner des décalages entre les périodes d'émission des œufs

et l'émergence des ressources alimentaires nécessaires à la survie des phases larvaires après éclosion (Asch *et al.*, 2019 ; Pörtner et Peck, 2010). Cet impact fort des variables environnementales s'exerçant sur les phases de vie précoces des téléostéens et des chondrichtyens, mais aussi des invertébrés marins, a généralement lieu sur des zones restreintes correspondant aux zones de nourricerie (Matić-Skoko *et al.*, 2022 ; Martinho *et al.*, 2009). Deux problèmes se posent quant à l'intégration des changements environnementaux sur les zones de nourriceries et sur leurs impacts sur les stades de vie précoces. D'une part, les connaissances sur la périodicité, la durée et la localisation des phases précoces de la macrofaune marine sont limitées (Fonseca et Cabral, 2007 ; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011). D'autre part, ces caractéristiques associées au lieux et périodes de reproduction varient énormément d'une espèce à l'autre, limitant toute généralisation à l'échelle de la communauté. Ces deux obstacles limitent notre capacité à les intégrer de manière explicite dans des modèles, à l'instar des modèles d'enveloppe climatique. Cependant, les processus de filtrages environnementaux subis par ces stades précoces, se répercutent forcément sur la dynamique des adultes ainsi que sur leur répartition spatiale (Champagnat *et al.*, 2024). Il serait possible d'intégrer une part de cette sensibilité dans les indices d'habitats favorables développés dans le chapitre 5 en se basant sur des données existantes. En effet, des campagnes côtières ont lieu en Atlantique Nord-Est sur des zones identifiées comme des nourriceries (Cariou *et al.*, 2021 ; Cariou *et al.*, 2020 ; Day *et al.*, 2021). Cet échantillonnage pourrait permettre de créer des indices de recrutement annuel. Des informations complémentaires disponibles sur la base de campagnes de marquage ou sur la base de modèles de diffusion larvaire permettraient d'identifier les flux entre zones de nourriceries et Mer Celtique, afin de savoir quelles zones alimentent la Mer Celtique, et dans quelles proportions. Une approche de *SDM* à deux stades pourrait

être envisagée. Elle intégrerait les indices de recrutement issus des campagnes côtières, dans un premier temps. Puis, elle ferait varier ces indices de recrutement en fonction des variables environnementales correspondantes. Dans un second temps, elle utiliserait ces indices comme variables environnementales dans la modélisation des stades adultes. Cela permettrait une meilleure prise en compte de la sensibilité passée des espèces au changement climatique et de leur vulnérabilité future.

6.2.3 Aires marines protégées et changement climatique

Face aux changements de distribution des espèces liés au changement climatique, il devient évident que des mesures de gestion des ressources marines spatialisées doivent être adaptatives pour être efficaces (Wilson *et al.*, 2020). En milieu marin, de nombreuses mesures de gestion spatialisées existent pour protéger des espèces, des fonctions ou des habitats. Ces mesures vont de la fermeture périodique de zones de pêche pour protéger un stade de vie (agrégat de reproduction, zone de nourricerie, *etc.*) ou une espèce vulnérable en particulier, à la mise en place d'aires marines protégées (*AMP*) intégrales (Srivastava *et al.*, 2019 ; Karp *et al.*, 2025). Les *AMP* sont des zones conçues pour protéger une espèce particulière ou un ensemble d'espèces contre une ou plusieurs pressions (pêche, pollution, *etc.*). La localisation des *AMP* peut devenir obsolète si la ou les espèces ont subi un changement d'aire de répartition en raison du changement climatique (Cashion *et al.*, 2020 ; Whitney *et al.*, 2023). Afin de s'adapter aux défis posés par le changement climatique, il risque d'être nécessaire de reconsidérer périodiquement les limites des *AMP*. Le cadre proposé dans le chapitre 5 fournit des indices d'adéquation des habitats qui sont facilement transférables et tiennent compte du cycle de vie de chaque espèce. Il pourrait donc constituer un outil pertinent pour répondre à

ce type de questions de gestion.

6.3 Limites des approches fonctionnelles à la lumière de la variabilité intra-spécifique et des biais qu'elle induit

6.3.1 Considérer la variabilité intra-spécifique des traits en écologie des communautés

La prise en compte de la variabilité intra-spécifique des traits écologiques est un sujet de recherche à part entière en écologie fonctionnelle (Palacio *et al.*, 2025). Une revue bibliographique récente a montré que parmi 1655 articles portant sur des approches par traits en écologie animale, 94 % d'entre elles ne prenaient pas en compte la variabilité intra-spécifique des traits (Palacio *et al.*, 2025). Trois raisons principales sont identifiées par Palacio *et al.*, 2025 : (1) les limitations associées aux données, (2) la nature des traits considérés (*e.g.* difficulté d'intégrer de la variabilité dans des traits catégoriels) et (3) l'échelle de l'étude. Les outils pour explorer la variabilité intra-spécifique des traits ont fait l'objet de développements méthodologiques récents (Palacio *et al.*, 2025, Figure 6.4). Ces outils se déclinent autour de : (1) la description de la variabilité intra-spécifique d'un ou plusieurs traits pour une espèce (Figure 6.4 a, b) ; (2) la quantification de la variabilité intra-spécifique d'un ou plusieurs traits pour une espèce en relation avec des gradients environnementaux ou entre espèces exposées au même environnement (Figure 6.4 c, g) ; (3) l'estimation de la contribution de la variabilité intra-spécifique des traits sur plusieurs indicateurs (*e.g.* variance des traits au sein d'une espèce ou population, règles d'assemblage de communauté, diversité fonctionnelle) se déclinant

à différentes échelles biologiques (Figure 6.4 f, e, i) ; (4) l'intégration explicite de la variabilité intraspécifique des traits dans l'estimation de la diversité fonctionnelle (Figure 6.4 j, h, l, d, k). Dans cette thèse, seuls les points (1), (2) et (3) ont été succinctement abordés. J'ai observé, à différentes occasions (*cf.* chapitre 3 et le chapitre 4), l'existence d'une variabilité intra-spécifique des traits écologiques et étudié son impact sur la structure des communautés. Dans le chapitre 3, l'intégration de la variabilité intra-spécifique (*e.g.* spatiale, temporelle et spatio-temporelle) dans l'estimation des *CWM* de taille moyenne, correspond au point (3) et amène à la détection d'un plus grand nombre de tendances significatives à l'augmentation au cours du temps à l'échelle des communautés (versus valeur de trait fixe par espèce dans le temps et l'espace). Le chapitre 4 a permis de mettre en lumière l'existence d'une variabilité temporelle intra-spécifique, correspondant au point (1), forte dans les traits associés au régime alimentaire en Mer Celtique. En comparant les changements de traits trophiques chez plusieurs espèces, j'ai aussi abordé le point (2). Le degré de généralisme trophique de certaines espèces (*e.g. Merlangius merlangus* et *Merluccius merluccius*) a augmenté au cours du temps. La niche isotopique des espèces boréales considérées s'est contractée, tandis que celle des espèces lusitaniennes s'est étendue. Cette variabilité intra-spécifique peut elle-même être un indicateur d'impact du changement climatique sur les communautés à travers la capacité d'adaptation de celles-ci face aux changements environnementaux (Downie *et al.*, 2025). Il ne suffit donc pas de quantifier et d'intégrer cette variabilité, mais aussi de la comprendre.

6.3.2 Différencier plasticité et évolution ?

La variabilité intra-spécifique des traits est parfois indépendante des changements environnementaux (*e.g.* dérive génétique). Cependant, elle peut aussi être causée par l'adaptabilité de

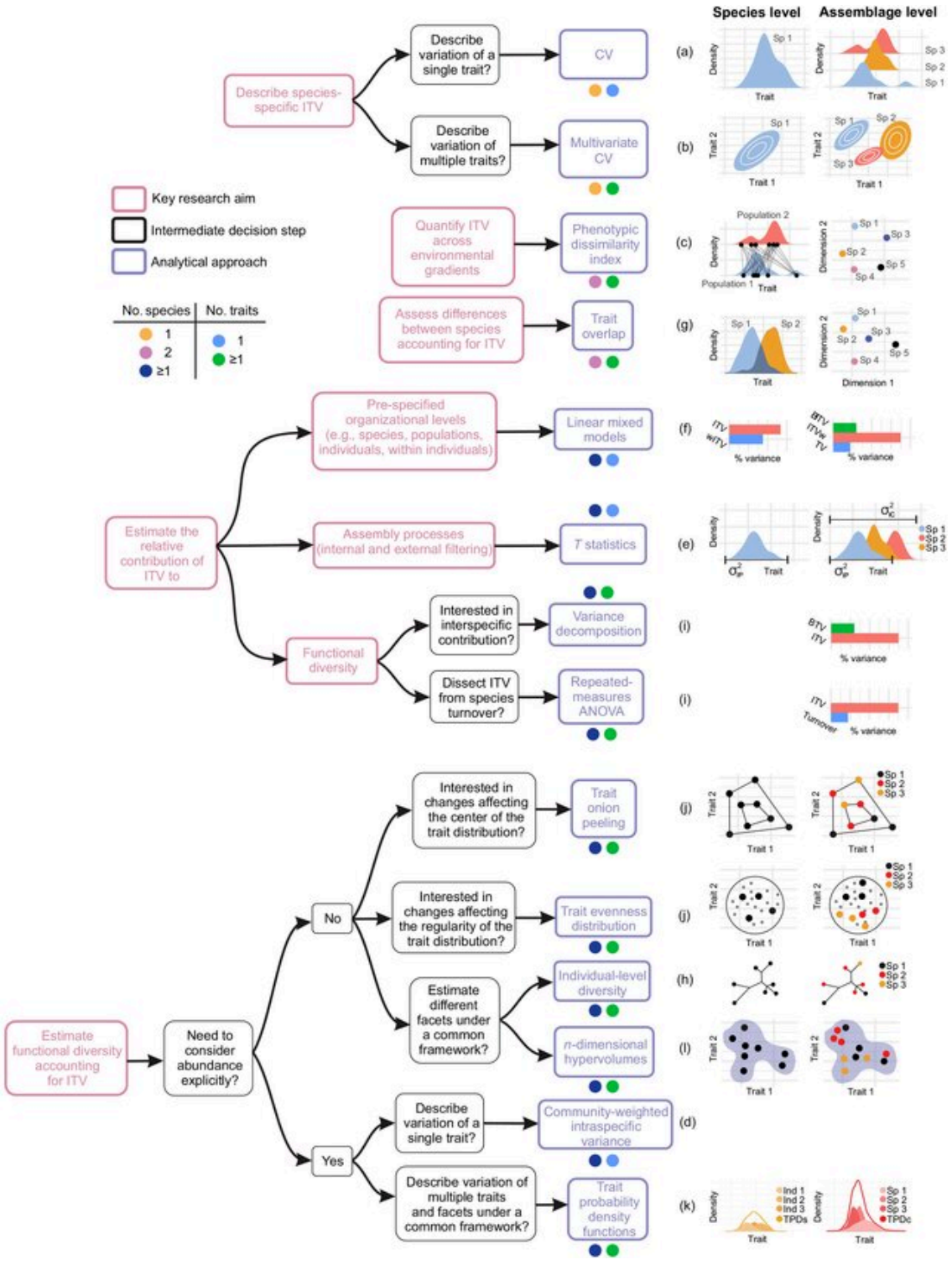


Figure 6.4 : Inventaire des approches existantes dans l'intégration de la variabilité intra-spécifique des traits (ITV Intraspecific Trait Variability) dans les approches par trait
Source Palacio *et al.*, 2025

certains traits écologiques à une variabilité environnementale liée au changement climatique. Cette adaptabilité peut être causée par deux processus qui n'ont pas les mêmes conséquences sur la structure future des communautés : un processus d'adaptabilité plastique et/ou un processus d'adaptabilité évolutive. L'adaptation à l'environnement du fait de la plasticité peut être définie comme : "une variante développementale se traduisant en un trait adaptatif (qu'il soit nouveau ou non) ne nécessitant pas de nouveaux gènes. [...] Le résultat de ce processus est un phénotype adaptatif qui, par rapport à son état initial, a été modifié aussi bien dans ses attributs morphologiques et physiologiques que dans sa sensibilité à l'environnement." (Levis et Pfennig, 2016). À l'inverse, l'adaptation évolutive est définie par des processus génétiques (*e.g.* dérive génétique, mutation) (Levis et Pfennig, 2016 ; Chevin *et al.*, 2013). Plusieurs difficultés émergent quant à la différenciation de ces processus. La première est qu'il est difficile de retracer a posteriori ce qui a causé une adaptation une fois celle-ci installée (Merilä et Hendry, 2014). La seconde vient du fait que l'un et l'autre de ces phénomènes sont inter-dépendants (Levis et Pfennig, 2016 ;Chevin *et al.*, 2013). La persistance de certains phénotypes dans le temps, prodiguant des avantages sélectifs face à des changements environnementaux, peut amener à de la sélection génétique (Merilä et Hendry, 2014 ; Gibert *et al.*, 2019). Au contraire, le degré de plasticité d'un compartiment biologique est en partie dépendant du patrimoine génétique pré-existant, et donc de processus évolutifs (Merilä et Hendry, 2014 ; Gibert *et al.*, 2019). Une population avec une plasticité importante associée à une diversité génotypique (Figure 6.5, A) qui, lorsqu'elle est exposée à une pression environnementale (Figure 6.5, B), peut voir émerger de nouveaux variants. Certains variants seront adaptés au changement environnemental, tandis que d'autres, peu adaptés, vont disparaître (Figure 6.5, C), résultant en une population finale dominée par

un seul des génotypes initiaux (Figure 6.5, D). Différencier ces phénomènes peut paraître vain du fait de leur inter-dépendance. Cependant, la temporalité de ces processus est différente et cela peut jouer sur la sensibilité à court ou long terme d'un compartiment biologique au changement climatique (Fox *et al.*, 2019 ; Gallegos *et al.*, 2025).

Typiquement, la plasticité associée à la variabilité pré-existante au sein du compartiment biologique peut jouer sur l'adaptabilité à court terme d'une population, lui permettant de persister dans des conditions qui ne sont pas forcément optimales. Si ces conditions, non optimales pour certains des phénotypes exprimés persistent, cela peut amener à la sélection des génotypes les plus adaptés à ces conditions, entraînant une adaptabilité évolutive à long terme (Pigliucci, 2005). Les données sur les conditions environnementales favorisant - ou non - des phénomènes de plasticité ou d'évolution sont malheureusement parcellaires, tout comme la détermination des stratégies d'histoire de vie ou des histoires phylogénétiques favorisant l'un ou l'autre de ces processus (Pigliucci, 2005). D'une part, l'exploration de la variabilité passée des traits sur des temps longs pourrait apporter des pistes de réponse (Brown *et al.*, 2023) en permettant d'identifier les traits les plus sujets à cette variabilité et en établissant un lien avec la variabilité environnementale à long terme. D'autre part, l'étude in situ ou expérimentale de la variabilité des traits au sein d'une même espèce ou d'un taxon exposé à des conditions variables, peut fournir d'autres pistes de réponse. Ces approches permettent d'identifier les conditions favorisant ces adaptations à court terme ainsi que les différences d'adaptabilité entre espèces et taxa face à une même pression (Merilä et Hendry, 2014). Des collectes de données et expériences de ce type pourraient être envisagées sur les traits que j'ai identifié comme sensibles au changement climatique en Mer Celtique.

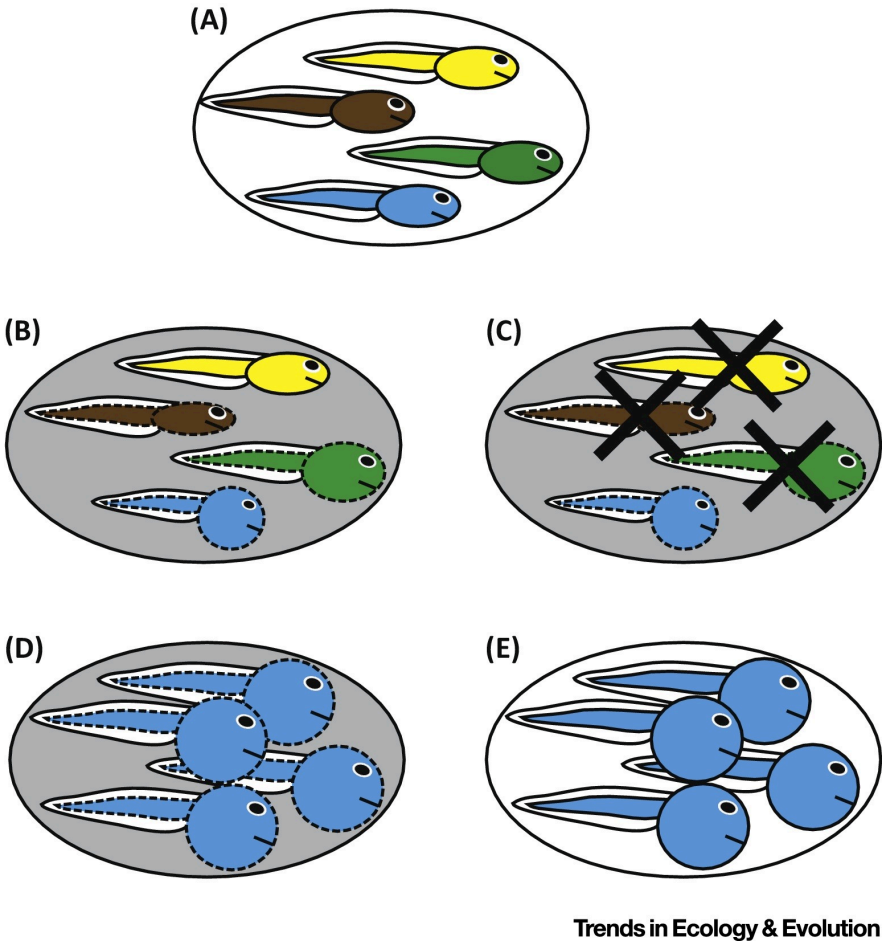


Figure 6.5 : Représentation idéalisée du processus de plasticité initiant un phénomène évolutif (A) Population avec une plasticité initiale importante associée à des génotypes divers (couleurs des têtards).
(B) Exposition de la population à une pression environnementale, ellipse grisée, menant à l'expression de nouveaux variants au niveau des individus (silhouettes pointillées)
(C) Sélection des variants adaptés au changement environnemental, disparition des variants non adaptés (individus barrés),
(D) Population finale face à la pression ayant sélectionné uniquement l'un des génotypes initiaux,
(E) Population finale en l'absence de la pression environnementale mais ayant sélectionné uniquement l'un des génotypes initiaux.
Source Levis et Pfennig, 2016

6.3.3 Quel traits et quels taxa sujet à cette variabilité ?

La variabilité intra-spécifique des traits écologiques existe et il est possible d'identifier les traits, taxa et zones pour lesquels cette variabilité est exacerbée, afin de la prendre en considération. Des traits qui paraîtraient pertinents pour suivre l'impact d'une variabilité climatique (*i.e.* sans avoir la possibilité d'être re-estimé spatio-temporellement par espèce) seraient des traits : (i) peu variables ou variant de manière similaire entre les taxa, (ii) mais dont la contribution à la fitness de l'espèce est liée aux conditions environnementales. Ces critères semblent relativement difficiles à atteindre simultanément. En effet, un trait permettant à un compartiment biologique d'améliorer sa fitness face à une variabilité environnementale est supposé être sujet à de la sélection. Cette relation amène à une variabilité spatio-temporelle accrue de ce trait (Emery et La Rosa, 2019 ; Siefert et Laughlin, 2023). Il est possible d'estimer la variabilité intra-spécifique d'un même trait pour deux taxa face à une même pression sur une zone donnée (Hayes *et al.*, 2024). On peut aussi explorer quelle part de l'aire de distribution d'un taxon donné est la plus exposée à des phénomènes d'adaptabilité (Downie *et al.*, 2025). Ces tests peuvent se faire *in situ* en comparant par exemple, l'évolution de la taille au cours du temps de deux espèces exposées à une même pression, afin de savoir quel taxon est le plus adaptable, ou en comparant l'évolution d'un trait d'une espèce à son "*trailing edge*" versus "*leading edge*" face à une même pression (paragraphe 1.4.2 ; Downie *et al.*, 2025). En milieu contrôlé, l'estimation de cette variabilité intra-spécifique est d'autant plus facilement testable qu'il est aussi possible de contrôler la part évolutive du processus en effectuant des croisements contrôlés visant à la conservation ou non de valeurs de traits au cours du temps (Ahrens *et al.*, 2020 ; Salinas *et al.*, 2019). Appliquer ces approches au

contexte de la Mer Celtique reviendrait à tester les différences spatiales dans la variabilité d'un ou plusieurs traits pour une espèce donnée. Les données disponibles via les campagnes halieutiques peuvent, par exemple, permettre d'explorer la variabilité spatiale de la taille des individus (mais aussi âge et taille à maturité pour certaines espèces) par espèce sur la zone Atlantique Nord Est. Sur la base de ces données il serait intéressant de voir si la variabilité de ces traits est différente entre le *leading edge* et *trailing edge* des espèces. Cela pourrait être complété par des expérience en laboratoire sur l'adaptabilité de ces mêmes traits, pour une sélection d'espèces, face à des pressions contrôlées. L'ensemble des résultats ainsi obtenus permettrait de développer un proxy d'adaptabilité spatialisée pour ces espèces qui pourrait être utilisé dans des modèles projectifs. Ces approches sont cependant très gourmandes en données. Des méthodes se basant sur de telles données mais propageant ces observations à un plus grand nombre de taxa dans un cadre numérique peuvent apparaître comme des compromis méthodologiques.

6.3.4 Perspectives méthodologiques

L'intégration de la variabilité intra-spécifique des traits semble souhaitable, sinon inévitable, pour tenter d'avoir un meilleur aperçu du processus de filtrage environnemental sur la structure des communautés (Palacio *et al.*, 2025). Il semble inatteignable de mesurer directement et systématiquement cette variabilité dans le cadre d'études macro-écologiques, aussi l'intégration explicite des processus liés à l'adaptabilité des compartiments biologiques dans les approches d'écologie numérique semble nécessaire. Des approches par simulation permettraient de quantifier les biais induits dans l'analyse de données ou d'estimer les patrons qui pourraient être liés à ces processus. J'ai présenté dans le paragraphe 6.2.1 des approches permettant de

quantifier ou d'intégrer la variabilité intraspécifique dans des approches par traits écologiques sans forcément l'attribuer à l'un ou l'autre des processus. Pour appréhender la variabilité passée des communautés, cela peut être suffisant. Cependant une compréhension plus mécaniste attribuant cette variabilité à l'un ou l'autre des processus est probablement nécessaire quant à des approches par projection cherchant à anticiper les changements de structure des communautés à venir. Des approches mécanistes (Caswell, 1983), voire individus-centrées (Jeltsch *et al.*, 2025) existent, prenant en compte des dynamiques évolutives ou plastiques. Des modèles spécifiques (Bluhm *et al.*, 2025) et écosystémiques incorporant une variabilité évolutive (Morell *et al.*, 2023) permettent de simuler de telles dérives des traits écologiques au sein des espèces et/ou communautés. Encore une fois, les limitations en données sont une des raisons principales de l'absence de prise en compte de cette variabilité intraspécifique au niveau des traits. Cependant, il est possible de tenter de quantifier l'incertitude associée à cette source d'erreur, faute de pouvoir mesurer cette variabilité sur des échelles spatiale, temporelle et biologique telles que celles considérées dans cette étude. Cela pourrait se faire en simulant des tirages aléatoires et/ou directionnels de valeurs de trait parmi une distribution donnée dont le mode serait la valeur moyenne précédemment utilisée. Un tirage aléatoire de ces valeurs explorerait une variabilité non associée à des processus de sélection (*e.g.* plastique ou évolutif). À l'inverse, des tirages non aléatoires intégrant une tendance temporelle de l'évolution du trait permettraient de prendre en compte la sélection de traits. Finalement, l'utilisation de ce type d'approche au sein d'un cadre de simulation pourrait permettre d'explorer des hypothèses de sélection convergente ou divergente en fonction de groupes de stratégies d'histoire de vie ou biogéographiques (Guillerme *et al.*, 2025). Bien que cette variabilité mono-spécifique des traits soit un écueil majeur quant à l'interprétation

directe de la variabilité des traits observée en macro-écologie, l'appréhension des relations mécanistes entre traits et variabilité environnementale et leurs résultantes sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes est aussi ce qui fait la force des approches fonctionnelles en écologie des communautés.

6.4 Conclusion

L'accélération des changements environnementaux associés au changement climatique entraîne déjà des bouleversements profonds de la structure des écosystèmes dont l'ampleur risque de s'amplifier au cours des décennies à venir. En milieu marin, le changement climatique entraîne une redistribution spatiale des compartiments biologiques que j'ai pu observer à l'échelle spécifique et des communautés. Ces changements en Mer Celtique ont pour le moment mené à une lusitanisation de la zone Sud Ouest et une boréalisation de la zone Nord Est. La zone Nord Est peut être considérée à l'heure actuelle comme un refuge pour les espèces boréales, refuge qui au vu des changements environnementaux à venir risque de disparaître. Cette redistribution spatiale des espèces a des conséquences sur la structure trophique de l'écosystème. Elle entraîne des changements des relations proies-prédateurs et prédateurs-compétiteurs dont les conséquences à long terme sont difficiles à anticiper. Le changement climatique a aussi des conséquences sur les flux de matières structurant ces écosystèmes, qui vont se répercuter de la base jusqu'au sommet des réseaux trophiques. L'étude des communautés à travers une approche par trait écologique a permis de souligner des changements importants de la structure d'un écosystème marin, pourtant supposé parmi les moins vulnérables (zone tempérée). Ces résultats mettent en avant notre tendance à minimiser les

conséquences actuelles du changement climatique et nos difficultés à anticiper les changements à venir.

Références

Ahrens *et al.* (2020). "Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change". In : *Ecology and Evolution* 10.1, p. 232-248.

Asch, Stock et Sarmiento (2019). "Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology". In : *Global Change Biology* 25.8, p. 2544-2559.

Bacci *et al.* (2025). "Long-term response of *Posidonia oceanica* meadow restoration at the population and plant level: implications for management decisions". In : *Restoration Ecology* 33.3, e14360.

Beck *et al.* (2022). "Lessons from linking bio- and ecological traits to stoichiometric traits in stream macroinvertebrates". In : *Ecology and Evolution* 12.12, e9605.

Bekessy, Runge, Kusmanoff, Keith et Wintle (2018). "Ask not what nature can do for you: A critique of ecosystem services as a communication strategy". In : *Biological conservation* 224. Publisher: Elsevier, p. 71-74.

Bell *et al.* (2013). "Mixed responses of tropical Pacific fisheries and aquaculture to climate change". In : *Nature Climate Change* 3.6, p. 591-599.

Bellwood, Streit, Brandl et Tebbett (2019). "The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective". In : *Functional Ecology* 33.6. Sous la dir. de Graham, p. 948-961.

Bergenius, McCormick, Meekan et Robertson (2005). "Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish". In : *Marine Biology* 147.2, p. 291-300.

Bluhm *et al.* (2025). "Establishing viable European bison metapopulations in Central Europe". In : *Biological Conservation* 305. Publisher: Elsevier, p. 111074.

Bonebrake *et al.* (2018). "Managing consequences of climate-driven species redistribution requires integration of ecology, conservation and social science". In : *Biological Reviews* 93.1, p. 284-305.

Borges, Lopes, Santos, Costa et Rosa (2022). "Impacts of climate change on the biogeography of three amnesic shellfish toxin producing diatom species". In : *Toxins* 15.1. Publisher: MDPI, p. 9.

Brosset *et al.* (2016). "Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction". In : *Royal Society Open Science* 3.10, p. 160202.

Brown *et al.* (2023). "Trait-based approaches as ecological time machines: Developing tools for reconstructing long-term variation in ecosystems". In : *Functional Ecology* 37.10, p. 2552-2569.

Browne, Calderwood, Brophy et Minto (2024). "Single-species quotas drive discards by multi-species trawlers in the Celtic Seas ecoregion when their relative abundance fluctuates". In : *ICES Journal of Marine Science* 81.9, p. 1745-1763.

Brumont (2018). "Les Normands à Terre-Neuve au xvie siècle". In : *Annales de Normandie*. T. 68. Association Les Annales de Normandie, p. 35-60.

Buonocore, Grande, Franzese et Russo (2021). "Trends and evolution in the concept of marine ecosystem services: an overview". In : *Water* 13.15. Publisher: MDPI, p. 2060.

Burkepile et Hay (2008). "Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.42, p. 16201-16206.

Cariou, Dubroca et Vogel (2020). "Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds". In : *Scientific Data* 7.1. Publisher: Nature Publishing Group UK London, p. 229.

Cariou, Dubroca, Vogel et Bez (2021). "Comparison of the spatiotemporal distribution of three flatfish species in the Seine estuary nursery grounds". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 259. Publisher: Elsevier, p. 107471.

Cashion *et al.* (2020). "Shifting seas, shifting boundaries: dynamic marine protected area designs for a changing climate". In : *PLoS One* 15.11, e0241771.

Caswell (1983). "Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences". In : *American Zoologist* 23.1. Publisher: Oxford University Press UK, p. 35-46.

Champagnat, Rivot et Le Pape (2024). "The response of marine fish population productivity to juvenile habitat modifications depends upon life histories". In : *Fish and Fisheries* 25.3, p. 508-522.

Cheung *et al.* (2010). "Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change". In : *Global Change Biology* 16.1, p. 24-35.

Chevin, Collins et Lefèvre (2013). "Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field". In : *Functional Ecology* 27.4. Sous la dir. d'Hoffmann, p. 967-979.

Dahlgren *et al.* (2006). "Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications". In : *Marine Ecology Progress Series* 312, p. 291-295.

Dawson *et al.* (2021). "The traits of "trait ecologists": An analysis of the use of trait and functional trait terminology". In : *Ecology and Evolution* 11.23, p. 16434-16445.

Day, Brind'Amour, Cresson, Chouquet et Le Bris (2021). "Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn". In : *Estuaries and Coasts* 44.4, p. 1100-1117.

Downie, Champion et Booth (2025). "Physiological Traits for Predicting Poleward Extensions in Tropical Fishes: From Lab to Management". In : *Global Change Biology* 31.4.

Emery et La Rosa (2019). "The effects of temporal variation on fitness, functional traits, and species distribution patterns". In : *Integrative and Comparative Biology* 59.3. Publisher: Oxford University Press, p. 503-516.

Estes, Tinker et Bodkin (2010). "Using Ecological Function to Develop Recovery Criteria for Depleted Species: Sea Otters and Kelp Forests in the Aleutian Archipelago". In : *Conservation Biology* 24.3, p. 852-860.

Finistère (2025). *Finistère : les sardines plus petites à cause du changement climatique, une perte de productivité pour les conserveries - ici.* ici, le média de la vie locale.

Fonseca et Cabral (2007). "Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies?" In : *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17.4, p. 545-564.

Fox, Donelson, Schunter, Ravasi et Gaitán-Espitia (2019). "Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374.1768, p. 20180174.

Frainer *et al.* (2021). "Increased functional diversity warns of ecological transition in the Arctic". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288.1948, rspb.2021.0054, 20210054.

Gallegos, Chevin, Hodgins et Monro (2025). "Predicting adaptation and evolution of plasticity from temporal environmental change". In : *Methods in Ecology and Evolution* 16.1, p. 84-96.

Garbett *et al.* (2021). "The critically endangered flapper skate (*Dipturus intermedius*): Recommendations from the first flapper skate working group meeting". In : *Marine Policy* 124. Publisher: Elsevier, p. 104367.

Gernez, Savina-Rolland, Gascuel et Travers-Trolet (2025). "Body condition decline in Western European fishes". In : *Marine Environmental Research*. Publisher: Elsevier, p. 107428.

Gibert, Debat et Ghalambor (2019). "Phenotypic plasticity, global change, and the speed of adaptive evolution". In : *Current opinion in insect science* 35. Publisher: Elsevier, p. 34-40.

Gislason, Daan, Rice et Pope (2010). "Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish". In : *Fish and Fisheries* 11.2, p. 149-158.

González-Trujillo *et al.* (2025). "Trophic convergence of marine vertebrate communities worldwide". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 122.17.

Gravel, Albouy et Thuiller (2016). "The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.1694, p. 20150268.

Green, Brookson, Hardy et Crowder (2022). "Trait-based approaches to global change ecology: moving from description to prediction". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289.1971, p. 20220071.

Guillerme, Cardoso, Jørgensen, Mammola et Matthews (2025). "The what, how, and why of trait-based analyses in ecology". In : *Ecography* 2025.7, e07580.

Hayes *et al.* (2024). "Ecological generalism and physiology mediate fish biogeographic ranges under ocean warming". In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 291.2015, p. 20232206.

Hutchins et Capone (2022). "The marine nitrogen cycle: new developments and global change". In : *Nature Reviews Microbiology* 20.7, p. 401-414.

Jax (2005). "Function and "functioning" in ecology: what does it mean?" In : *Oikos* 111.3, p. 641-648.

Jeltsch *et al.* (2025). "The need for an individual-based global change ecology". In : *Individual-based Ecology* 1. Publisher: Pensoft Publishers, e148200.

Kadykalo *et al.* (2019). "Disentangling 'ecosystem services' and 'nature's contributions to people'". In : *Ecosystems and People* 15.1, p. 269-287.

Karp *et al.* (2025). "Applications of species distribution modeling and future needs to support marine resource management". In : *ICES Journal of Marine Science* 82.3, fsaf024.

Keppeler, Montaña et Winemiller (2020). "The relationship between trophic level and body size in fishes depends on functional traits". In : *Ecological Monographs* 90.4, e01415.

Leduc, Da Silva et Rosenfeld (2015). "Effects of species vs. functional diversity: Understanding the roles of complementarity and competition on ecosystem function in a tropical stream fish assemblage". In : *Ecological Indicators* 48, p. 627-635.

Levis et Pfennig (2016). "Evaluating 'plasticity-first'evolution in nature: key criteria and empirical approaches". In : *Trends in ecology & evolution* 31.7. Publisher: Elsevier, p. 563-574.

Lowerre-Barbieri, Ganias, Saborido-Rey, Murua et Hunter (2011). "Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods". In : *Marine and Coastal Fisheries* 3.1, p. 71-91.

Madin *et al.* (2023). "Selecting coral species for reef restoration". In : *Journal of Applied Ecology* 60.8, p. 1537-1544.

Marchessaux *et al.* (2023). "Invasive blue crabs and small-scale fisheries in the Mediterranean sea: Local ecological knowledge, impacts and future management". In : *Marine Policy* 148. Publisher: Elsevier, p. 105461.

Martin, Pearson, Saba et Olsen (2021). "Integral functions of marine vertebrates in the ocean carbon cycle and climate change mitigation". In : *One Earth* 4.5, p. 680-693.

Martinho *et al.* (2009). "Environmental effects on the recruitment variability of nursery species". In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83.4. Publisher: Elsevier, p. 460-468.

Matić-Skoko *et al.* (2022). "Effects of Interannual Environmental Changes on Juvenile Fish Settlement in Coastal Nurseries: The Case of the Adriatic Sea". In : *Frontiers in marine science* 9. Publisher: Frontiers Media SA, p. 849092.

McMahon, Morand et Gray (2018). "Ecosystem change and zoonoses in the Anthropocene". In : *Zoonoses and Public Health* 65.7, p. 755-765.

Merilä et Hendry (2014). "Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence". In : *Evolutionary Applications* 7.1, p. 1-14.

Meunier *et al.* (2017). "From elements to function: toward unifying ecological stoichiometry and trait-based ecology". In : *Frontiers in Environmental Science* 5, p. 18.

Mlambo (2014). "Not all traits are 'functional': insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research". In : *Biodiversity and Conservation* 23.3, p. 781-790.

Moody *et al.* (2025). "Linking functional responses and effects with stoichiometric traits". In : *Ecology* 106.4, e70080.

Morell, Shin, Barrier, Travers-Trolet et Ernande (2023). "Ev-OSMOSE: An eco-genetic marine ecosystem model". In : *BioRxiv*, p. 2023-02.

Mouillot, Graham, Villéger, Mason et Bellwood (2013). "A functional approach reveals community responses to disturbances". In : *Trends in ecology & evolution* 28.3. Publisher: Elsevier, p. 167-177.

Mustika, Ichsan et Booth (2020). "The economic value of shark and ray tourism in Indonesia and its role in delivering conservation outcomes". In : *Frontiers in Marine Science* 7, p. 261.

Nagelkerken, Goldenberg, Ferreira, Ullah et Connell (2020). "Trophic pyramids reorganize when food web architecture fails to adjust to ocean change". In : *Science* 369.6505, p. 829-832.

O'Connor *et al.* (2021). "Balancing conservation priorities for nature and for people in Europe". In : *Science* 372.6544, p. 856-860.

Otero, Álvarez-Salgado et Bode (2020). "Phytoplankton diversity effect on ecosystem functioning in a coastal upwelling system". In : *Frontiers in Marine Science* 7, p. 592255.
Palacio *et al.* (2025). "Integrating intraspecific trait variability in functional diversity: An overview of methods and a guide for ecologists". In : *Ecological Monographs* 95.2, e70024.
Pigliucci (2005). "Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?" In : *Trends in ecology & evolution* 20.9. Publisher: Elsevier, p. 481-486.
Pool, Grenouillet et Villéger (2014). "Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities". In : *Diversity and Distributions* 20.11. Sous la dir. de Ricciardi, p. 1235-1244.
Pörtner et Peck (2010). "Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding". In : *Journal of Fish Biology* 77.8, p. 1745-1779.
Ridder (2008). "Questioning the ecosystem services argument for biodiversity conservation". In : *Biodiversity and Conservation* 17.4, p. 781-790.
Ripple et Beschta (2012). "Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction". In : *Biological Conservation* 145.1. Publisher: Elsevier, p. 205-213.
Saba *et al.* (2021). "Toward a better understanding of fish-based contribution to ocean carbon flux". In : *Limnology and Oceanography* 66.5, p. 1639-1664.
Salinas, Irvine, Schertzing, Golden et Munch (2019). "Trait variation in extreme thermal environments under constant and fluctuating temperatures". In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374.1768, p. 20180177.
Schiettekatte *et al.* (2020). "Nutrient limitation, bioenergetics and stoichiometry: A new model to predict elemental fluxes mediated by fishes". In : *Functional Ecology* 34.9. Sous la dir. d'El-Sabaawi, p. 1857-1869.
Siefert et Laughlin (2023). "Estimating the net effect of functional traits on fitness across species and environments". In : *Methods in Ecology and Evolution* 14.4, p. 1035-1048.
Srivastava, Lafond et Griess (2019). "Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management." In : *CABI Reviews*, p. 1-13.
Stige, Hunsicker, Bailey, Yaragina et Hunt Jr (2013). "Predicting fish recruitment from juvenile abundance and environmental indices". In : *Marine Ecology Progress Series* 480, p. 245-261.
Thompson et Rog (2019). "Beyond ecosystem services: using charismatic megafauna as flagship species for mangrove forest conservation". In : *Environmental Science & Policy* 102. Publisher: Elsevier, p. 9-17.
Trackenberg *et al.* (2024). "Are nursery approaches maturing in their application to US fisheries management?" In : *BioScience* 74.2, p. 86-96.
Villéger, Brosse, Mouchet, Mouillot et Vanni (2017). "Functional ecology of fish: current approaches and future challenges". In : *Aquatic Sciences* 79.4, p. 783-801.
Violle *et al.* (2007). "Let the concept of trait be functional!" In : *Oikos* 116.5, p. 882-892.
Wellstein, Schröder, Reineking et Zimmermann (2011). "Understanding species and community response to environmental change–a functional trait perspective". In : *Agriculture, ecosystems & environment* 145.1. Publisher: Elsevier, p. 1-4.
Welti *et al.* (2017). "Bridging food webs, ecosystem metabolism, and biogeochemistry using ecological stoichiometry theory". In : *Frontiers in microbiology* 8, p. 1298.

Whitney, Cheung et Ban (2023). "Considering the implications of climate-induced species range shifts in marine protected areas planning". In : *FACETS* 8. Sous la dir. de Favaro, p. 1-10.

Williams, Hochet-Kibongui et Nauen (2005). "Genre, pêche et aquaculture: Capital social et connaissances pour la transition vers l'utilisation durable des écosystèmes aquatiques". In.

Wilson, Tittensor, Worm et Lotze (2020). "Incorporating climate change adaptation into marine protected area planning". In : *Global Change Biology* 26.6, p. 3251-3267.

Xu *et al.* (2023). "Plastic responses lead to increased neurotoxin production in the diatom *Pseudo-nitzschia* under ocean warming and acidification". In : *The ISME Journal* 17.4. Publisher: Nature Publishing Group, p. 525-536.

Zhao, Gaines, García Molinos, Zhang et Xu (2022). "Climate change and fishing are pulling the functional diversity of the world's largest marine fisheries to opposite extremes". In : *Global Ecology and Biogeography* 31.8, p. 1616-1629.

Chapitre 7

Annexe 1

Distinct fish and cephalopods community responses to climate change

Authors

Morgane Amelot[1,2], Marianne Robert [2], Dorothée Kopp[2], Maud Mouchet[1]

Corresponding author: morgane.amelot@mnhn.fr

Affiliations

[1]Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, Paris, France

[2]DECOD, L'Institut Agro, IFREMER, INRAE, Lorient, France.

Keywords

Ecological traits, Boreal, Lusitanian, life-history strategy, turn-over beta diversity

Abstract

By impacting environmental conditions, global change lead to functional re-organization of biological communities within ecosystems. This study explicitly explored the relationships between ecological traits and environmental changes. Using long-term abundance data from a 28-year fishing survey in the Celtic Sea, we examined spatio-temporal variations of four categories of ecological traits (habitat, growth, reproduction, and diet) across 194 taxa from two taxonomic groups: fish and cephalopods. A spatio-temporal partition of ecological traits was observed, following biogeographic (lusitanian-boreal) and life-history (*r*-*K* strategies) gradients. This partition was predominantly driven by an increase in abundance of *r*-lusitanian in one area and *K*-boreal fish species in another area of the Celtic Sea, while cephalopods did not exhibit analogous trends. These findings underscore the need to acknowledge the unique ecological characteristics between taxonomical groups in order to understand current and future responses of communities to climate change. Structuring environmental variables such as depth and salinity had strong impacts on the spatio-temporal partitioning of ecological traits . Climate change, through primary production and temperature variations, had a strong relationship with spatio-temporal variability in growth- and diet- related ecological traits.

1. Introduction

A species' distribution, either on lands or in the oceans, is not random. Instead, it is determined by its potential ecological niche - the set of abiotic (Grinnel, 1924) and biotic (Elton, 1927) conditions, that will allow a species to survive and reproduce. This ecological niche required morphological and physiological adaptations that enable the species to thrive in a given habitat (Gatz, 1981, Pörtner *et al*., 2010). Accordingly, a species' ecological niche can be conceptualized as a functional space whose dimensions are delineated by a combination of the species' ecological traits (Patten & Auble, 1981, Pocheville, 2015). Ecological traits are defined as "Any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organization." (Violle *et al*., 2007).

The study of ecological traits has proven to be a performing approach for understanding marine species community structure. Global patterns in both life history and feeding-related traits have been evidenced in marine environment (Chust *et al*., 2024, Beukhof *et al*., 2019, Beukhof Gonzalez-Trujillo *et al*., 2025). Ecological trait variability might be indicator of ecosystem vulnerability to climate change (Martini *et al*., 2021, Auber *et al*., 2022). Although studying different traits simultaneously might provide a more extensive understanding of ecosystem structure, trait expected responses to climate change are not all caused by the same processes (Guillerme *et al*., 2025). Considering the dynamics of ecological traits in isolation, offered much more opportunities for straightforward interpretation of the mechanisms involved in their response to environmental change (Vandewalle *et al*., 2010).

Global change affecting environmental conditions in a specific area, may result in the re-organization of communities' trait structure (Frainer *et al*., 2021). It is anticipated that certain categories of traits will be more responsive, or will respond faster, to climate change and to global warming in particular (Villéger *et al*., 2017, Martini *et al*., 2021). Habitat traits related to species' preferred thermal, salinity, pH or oxygen niches, would be directly impacted by a change in environmental conditions (Curie & Evans, 2020). If the temperature of a given place starts to exceed the maximal temperature tolerated by a species, the species will have to adapt, flee or disappear. Growth and reproduction traits are linked to metabolic feedbacks, which in turn trigger species movements to enable them to find their optimal temperature and metabolic rate (Kelley *et al*., 2018, Curie & Evans, 2020, Huang *et al*., 2021). Finally, diet is conditioned by species-specific optimal metabolic rates, as well as prey-predator and predator-competitor interactions (Kelley *et al*., 2018, Curie & Evans, Martini *et al*., 2021).

The structure of various communities can be compared using ecological trait gradients, such as life-history strategy gradients (*e.g. r*/*K selection theory*) (Kortsch *et al*., 2015, Bernardo *et al*., 2024). The dominating life-history within a community may differ according to biogeographic patterns (Beukhof *et al*., 2019, McLean *et al*., 2021). In this study, we assumed that both the biogeographical pattern and strategy gradient converge towards a unified *r*-lower latitude and *K*-higher latitude gradient (hereafter named "biogeographical functional gradient") in the Celtic Sea. Indeed, higher latitude communities are usually characterized by a predominance of *K*-strategy over *r*-strategy, in contrast to lower latitude communities. Specifically, *K*-strategy species are commonly associated to the following ecological trait values: lower growth rate, higher maximum length, length and age at maturity, offspring size and trophic level and lower fecundity traits values (Frainer *et al*., 2017, Pecuchet *et al*., 2017, Beukhof *et al*., 2019, Chust *et al*., 2024).

In the Celtic Sea — a transitional zone between boreal and lusitanian biogeographic regions — Receveur *et al*. (2024) reported an increase in *K*-strategy species, while Mérillet *et al*. (2021) identified a spatial structuring in the distribution of *r*- and *K*-strategy species. These studies have contributed to a better understanding of the region's functional dynamics. However, they did not quantify the relationships between specific ecological traits and environmental variability. The influence of fishing effort and other environmental factors on traits sensitive to fishing pressure has been previously investigated in the area (Mérillet *et al*., 2019), environmental variables were evidenced to play a significant role in shaping the distribution of such traits. To further investigate the impact of environmental variables associated with climate change on the structure of the Celtic Sea community, we propose exploring their relationship with ecological traits specifically expected to be sensitive to these variations. We expect that global change will lead to an increased prevalence of low-latitude-like ecological trait values in the Celtic Sea (Cheung *et al*., 2012, Nagelkerken *et al*., 2023). *r*-strategy trait values, *i.e.* characterized by rapid growth and high reproductive output, are projected to exhibit greater resilience to long-term environmental pressures due to their substantial adaptive capacity (Bates *et al*., 2014, Huang *et al*., 2024). Similar shifts, *i.e.* associating general tropicalization process to increasing *r*-strategy value, are already ongoing in many marine ecosystems (Chust *et al*., 2024).

Most studies on the functional structure of marine communities focus on fish species only (teleosts and chondrichtyans; Frainer *et al*., 2017, Beukhof *et al*., 2019, Receveur *et al*., 2024), excluding an important part of the community. Invertebrate species are expected to play an increasingly prominent role in marine communities and commercial fisheries (Rodhouse *et a*l., 2014; Caddy & Rodhouse, 1998; Hare *et al*., 2016). However, the assessment of invertebrate biodiversity and its ecological role remains constrained by limited data availability, as many taxa are not sampled

as systematically or frequently than fish in scientific surveys. A notable exception is demersal cephalopod communities, which are systematically sampled through standardized bottom trawl surveys (Auber *et al*., 2023). Few studies, such as Mérillet *et al*. (2021), have analyzed fish and cephalopods together, which limits the ability to detect taxon-specific signals, with fish signals potentially overriding those of cephalopods. Here, we consider fish and cephalopod species separately to better acknowledge the contrast in their life-history strategies and its consequences on their relative sensitivity to climate change.

This study aims at revealing the spatio-temporal changes in community structure of the Celtic Sea (Figure 1). First, we classified ecological traits along the *r*-*K* strategy and the boreal-lusitanian gradients (Figure 1, A). As previously stated, in the North East Atlantic, a strong relationship between *r*-*K* and boreal-lusitanian gradients has been established (Beukhof *et al*., 2019, McLean *et al*., 2021, Receveur *et al*., 2024). Accordingly, we have grouped these two gradients in our interpretations of the community dynamics at play. Then, we made hypothesis on species sensitivity to environmental change and potential mobility according to their position along this *r*-*K* gradient t and their taxa (Figure 1, B, Appendix 1). We used the past distribution of the main environmental variables in the Celtic Sea and their variability over the last 28 years to identify areas that might be most exposed to changes in community structure (Figure 1, C). In particular, changes occurred for temperature and primary production during this period. Contrasted patterns demonstrated an increase in temperature in the deeper and southern area, and a decrease in temperature in the central area while an overall decrease in primary production occurred in the whole area (Figure 1, C). Finally, based on all the previous steps, we formulated hypotheses about the distribution of ecological traits in the past and their expected variability during the last 28 years (Figure 1, D). We expected most of the changes associated with an increase in lusitanian or *r*-strategy trait dominance to occur in the southern and western regions, while changes linked to a rise in boreal or *K*-strategy trait dominance were expected to take place primarily in the northern and eastern regions. Based on this conceptual framework, we tried (1) to understand the spatio-temporal re-organization of ecological traits at a fine scale, (2) to identify whether these re-organizations were caused by species gains or losses, by quantifying the temporal turnover in species occurrence and abundance, and (3) to assess each ecological trait response to environmental change and its relevance to track global change impacts.

2.Material and Methods

2.1. Ecological traits data

Ecological traits related to four biological processes impacted by climate change: reproduction, growth, diet and habitat preference, were selected in this study based on literature (Boucek & Rehage, 2014, Frainer *et al*., 2017, Henrique *et al*., 2017, Beukhof *et al*., 2019, Trindade Santos *et al*., 2020, Frainer *et al*., 2021, Zhao *et al*., 2022). For fish, traits were estimated based on FishLife package inferences (Froese & Pauly, 2024). For cephalopods, traits values were obtained from Sealifebase (Palomares & Pauly, 2019) and literature (Guerra & Rocha, 1994, Lapthikovsky, 2001, Lordan *et al*., 2001, Barrat *et al*., 2007, Quetglas *et al*., 2010, Cuccu *et al*., 2011, Cuccu *et al*., 2013, Salman *et al*., 2015, Gras *et al*., 2016, Šifner *et al*., 2018). We try to estimate a total of 20 traits based on this literature review for all species of fish and cephalopods. Information on cephalopods ecological traits was sparse and the number of traits was reduced (when less than 75% of traits data was available). From these sets of traits, a selection of 9 traits for fish (*i.e.* preferred mean temperature, preferred salinity range, preferred maximum depth, growth rate, maximum body length, age at maturity, fecundity, offspring size and trophic level) and 7 for cephalopods (*i.e.* preferred mean temperature, preferred temperature range, preferred maximum depth, maximum length, length at maturity, fecundity and trophic level) was done to remove correlated ecological traits but keep at least one trait for each categories identified (Appendix 1, Appendix 2). This selection process was based on Spearman correlation coefficient (threshold value 0.7). Cephalopods and fish were not grouped together while running community analysis. Aggregation of different taxa traits information are made challenging by the strong differences in their ecomorphology and trait measurement methods (*e.g*. size is usually estimated with the mantle length for cephalopods and the total length for fish)

2.2. Species abundance data

Species abundances were retrieved from the EVHOE (EValuation des ressources Halieutiques de l'Ouest de l'Europe) campaign data from 1997 to 2021 (Laffargue *et al*., 2022). These annual surveys took place from november to december. They collected information on demersal fish and cephalopod stock with a GOV (Grande Ouverture Verticale) demersal trawl which was towed for 30 min at a mean speed of 3.5 knots by R/V Thalassa as a part of the International Bottom Trawl Survey (Appendix 3).

178 fish and 18 cephalopod taxa were used for trait variability analysis as data on their abundance were available. Species relative abundance by fishing hauls (hereafter ‘station’) were calculated as the number of individual by hauls divided by the trawled area.

2.3. Environmental data

Environmental variables including temperature, salinity, depth, primary production and pH were extracted from Copernicus (https://doi.org/10.48670/moi-00056, https://doi.org/10.48670/moi-00059) over the studied period, and substrate type from EMODNET (Vasquez *et al*., 2023). Minimum, maximum, mean and median values were estimated for two time periods. The first was an 'immediate' time snapshot of the last quarter of the year, aligned with the annual EVHOE survey when abundance data were collected. This period is expected to reflect the short-term response of communities to abiotic conditions, and hence habitat preferences and diet. The second period, based on an annual scale, was considered to integrate longer term responses to abiotic conditions such as growth, reproduction and trophic interactions.

2.4. Analysis

The aforementioned data resulted in three databases, the abundance database containing yearly abundance estimation per station , the trait database containing ecological trait values (averaged) by species and the environmental database containing yearly environmental variable estimations at two time scales per station.

The first aim of our study was to identify converging patterns of changes in ecological traits in communities. Community Weighted Means (CWM) of ecological traits are used as tool to estimate how environment impacts species functional strategies, (Muscarella & Uriarte, 2016). Studying changes in CWM allows to track spatio-temporal variations in community structure, driven by (1) the ability of species to cope with changing environmental conditions, and (2) the ability of species to move when environmental conditions fall outside their environmental niches. CWM were calculated for each trait and station, by year and taxa based on the 'trait database' and 'abundance database' (Appendix 4). CWM were calculated using *dbFD()* function from *FD* package (Laliberté & Legendre, 2010, Laliberté *et al*., 2014).

A grid of 31 rectangles was defined to get the best compromise between spatial and temporal resolution to analyze CWM spatio-temporal trends (Appendix 3) .First, we analyzed temporal variability in CWM values. CWM temporal trends were identified by fitting one linear model for each rectangle of the grid. We used multiple linear regressions and compared our results across space. To account for multiple comparison bias, significance thresholds for *p-values* were estimated using the Bonferroni correction (Jafari & Ansari-Pour, 2018), with an adjusted *p-value* threshold of 0.05.

Finally, to identify converging patterns in CWM changes , we used a k-means clustering approach to cluster rectangles sharing similar patterns across the different CWM temporal trends. The

optimal number of clusters was determined using the *fviz_nbclust()* function from the *factoextra* package (10.32614/CRAN.package.factoextra), before clustering using the *kmeans()* function. The reason for these variations in space and time is still not known. These variations may result from either species gains or losses. To determine which of these two trends is driving the observed patterns, dissimilarity indices were computed: the Jaccard index was applied to occurrence data, while the Ruzicka index was used for abundance data (Legendre, 2014; Legendre, 2019).The dissimilarity index chosen(see equation 1), assesses how much the composition of a community changes between two time points. Specifically, the Ruzicka index is the ratio of (B) the total abundance of species that are higher in the first period than in the second (species losses) and (C) the total abundance of species that are higher in the second period than in the first (species gains), over the total abundance of species common to both time periods (A) plus the gains (C) and losses (B):

$$D = (B + C)/(A + B + C) \qquad \text{(eq. 1)}$$

The Jaccard index applies to species presence-absence data. These indices ranges from 0 (no turnover) to 1 (complete turnover). Dissimilarity values from the first five years of the survey (*i.e.* 1997-2001) were compared to the four following time steps of the time series (i.e. 2002-2006; 2007-2011 ; 2012-2016 ; 2018-2021). We assumed that a shift in community composition would be associated to CWMs varying over time. A turnover driven by species gains, along with an increased presence of *r*-like/lusitanian traits, would be indicative of a lusitanization of the community. Likewise, species gains associated with an increase in *K*-like/boreal trait value would be related to borealization. Conversely, changes in community composition resulting from species loss and a decline in *r*-like/lusitanian trait value would suggest a delusitanization of the community, while a decrease in *K*-like/boreal trait value would be driven by a deborealization process. The analysis was conducted using *TBI()* function from *adespatial* package (Dray *et al*., 2016).

Finally, we looked for abiotic and biotic drivers of CWM changes using a spatialized Random Forest to account for an expected spatial autocorrelation. The objective was to assess the relative contribution of the different environmental variables to spatio-temporal changes of CWMs (each CWM being the response variable).

Regarding explanatory variables, we applied a selection procedure before running Random Forest to keep the best combination of explanatory variables among our 34 environmental variables for each model (thus each CWM), using function *select07()* from package *mecofun* (Zurell *et al*., 2012, Zurell *et al*., 2018). The *select07()* function fits generalized linear model to each environmental variable individually to assess their individual contribution to the CWM and runs Spearman correlation test to exclude correlated explanatory variables (threshold rho<0.7).

First, the distance between each station was calculated using the geodesic distance from the *geodist()* function from the geodist package (Padgham *et al*., 2021). The spatial and non-spatial models were executed using the *rf()* and *rf_spatial()* functions respectively from the spatialRF package (Marvin & Ziegler, 2017; Benito, 2021), with a distance threshold of: 0; 10,000; 25,000; 50,000; 100,000, and 250,000. Subsequently, the tuning optimization of the spatial and non-spatial Random Forests was executed using the *rf_tuning()* function from the spatialRF package (Wright & Ziegler, 2017; Benito, 2021). The spatialized Random Forest models were selected if residuals were spatially correlated and non spatialized one in the opposite case. Random Forests provided estimations over several runs of the model (here, we set up n=30) of the environmental variable (for spatial and non-spatial Random Forests) and the spatial predictor (for spatial Random Forests only). These estimations included the relative contribution, reaction curves, and local contribution for each selected environmental variable by CWM.

All analysis were conducted on R (R Core Team, 2020).

3. Results

3.1. Spatio-temporal structure in trait variability and processes

Two spatially distinct clusters were obtained for fish species, the first one included the northern and more coastal rectangles while the second one included the rectangles located in the deep and southern areas (Figure 2A). In terms of ecological trait patterns, the first cluster was characterized by significant increases in age at maturity (2 over 17 rectangles, slope= 0.02; slope=0.02), trophic level (1 over 17 rectangles, slope=0.01) and maximum depth (2 over 17 rectangles, slope=19.78; slope=47.70), and significant decrease in growth rate (1 over 17 rectangles, slope=-0.02) over the time series. All trends in cluster 1 indicated either an increase in *K*-strategy/boreal species abundances either a decrease in *r*-strategy/lusitanian species abundances. The second cluster was characterized by significant decreases in maximum body length (7 over 14, slope = -1.87 ; slope = -1.62 ; slope = -1.17; slope = -2.71 ; slope = -2.43 ; slope = -3.26 ; slope = -2.77), age at maturity (7 over 14, slope = -0.01 ; slope = -0.02 ; slope = -0.01; slope = -0.02; slope = -0.02; slope = -0.02; slope = -0.01), fecundity (4 over 14, slope = -0.05 ; slope = -0.04; slope = -0.09; slope = -0.08),

255 trophic level (6 over 14, slope = -0.02 ; slope = -0.01; slope = -0.02; slope = -0.02 ; slope = -
256 0.03 ; slope = -0.02), maximum depth (2 over 14, slope = -35.11 ; slope = -41.22) and an increase
257 in mean temperature (1 over 14, slope = 0.03). Apart from the decrease in fecundity all of those
258 trends indicated either a decrease in *K*-strategy/boreal species abundances either an increase in *r*-
259 strategy/lusitanian species abundances in cluster 2.
260
261 In terms of fish turnover, the dissimilarity index showed a significant increase in community
262 abundance between part of time periods for both clusters(Table 1), and a significant increase in
263 new species occurrence during the last time step for cluster 1 (Table 1). It showed that all cluster
264 changes were mainly related to lusitanization for communities in cluster 1 and borealization for
265 communitiess in cluster 2 (Table 1).
266
267 Regarding cephalopods, three clusters were obtained (Figure 2B). The first cluster included the
268 rectangles closest to the coast, as well as some rectangles in the south and center of the Celtic Sea.
269 The observed trends integrated decreases in maximum body length (2 out of 17, slope = -0.72;
270 slope = -1.20), trophic level (1 out of 17, slope = -0.02), mean temperature (1 out of 17, slope =
271 -0.10) and an increase in maximum depth (1 out of 17 slope = 6.97) The second cluster included
272 most of the deep areas as well as some central points and exhibited only a significant decrease in
273 mean preferred temperature (1 out of 13, slope = -0.10). The third cluster, by contrast, was
274 constituted of a single rectangle in the extreme southern region of the area and exhibited a
275 substantial increase in length at maturity (slope = 0.26). The trends observed in the CWM of
276 cephalopods suggested an increase in *r*-strategy life history traits, along with an increase in boreal-
277 like habitat traits. This revealed an inverse association between the life-history gradient and the
278 biogeographic pattern, contrasting with the pattern observed in fish. For cephalopods, the
279 dissimilarity index primarily evidenced gains in species abundance over time (Table 1), as well as
280 some gains in species occurrence for cluster 1 (Table 1).

281 3.2. Environmental drivers

282 Most CWM-environment relationships exhibited spatial autocorrelation in their residuals, leading
283 to the selection of spatialized Random Forest models—except for fish fecundity, salinity range
284 and mean temperature, as well as cephalopod mean temperature (Figure 3). When applying
285 spatialized Random Forest models to assess the relationship between each station-level CWM and
286 environmental variables, depth, salinity, and spatial predictors emerged as the primary drivers of
287 variation in most ecological traits of fish and cephalopods (Figure 3). Random Forest models to
288 explore the relationship between each CWM (by station) and environmental variables.

For most of fish CWM, the observed response curves for depth were coherent t with a *r*-*K* gradient following a coastal-offshore gradient. High maximum depth and low salinity range, low growth rate and fecundity, high age at maturity and offspring size CWM values, were associated to high absolute value of depth (offshore) (Appendix 5, Figures 2-3, 5-8). These observed patterns indicated a shift toward higher *r*-associated trait values—and thus a decline in *K*-associated traits—as one moves closer to the coast. The contrary applied to cephalopods CWM high maximum body length and trophic level and low fecundity were associated to low absolute value of depth (coastal) (Appendix 5, Figure 13, 15, 16).

Spatio-temporal analysis of CWM trend clustering revealed temporal variations in fish trait CWMs. These variations could not be explained by fixed spatial predictors or depth alone. Instead, temporally varying environmental factors accounted for part of the observed temporal variability in traits such as maximum body length, age at maturity, and trophic level, and likely contributed to community reorganization within clusters. For instance, maximum body length CWM values declined over time in Cluster 1, while minimum seasonal temperature and maximum annual primary production increased (Appendix 5, Figure 4). Similarly, trophic level CWM values decreased with increasing minimum seasonal temperature, again with the strongest contribution in Cluster 1 (Appendix 5, Figure 9). In contrast, age at maturity CWM values increased in response to rising minimum annual temperature and decreasing minimum seasonal primary production, with temperature exerting the greatest influence in Cluster 2 (Appendix 5, Figure 6). Substrate emerged as one of the top five predictors only for fish growth rate, cephalopod maximum body length and temperature range (Figure 3). Lastly, pH was among the top five predictors for fish trophic level and maximum depth, but not for any cephalopod trait CWMs (Figure 3).

4. Discussion

4.1. Questioning past and future spatial community trait structure in the Celtic Sea

Despite the relatively short time series available to assess climate change impacts and the moderate spatial extent of the study area, distinct spatial patterns in fish community structure variability were identified. A clear North-East/South-West gradient in trait variability was observed, consistent with the *K*–boreal to *r*–lusitanian gradient previously documented across the North-East Atlantic (Frainer *et al*., 2017; Beukhof *et al*., 2019).

Our results indicate that local community changes in areas that are characterized by opposite trends in trait dominance were primarily driven by increases in species abundance rather than by increasing species richness. These abundance increases in regions with divergent trait dynamics likely result from at least two major processes. First, climate-driven shifts in species distributions

are leading to a global redistribution of species abundance (Le Luherne *et al*., 2024). Although such redistribution is projected to cause global declines in marine species abundance (Lötze *et al*., 2019; Blanchard & Novaglio, 2024), biomass increases are expected in certain mid- and high-latitude ecosystems (Pecuchet *et al*., 2020), largely due to the proliferation of generalist species. These species are considered more resilient than specialists at the community level. Similarly, at the individual level, generalist individuals tend to display greater adaptative capacity to variations in environmental conditions than their specialist counterparts (Monaco et al., 2020; Sanchez-Hernandez et al., 2021; Amelot et al., 2023). In the Celtic Sea, this could result in higher biomass over intermediate timescales, albeit accompanied by simplified trophic interactions and community structures. Second, a decrease in fishing pressure over recent decades has contributed to stock rebuilding in the region (Hernvann & Gascuel, 2020). Following overexploitation during the second half of the 20th century, this reduction in fishing pressure has had a substantial impact on biomass trends in the early 21st century, although these trends may now be stabilizing (Hernvann & Gascuel, 2020; Kempf *et al*., 2022). Additionally, the phenomenon of borealization has been observed in the central eastern part of the study area, stretching from the west coast of Devon (UK) to Brittany (France). This region hosts the most intense upwelling in the Celtic Sea (Salois *et al*., 2022). Upwelling zones are often considered potential climate change refugia, as they buffer against extreme warming events (Angeles-Gonzalez *et al*., 2024)

4.2. Environmental filtering of community structure

Trends in traits were predominantly driven by spatial predictors depth and salinity. Our findings indicated a strong spatial partition in CWM distributions, as well as an important contribution of depth and salinity to these distributions. These variables are related to habitat features and, as such, are likely to be the result of a strong coastal-offshore gradient in the Celtic Sea. The coastal-offshore gradient is expected to have effects on all categories of traits considered in this study. First, the relationship between spatial patterns in reproductive traits and the coastal-offshore habitat gradient may be caused by the presence of species with high fecundity and small offspring size in shallower, *i.e*. more productive, environments allowing them to meet their high nutritional requirements (Malcom *et al*., 2010, Drazen & Haedrich, 2012; Pecuchet *et al*., 2017). Therefore, it is anticipated that most species will be more frequently observed in coastal areas during the reproductive period and the growth period of the juveniles, as such phenological shift in reproductive period might caused shifts in reproductive trait value over time in coastal areas (Fonseca & Cabral, 2007, Lowerre-Barbieri *et al*., 2011). However, the knowledge of most fish reproductive cycles is, at best, fragmented (Lowerre-Barbieri *et al*., 2011). In addition, identifying specific reproductive cycles, among the hundreds of species in our study, that could explain the

observed reproductive pattern in the last quarter of the year was out of scope. Second, relationships between growth and depth, depicted by a higher growth rate in shallower areas and a higher age at maturity in deeper waters, could be explained by lower metabolic rates associated to depth (Drazen & Seibel, 2007). The impact of depth on trait diversity has been demonstrated in multiple ecosystems (Mindel *et al*., 2016, Yeager *et al*., 2017, Cure *et al*., 2021). Our findings corroborate the prevailing view that, for now, depth has a greater impact on community structure than climate change. Third, the relationship between trophic traits and depth aligns with the same hypothesis proposed for growth traits—namely, that larger species are typically associated with higher trophic levels (Romanuk *et al*., 2011). Fourth, the habitat traits considered in this study are closely linked to the depth gradient: maximum depth served as a proxy for species' depth preferences, while salinity range generally reflected the coastal-offshore gradient.

4.3. Temporal scaling of environmental variables matters when studying community structure

Our findings show spatial partition and temporal divergence in environmental variables impacted by climate change, such as temperature and primary production, in relation to fish growth and trophic traits. As such, these categories of trait might be more pertinent to track climate change impact on community structure, than habitat preference and reproduction. In this regard, both seasonal and annual patterns are of crucial importance. Concerning primary production, the different time lags resulted in contrasting responses of ecological traits. Specifically, there was an increase in *r*-like trait values, *i.e.* low trophic level and maximum body length values associated with increased annual primary production. Conversely, increases in seasonal primary production values were associated with increases in *K*-like trait values of age at maturity. The majority of studies in this field have considered only one time lag when analyzing community assemblages, despite the fact that functional processes can vary over time (Bernardo *et al*., 2024, Mérillet *et al*., 2020). In our case, the integration of two time lags for primary production has revealed both intermediate-term positive impacts on *r*-like trait value (annual primary production) and short-term positive impacts on *K*-like trait value (seasonal primary production). This is relatively surprising if we consider that species with *r*-like trait values generally occupy lower trophic levels (Jayasinghe *et al*., 2015). Consequently, they should benefit first from trophic transfers originating from high primary productivity. Longer time periods might be required to observe changes in primary production impacts on higher trophic levels (Gascuel *et al*., 2008). However, the type of biological responses related to change in primary production might also differ along the *r*-*K* gradient. *K* species might respond slower than *r* species through adaptation or mortality but faster through mobility. The short term impact of primary production observed for *K*-like species could

indicate an aggregation in productive areas, suggesting that they may be feeding or reproducing during the fourth quarter of the year (Sagarese *et al*., 2014, Gandra *et al*., 2024). It highlighted the need to better understand and study the expected timing of biological responses (*e.g.* species' range shift, see below) caused by environmental variability related to climate change (Abbott *et al.*, 1995, Pörtner & Peck, 2010).

Despite being described as one of the most significant environmental variables affecting fish at the individual level with regard to metabolism (Alfonso *et al*., 2021, McKenzie & Geoffroy, 2021), temperature appears to have a lesser impact at the community level, like primary production. However, the spatial structuring of trait variability still appears to indicate a North-East/South-West pattern, as depicted by the boreal-lusitanian gradient that follows large-scale temperature patterns (Receveur *et al*., 2024). Differences in ecological trait responses to temperature variations were found to be dependent on the consideration of temporal variability in environmental variables. Seasonal minimal and mean temperature lead to a decrease in length at maturity, fecundity and offspring size. However, the limited effect of environmental variables influenced by climate change on the Celtic Sea community structure may also be attributed to the relative stability of these variables within the area during the study period. More substantial environmental changes are anticipated in the future. According to climate change model projections, there will be significant changes in temperature (3.01 °C increase in bottom temperature predicted for 2069-2098 relative to 1960-1989) and primary production in this area in the future (Tinker *et al*., 2016). These changes are likely to result in an increase in community variability. Previous researches have shown that the impact of climate change on community assemblage may be less immediate than the impact of direct exploitation (*e.g.* fisheries) or changes in habitat filtering (Montanyès *et al*., 2023, Potier *et al*., 2025). However, climate change impact should be more impacting on community structure over time (Pecuchet *et al*., 2020, Kroeker & Sanford, 2022).

4.4. Taxa, life history strategies and vulnerability

Very different patterns were observed for fish and cephalopods, while considering these two groups instead of aggregating them. The impact of depth on growth and diet and reproductive traits exhibited opposite trends.

In this study, by looking at community change over time, we aggregated signals caused by species' sensitivity to climate change and species mobility abilities (Donelson *et al*., 2019). If species are highly sensitive to climate-induced environmental change, they should move, according to their mobility ability. Therefore, it was hypothesized that distribution shifts would be observed in the most sensitive and most ecological mobile groups, while a decrease in abundance and distribution

area would be observed for the most sensitive but less mobile ecological groups. That would lead to an avoidance of warming areas by most *K*-boreal species (Pierce *et al*., 2008). Consequently, the lower variability observed in cephalopod assemblages (more *r*-like species) compared to fish assemblages was expected. Indeed, this taxon is hypothesized to be less sensitive to climate change than fish (Quetglas *et al*., 2016).

Our findings demonstrated outcomes that did not align with our initial assumptions for cephalopods. This included a decline in fecundity and an increase in maximum length and trophic level values in deeper areas that were areas exposed to higher warming rates during the study period. However, cephalopods in the Celtic Sea have a very homogeneous lifespan among species. As such, increases in growth rate are not paired with shorter lifespan. It is anticipated that growth rate will be higher in warmer and more productive areas, as observed in fish. The decoupling between metabolic rates and lifespan for cephalopods is likely to lead to a larger size and a higher trophic level in shallower areas. Our study highlights critical concerns about the trade-offs between sensitivity and mobility in marine species when analyzing their spatio-temporal responses to climate change, which vary across taxonomic groups. Regarding commercial interest, cephalopods and other taxonomic groups, such as crustaceans, have historically been less significant. However, they are expected to become more prominent in marine communities and commercial fisheries (Rodhouse *et al*., 2014; Caddy & Rodhouse, 1998; Hare *et al*., 2016).They are typically managed on a country-by-country basis and have faced challenges due to a lack of data at international scales (Chen, 2021). As stated by Borges *et al*. (2023), comprehending the dynamics of those understudied taxonomic groups and assemblages poses a significant challenge.

5. Conclusion

In conclusion, our study underscores the pivotal role of environmental filtering in shaping the spatial distribution of marine ecological traits, primarily through depth and salinity. In contrast, climate-driven variables such as primary production and temperature exhibit coherent relations with trophic and growth traits values. The choice of a time lag - whether annual or seasonal - is crucial, as it can yield conflicting conclusions, highlighting the need for a precise understanding of the ecological processes under study. Functional gradients, tied to biogeographic and life-history patterns, can be detected even at the level of ecological traits but should account for taxonomic specificities for deeper insights into ecosystem restructuring.

Acknowledgment

We thank all the scientific staff and vessel crew members who helped with data sampling during the EVHOE surveys. We thank ‘Source Ifremer - Système d'Informations Halieutiques’ for the access to

EVHOE data. The present study has been proofread using DeepL to enhance clarity and readability for effective communication. After using this tool, M.A. reviewed and edited the content as needed and takes full responsability for the content of the publication.

Data availability

All data sources are available in the material and methods section.

Author statement

Amelot M. : Conceptualization (equal), Formal analysis (lead), Methodology (lead), Writing-Original Draft Preparation (lead) ; Robert M. : Conceptualization (equal), Supervision (equal), Writing-Review & Editing (equal) ; Kopp D. : Conceptualization (equal), Supervision (equal), Writing-Review & Editing (equal) ; Mouchet M . : Conceptualization (equal), Supervision (equal), Writing-Review & Editing (equal).

References

Abbott, M. R., Bates, T. S., Calvert, S. E., Fasham, M. J., Jahnke, R., Kempe, S., Lara, R. J., Law, C. S., Liss, P. S., & Michaels, A. F. (1995). Marine biotic responses to environmental change and feedbacks to climate. *Climate Change*.

Alfonso, S., Gesto, M., & Sadoul, B. (2021). Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. *Journal of Fish Biology*, *98*(6), 1496–1508. https://doi.org/10.1111/jfb.14599

Amelot, M., Robert, M., Mouchet, M., & Kopp, D. (2023). Gadiform species display dietary shifts in the Celtic Sea. *Marine Environmental Research*, *192*, 106224.

Angeles-Gonzalez, L. E., Torrejón-Magallanes, J., Escamilla-Aké, A., Osorio-Olvera, L., Avendaño, O., Díaz, F., & Rosas, C. (2024). Can upwelling regions be potential thermal refugia for marine fishes during climate warming? *Journal of Thermal Biology*, 103893.

Auber, A., Waldock, C., Maire, A., Goberville, E., Albouy, C., Algar, A. C., McLean, M., Brind'Amour, A., Green, A. L., & Tupper, M. (2022). A functional vulnerability framework for biodiversity conservation. *Nature Communications*, *13*(1), 4774.

Auber, A., Baldo, F., Bielli, A., Bland, B., Burns, F., Chaves, C., ... & Wilhelms, I. (2023). International bottom trawl survey working group (IBTSWG).

Barratt, I. M., Johnson, M. P., & Allcock, A. L. (2007). Fecundity and reproductive strategies in deep-sea incirrate octopuses (Cephalopoda: Octopoda). *Marine Biology*, *150*(3), 387–398. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0365-6

Bates, A. E., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Wernberg, T., Smale, D. A., Sunday, J. M., Hill, N. A., Dulvy, N. K., & Colwell, R. K. (2014). Defining and observing stages of climate-mediated range shifts in marine systems. *Global Environmental Change*, *26*, 27–38.

Benito BM (2021). *spatialRF: Easy Spatial Regression with Random Forest*. doi:10.5281/zenodo.4745208, R package version 1.1.3, https://blasbenito.github.io/spatialRF/.

Bernardo, C. P., Pecuchet, L., Santos, J., Dolgov, A. V., Fossheim, M., Husson, B., & Primicerio, R. (2024). Warming changes the life history composition of marine fish communities at high latitudes. *Marine Ecology Progress Series*, *732*, 119–133.

Beukhof, E., Frelat, R., Pecuchet, L., Maureaud, A., Dencker, T. S., Sólmundsson, J., Punzón, A., Primicerio, R., Hidalgo, M., & Möllmann, C. (2019). Marine fish traits follow fast-slow continuum across oceans. *Scientific Reports*, *9*(1), 17878.

Blanchard, J. L., & Novaglio, C. (2024). Climate change risks to marine ecosystems and fisheries: Projections to 2100 from the Fisheries and Marine Ecosystem Model Intercomparison Project. Food & Agriculture Org.

Borges, F. O., Sampaio, E., Santos, C. P., & Rosa, R. (2023). Climate-change impacts on Cephalopods: A meta-analysis. *Integrative and Comparative Biology*, *63*(6), 1240–1265.

503 Boucek, R. E., & Rehage, J. S. (2014). Climate extremes drive changes in functional community
504 structure. *Global Change Biology*, *20*(6), 1821–1831. https://doi.org/10.1111/gcb.12574

505 Caddy, J. F., & Rodhouse, P. G. (1998). Cephalopod and Groundfish Landings: Evidence for
506 Ecological Change in Global Fisheries? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *8*(4), 431–444.
507 https://doi.org/10.1023/A:1008807129366

508 Chen, E. Y.-S. (2021). Often overlooked: Understanding and meeting the current challenges of
509 marine invertebrate conservation. *Frontiers in Marine Science*, *8*, 690704.

510 Cheung, W. W., Meeuwig, J. J., Feng, M., Harvey, E., Lam, V. W., Langlois, T., Slawinski, D.,
511 Sun, C., & Pauly, D. (2012). Climate-change induced tropicalisation of marine communities in
512 Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, *63*(5), 415–427.

513 Chust, G., Villarino, E., McLean, M., Mieszkowska, N., Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F.,
514 Ravaglioli, C., Borja, A., Muxika, I., & Fernandes-Salvador, J. A. (2024). Cross-basin and cross-
515 taxa patterns of marine community tropicalization and deborealization in warming European seas.
516 *Nature Communications*, *15*(1), 2126.

517 Cuccu, D., Mereu, M., Follesa, M. C., Deiana, A. M., & Cau, A. (2011). *Bathypolypus sponsalis*
518 (Cephalopoda: Octopoda) from the central western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine*
519 *Biological Association of the United Kingdom*, *91*(2), 549–553.

520 Cuccu, D., Mereu, M., Porcu, C., Follesa, M. C., Cau, A. L., & Cau, A. (2013). Development of
521 sexual organs and fecundity in *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from the Sardinian waters
522 (Mediterranean Sea). *Mediterranean Marine Science*, 270–277.

523 Cure, K., Currey-Randall, L., Galaiduk, R., Radford, B., Wakeford, M., & Heyward, A. (2021).
524 Depth gradients in abundance and functional roles suggest limited depth refuges for herbivorous
525 fishes. *Coral Reefs*, *40*(2), 365–379. https://doi.org/10.1007/s00338-021-02060-7

526 Currie, S., & Evans, D. H. (Eds.). (2020). *The physiology of fishes*. CRC Press.

527 Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper,
528 M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., & Duthie, A. B. (2021). The traits of "trait ecologists":
529 An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, *11*(23),
530 16434–16445. https://doi.org/10.1002/ece3.8321

531 Donelson, J. M., Sunday, J. M., Figueira, W. F., Gaitán-Espitia, J. D., Hobday, A. J., Johnson, C.
532 R., Leis, J. M., Ling, S. D., Marshall, D., Pandolfi, J. M., Pecl, G., Rodgers, G. G., Booth, D. J.,
533 & Munday, P. L. (2019). Understanding interactions between plasticity, adaptation and range
534 shifts in response to marine environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal*
535 *Society B: Biological Sciences*, *374*(1768), 20180186. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0186

536 Dray, S. (2016). adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis. *CRAN: Contributed*
537 *Packages*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1360300776601010048

538 Drazen, J. C., & Haedrich, R. L. (2012). A continuum of life histories in deep-sea demersal fishes.
539 *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *61*, 34–42.

Drazen, J. C., & Seibel, B. A. (2007). Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology and Oceanography*, *52*(5), 2306–2316. https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.2306

Elton, C. (1927). Animal ecology, 1927. *Sidgwick and Jackson, London*, *10*, 538.

Fonseca, V. F., & Cabral, H. N. (2007). Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *17*(4), 545–564. https://doi.org/10.1007/s11160-007-9054-x

Ford, B. M., & Roberts, J. D. (2020). Functional traits reveal the presence and nature of multiple processes in the assembly of marine fish communities. *Oecologia*, *192*(1), 143–154. https://doi.org/10.1007/s00442-019-04555-1

Frainer, A., Primicerio, R., Dolgov, A., Fossheim, M., Johannesen, E., Lind, S., & Aschan, M. (2021). Increased functional diversity warns of ecological transition in the Arctic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1948), rspb.2021.0054, 20210054. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0054

Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A. V., Fossheim, M., & Aschan, M. M. (2017). Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(46), 12202–12207. https://doi.org/10.1073/pnas.1706080114

Froese, R. (2005). FishBase. World wide web electronic publication. *Http://Www. Fishbase. Org*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1570291225439044352

Gandra, M., Winkler, A. C., Afonso, P., & Abecasis, D. (2024). Long-distance migrations and seasonal movements of meagre (*Argyrosomus regius*), a large coastal predator, along the Iberian Peninsula coast. *Movement Ecology*, *12*(1), 35. https://doi.org/10.1186/s40462-024-00469-7

Gascuel, D., Morissette, L., Palomares, M. L. D., & Christensen, V. (2008). Trophic flow kinetics in marine ecosystems: Toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecological Modelling*, *217*(1–2), 33–47.

Gatz Jr, A. J. (1981). Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, 10–21.

González-Trujillo, J. D., Assis, J., Serrão, E., Costello, M. J., Fragkopoulou, E., Mendoza, M., & Araújo, M. B. (2025). Trophic convergence of marine vertebrate communities worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *122*(17), e2403754122.

Gras, M., Safi, G., Lebredonchel, H., Quinquis, J., Foucher, E., Kouéta, N., & Robin, J.-P. (2016). Stock structure of the English Channel common cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) during the reproduction period. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *96*(1), 167–176.

Grinnell, J. (1924). Geography and evolution. *Ecology*, *5*(3), 225–229.

Guerra, A., & Rocha, F. (1994). The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain). *Fisheries Research*, *21*(1–2), 43–69.

Guillerme, T., Cardoso, P., Jørgensen, M. W., Mammola, S., & Matthews, T. J. (2025). The what, how, and why of trait-based analyses in ecology. *Ecography*, e07580.

Hare, J. A., Morrison, W. E., Nelson, M. W., Stachura, M. M., Teeters, E. J., Griffis, R. B., Alexander, M. A., Scott, J. D., Alade, L., & Bell, R. J. (2016). A vulnerability assessment of fish and invertebrates to climate change on the Northeast US Continental Shelf. *PloS One*, *11*(2), e0146756.

Henriques, S., Guilhaumon, F., Villéger, S., Amoroso, S., França, S., Pasquaud, S., Cabral, H. N., & Vasconcelos, R. P. (2017). Biogeographical region and environmental conditions drive functional traits of estuarine fish assemblages worldwide. *Fish and Fisheries*, *18*(4), 752–771. https://doi.org/10.1111/faf.12203

Hernvann, P.-Y., & Gascuel, D. (2020). Exploring the impacts of fishing and environment on the Celtic Sea ecosystem since 1950. *Fisheries Research*, *225*, 105472.

Huang, M., Chen, Y., Zhou, W., & Wei, F. (2024). Assessing the response of marine fish communities to climate change and fishing. *Conservation Biology*, *38*(6), e14291. https://doi.org/10.1111/cobi.14291

Huang, M., Ding, L., Wang, J., Ding, C., & Tao, J. (2021). The impacts of climate change on fish growth: A summary of conducted studies and current knowledge. *Ecological Indicators*, *121*, 106976.

Jafari, M., & Ansari-Pour, N. (2018). Why, when and how to adjust your P values? *Cell Journal (Yakhteh)*, *20*(4), 604.

Jayasinghe, R. P. K., Amarasinghe, U. S., & Newton, A. (2015). Evaluation of marine subareas of Europe using life history parameters and trophic levels of selected fish populations. *Marine Environmental Research*, *112*, 81-90.

Kelley, J. L., Grierson, P. F., Collin, S. P., & Davies, P. M. (2018). Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. *Fish and Fisheries*, *19*(4), 716–728. https://doi.org/10.1111/faf.12284

Kempf, J., Breen, P., Rogan, E., & Reid, D. G. (2022). Trends in the abundance of Celtic Sea demersal fish: Identifying the relative importance of fishing and environmental drivers. *Frontiers in Marine Science*, *9*, 978654.

Koenigstein, S., Mark, F. C., Gößling-Reisemann, S., Reuter, H., & Poertner, H. (2016). Modelling climate change impacts on marine fish populations: Process-based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers. *Fish and Fisheries*, *17*(4), 972–1004. https://doi.org/10.1111/faf.12155

Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V., & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists.

613 *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151546.
614 https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1546

615 Kroeker, K. J., & Sanford, E. (2022). Ecological Leverage Points: Species Interactions Amplify
616 the Physiological Effects of Global Environmental Change in the Ocean. *Annual Review of Marine*
617 *Science*, *14*(1), 75–103. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-042021-051211

618 Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2022). *EVHOE 2022 cruise, RV Thalassa*.

619 Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional
620 diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299–305. https://doi.org/10.1890/08-2244.1

621 Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Measuring functional diversity
622 from multiple traits, and other tools for functional ecology. *R Package FD*.
623 https://examples.rpkg.net/packages/FD/reference/FD-package.ob

624 Laptikhovsky, V. (2001). First data on ovary maturation and fecundity in the squid family
625 Histioteuthidae. *Scientia Marina*, *65*(2), 127–129.

626 Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta
627 diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(11), 1324–1334.
628 https://doi.org/10.1111/geb.12207

629 Le Luherne, E., Pawlowski, L., & Robert, M. (2024). Northeast Atlantic species distribution shifts
630 over the last two decades. *Global Change Biology*, *30*(6), e17383.
631 https://doi.org/10.1111/gcb.17383

632 Lordan, C., Collins, M. A., Key, L. N., & Browne, E. D. (2001). The biology of the ommastrephid
633 squid, *Todarodes sagittatus*, in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological*
634 *Association of the United Kingdom*, *81*(2), 299–306.

635 Lotze, H. K., Tittensor, D. P., Bryndum-Buchholz, A., Eddy, T. D., Cheung, W. W. L., Galbraith,
636 E. D., Barange, M., Barrier, N., Bianchi, D., Blanchard, J. L., Bopp, L., Büchner, M., Bulman, C.
637 M., Carozza, D. A., Christensen, V., Coll, M., Dunne, J. P., Fulton, E. A., Jennings, S., … Worm,
638 B. (2019). Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines
639 with climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(26), 12907–12912.
640 https://doi.org/10.1073/pnas.1900194116

641 Lowerre-Barbieri, S. K., Ganias, K., Saborido-Rey, F., Murua, H., & Hunter, J. R. (2011).
642 Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine and*
643 *Coastal Fisheries*, *3*(1), 71–91. https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932

644 Malcolm, H. A., Jordan, A., & Smith, S. D. A. (2010). Biogeographical and cross-shelf patterns
645 of reef fish assemblages in a transition zone. *Marine Biodiversity*, *40*(3), 181–193.
646 https://doi.org/10.1007/s12526-010-0042-3

647 Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner,
648 B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F.,
649 Stemmann, L., Thiébaut, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., … Ayata, S. (2021). Functional

650 trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and*
651 *Oceanography*, *66*(3), 965–994. https://doi.org/10.1002/lno.11655

652 McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology
653 from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(4), 178–185.

654 McLean, M., Mouillot, D., Maureaud, A. A., Hattab, T., MacNeil, M. A., Goberville, E.,
655 Lindegren, M., Engelhard, G., Pinsky, M., & Auber, A. (2021). Disentangling tropicalization and
656 deborealization in marine ecosystems under climate change. *Current Biology*, *31*(21), 4817–4823.

657 Mérillet, L., Kopp, D., Robert, M., Mouchet, M., & Pavoine, S. (2020). Environment outweighs
658 the effects of fishing in regulating demersal community structure in an exploited marine
659 ecosystem. *Global change biology*, *26*(4), 2106-2119.

660 Mérillet, L., Pavoine, S., Kopp, D., Robert, M., & Mouchet, M. (2021). Biomass of slow life
661 history species increases as local bottom trawl effort decreases in the Celtic sea. *Journal of*
662 *Environmental Management*, *290*, 112634.

663 Mindel, B. L., Neat, F. C., Trueman, C. N., Webb, T. J., & Blanchard, J. L. (2016). Functional,
664 size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea. *PeerJ*, *4*, e2387.

665 Monaco, C. J., Bradshaw, C. J. A., Booth, D. J., Gillanders, B. M., Schoeman, D. S., &
666 Nagelkerken, I. (2020). Dietary generalism accelerates arrival and persistence of coral-reef fishes
667 in their novel ranges under climate change. *Global Change Biology*, *26*(10), 5564–5573.
668 https://doi.org/10.1111/gcb.15221

669 Montanyès, M., Weigel, B., & Lindegren, M. (2023). Community assembly processes and drivers
670 shaping marine fish community structure in the North Sea. *Ecography*, *2023*(10), e06642.
671 https://doi.org/10.1111/ecog.06642

672 Muscarella, R., & Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect
673 optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1827),
674 20152434. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2434

675 Nagelkerken, I., Allan, B. J., Booth, D. J., Donelson, J. M., Edgar, G. J., Ravasi, T., Rummer, J.
676 L., Vergés, A., & Mellin, C. (2023). The effects of climate change on the ecology of fishes. *PLOS*
677 *Climate*, *2*(8), e0000258.

678 Padgham, M., & Sumner, M. D. (2021). geodist: Fast, dependency-free geodesic distance
679 calculations. *R package version 0.0*, *7*.

680 Palomares, M. L. D., & Pauly, D. (2019). *SeaLifeBase World Wide Web Electron*. Publ.

681 Patten, B. C., & Auble, G. T. (1981). System Theory of the Ecological Niche. *The American*
682 *Naturalist*, *117*(6), 893–922. https://doi.org/10.1086/283777

683 Pecuchet, L., Blanchet, M., Frainer, A., Husson, B., Jørgensen, L. L., Kortsch, S., & Primicerio,
684 R. (2020). Novel feeding interactions amplify the impact of species redistribution on an Arctic
685 food web. *Global Change Biology*, *26*(9), 4894–4906. https://doi.org/10.1111/gcb.15196

686 Pecuchet, L., Lindegren, M., Hidalgo, M., Delgado, M., Esteban, A., Fock, H. O., Gil De Sola, L.,
687 Punzón, A., Sólmundsson, J., & Payne, M. R. (2017). From traits to life-history strategies:
688 Deconstructing fish community composition across European seas. *Global Ecology and*
689 *Biogeography*, *26*(7), 812–822. https://doi.org/10.1111/geb.12587

690 Pierce, G. J., Valavanis, V. D., Guerra, A., Jereb, P., Orsi-Relini, L., Bellido, J. M., Katara, I.,
691 Piatkowski, U., Pereira, J., Balguerias, E., Sobrino, I., Lefkaditou, E., Wang, J., Santurtun, M.,
692 Boyle, P. R., Hastie, L. C., MacLeod, C. D., Smith, J. M., Viana, M., … Zuur, A. F. (2008). A
693 review of cephalopod–environment interactions in European Seas. *Hydrobiologia*, *612*(1), 49–70.
694 https://doi.org/10.1007/s10750-008-9489-7

695 Pocheville, A. (2015). The Ecological Niche: History and Recent Controversies. In T. Heams, P.
696 Huneman, G. Lecointre, & M. Silberstein (Eds.), *Handbook of Evolutionary Thinking in the*
697 *Sciences* (pp. 547–586). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26

698 Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-
699 Guldberg, O., Kappel, C. V., Moore, P. J., Richardson, A. J., & Schoeman, D. S. (2016). Responses
700 of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, *3*, 62.

701 Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a
702 cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, *77*(8), 1745–1779.
703 https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x

704 Pörtner, H. O., Schulte, P. M., Wood, C. M., & Schiemer, F. (2010). Niche Dimensions in Fishes:
705 An Integrative View. *Physiological and Biochemical Zoology*, *83*(5), 808–826.
706 https://doi.org/10.1086/655977

707 Potier, M., Savina-Rolland, M., Belloeil, P., Gascuel, D., & Robert, M. (2025). How will the
708 cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea
709 ecosystem? *Science of the Total Environment*, *969*, 178942.

710 Quetglas, A., Rueda, L., Alvarez-Berastegui, D., Guijarro, B., & Massutí, E. (2016). Contrasting
711 responses to harvesting and environmental drivers of fast and slow life history species. *PloS One*,
712 *11*(2), e0148770.

713 R. Core Team. (2020). RA language and environment for statistical computing, R Foundation for
714 Statistical. *Computing*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1370298755636824325

715 Receveur, A., Leprieur, F., Ellingsen, K. E., Keith, D., Kleisner, K. M., McLean, M., Mérigot, B.,
716 Mills, K. E., Mouillot, D., Rufino, M., Trindade-Santos, I., Van Hoey, G., Albouy, C., & Auber,
717 A. (2024). Long-term changes in taxonomic and functional composition of European marine fish
718 communities. *Ecography*, *2024*(9), e07234. https://doi.org/10.1111/ecog.07234

719 Rodhouse, P. (2005). *Rodhouse, Paul: Cephalopods: ecology and fisheries/Peter Boyle; Paul*
720 *Rodhouse*. Oxford [ua]: Blackwell Science.

721 Rodhouse, P. G., Pierce, G. J., Nichols, O. C., Sauer, W. H., Arkhipkin, A. I., Laptikhovsky, V.
722 V., Lipiński, M. R., Ramos, J. E., Gras, M., & Kidokoro, H. (2014). Environmental effects on

723 cephalopod population dynamics: Implications for management of fisheries. *Advances in Marine*
724 *Biology*, *67*, 99–233.

725 Romanuk, T. N., Hayward, A., & Hutchings, J. A. (2011). Trophic level scales positively with
726 body size in fishes. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(2), 231-240.

727 Sagarese, S. R., Frisk, M. G., Cerrato, R. M., Sosebee, K. A., Musick, J. A., & Rago, P. J. (2014).
728 Application of generalized additive models to examine ontogenetic and seasonal distributions of
729 spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Northeast (US) shelf large marine ecosystem. *Canadian*
730 *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *71*(6), 847–877. https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-
731 0342

732 Salman, A. (2015). Reproductive biology of the elegant cuttlefish (*Sepia elegans*) in the Eastern
733 Mediterranean. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *15*(2), 265–272.

734 Salois, S. L., Gouhier, T. C., Helmuth, B., Choi, F., Seabra, R., & Lima, F. P. (2022). Coastal
735 upwelling generates cryptic temperature refugia. *Scientific Reports*, *12*(1), 19313.

736 Sánchez-Hernández, J., Hayden, B., Harrod, C., & Kahilainen, K. K. (2021). Population niche
737 breadth and individual trophic specialisation of fish along a climate-productivity gradient. *Reviews*
738 *in Fish Biology and Fisheries*, *31*(4), 1025–1043. https://doi.org/10.1007/s11160-021-09687-3

739 Šifner, S., Damjanovic, T., & Isajlovic, I. (2018). Distribution, length-weight relationships and
740 reproductive characteristics of *Sepia orbignyana* Férussac, 1826 in the Northern and Central
741 Adriatic Sea. *Cah. Biol. Mar*, *59*, 43–51.

742 Tinker, J., Lowe, J., Pardaens, A., Holt, J., & Barciela, R. (2016). Uncertainty in climate
743 projections for the 21st century northwest European shelf seas. *Progress in Oceanography*, *148*,
744 56–73.

745 Trindade-Santos, I., Moyes, F., & Magurran, A. E. (2020). Global change in the functional
746 diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years. *Proceedings of the Royal Society*
747 *B: Biological Sciences*, *287*(1933), 20200889. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0889

748 Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K.,
749 Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., Da Silva, P. M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P.,
750 Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. (2010). Functional
751 traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms.
752 *Biodiversity and Conservation*, *19*(10), 2921–2947. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9

753 Vasquez, M., Ségeat, B., Cordingley, A., Tilby, E., Wikström, S., Ehrnsten, E., Al Hamdani, Z.,
754 Agnesi, S., Andersen, M. S., & Annunziatellis, A. (2023). *EUSeaMap 2023, A European broad-*
755 *scale seabed habitat map, Technical Report*. https://archimer.ifremer.fr/doc/00859/97116/

756 Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of
757 fish: Current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, *79*(4), 783–801.
758 https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z

759 Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let
760 the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-
761 1299.2007.15559.x

762 Wright, M. N., & Ziegler, A. (2017). ranger: A fast implementation of random forests for high
763 dimensional data in C++ and R. *Journal of statistical software*, *77*, 1-17.

764 Yeager, L. A., Deith, M. C. M., McPherson, J. M., Williams, I. D., & Baum, J. K. (2017). Scale
765 dependence of environmental controls on the functional diversity of coral reef fish communities.
766 *Global Ecology and Biogeography*, *26*(10), 1177–1189. https://doi.org/10.1111/geb.12628

767 Zhao, K., Gaines, S. D., García Molinos, J., Zhang, M., & Xu, J. (2022). Climate change and
768 fishing are pulling the functional diversity of the world's largest marine fisheries to opposite
769 extremes. *Global Ecology and Biogeography*, *31*(8), 1616–1629.
770 https://doi.org/10.1111/geb.13534

771 Zurell, D., Elith, J., & Schröder, B. (2012). Predicting to new environments: Tools for visualizing
772 model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions*, *18*(6),
773 628–634. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x

774 Zurell, D., Gallien, L., Graham, C. H., & Zimmermann, N. E. (2018). Do long-distance migratory
775 birds track their niche through seasons? *Journal of Biogeography*, *45*(7), 1459–1468.
776 https://doi.org/10.1111/jbi.13351

777

778

779

Figures

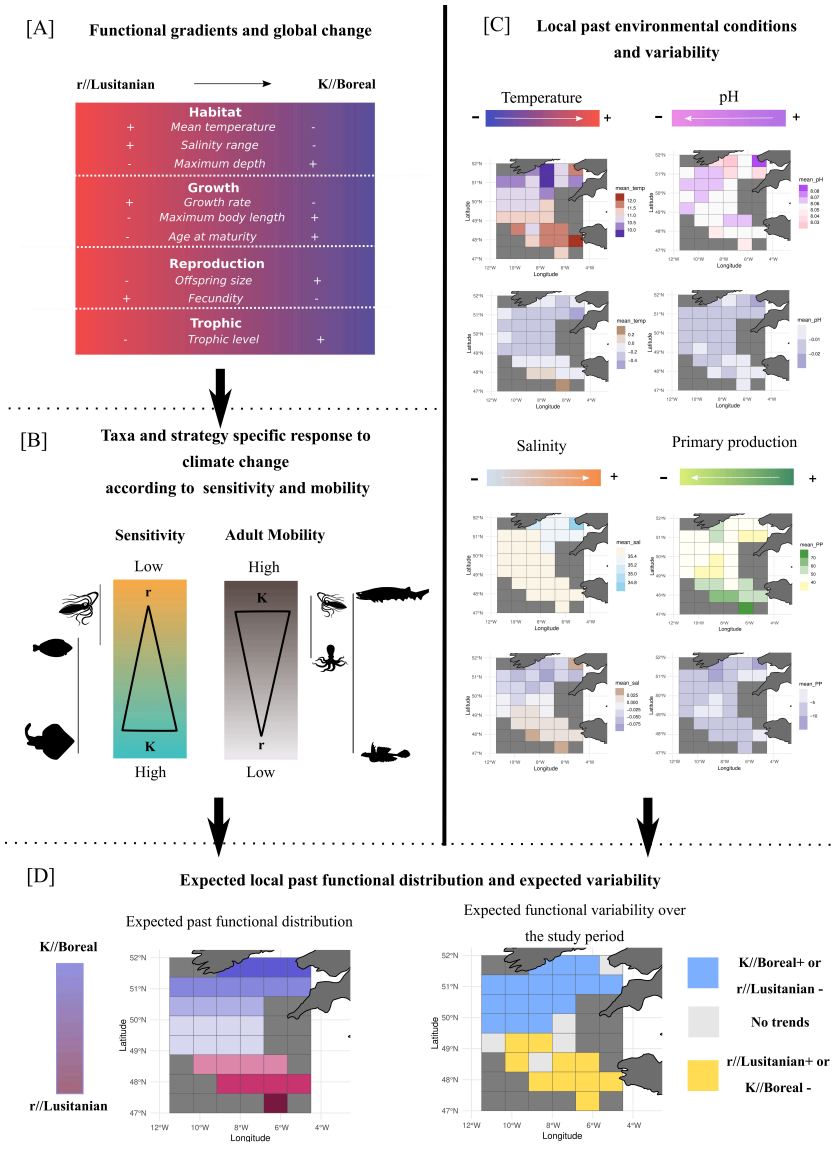
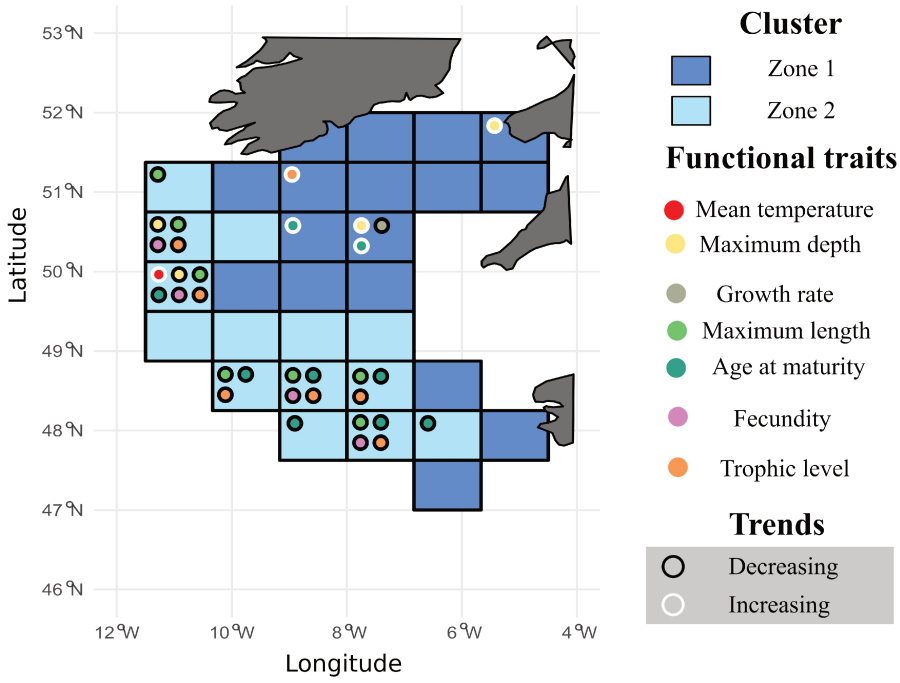


Figure 1 Conceptual framework

[A] Expected relations between functional traits and *K*/boreal and *r*/lusitanian gradients; [B] Expected relations between *r*-*K* gradient and species sensitivity to climate change and species adult mobility; [C] Observed past distributions of environmental variables (from 1997 to 2002) and temporal variability (difference between 1997-2002 and 2017-2021 periods); [D] Expected past *K*/boreal *r*/lusitanian gradients in the Celtic Sea and expected future variability in these gradients according to environmental variables dynamics

(A)



(B)

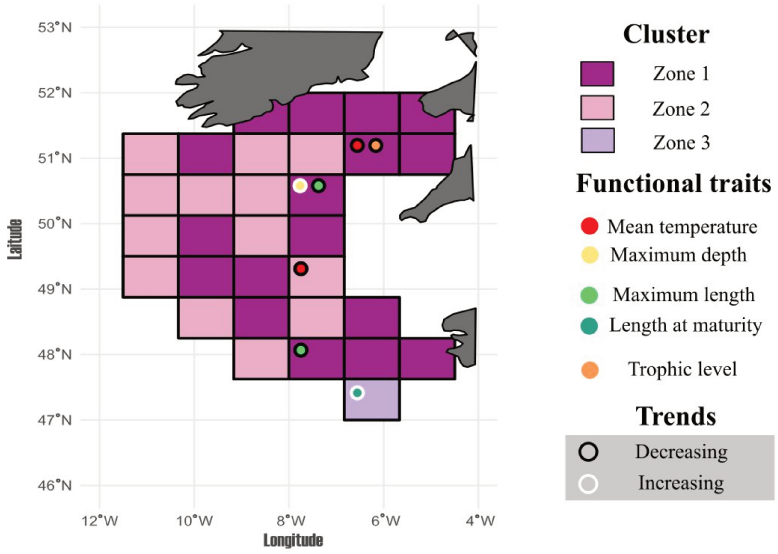
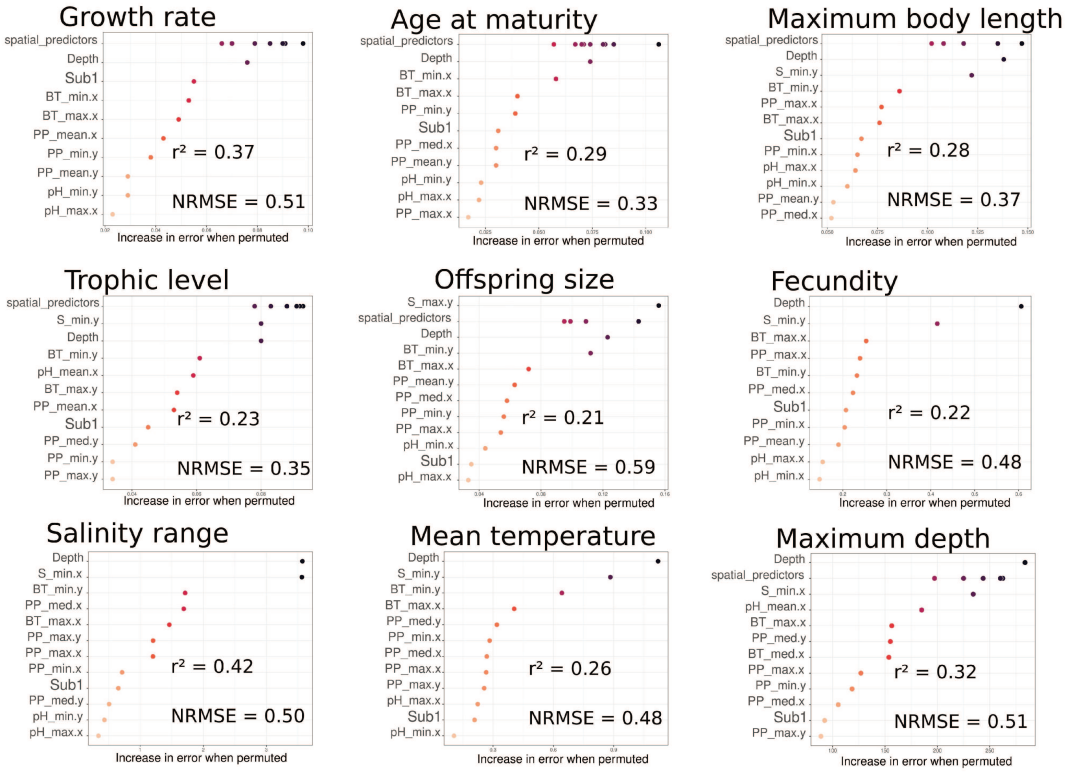


Figure 2 Significant trends in ecological traits CWM (circles). Circle colors depended of the ecological trait considered while circle border colors varied if the trend was increasing (white) or decreasing (black). Spatial clusters (rectangle colors) based on temporal trends of ecological traits CWM for (A) fish and (B) cephalopods.

(A) Fish


Growth rate
spatial_predictors
Depth
Sub1
BT_min.x
BT_max.x
PP_mean.x
PP_min.y
PP_mean.y
pH_min.y
pH_max.x
r² = 0.37
NRMSE = 0.51
Increase in error when permuted
Age at maturity
spatial_predictors
Depth
BT_min.x
BT_max.x
PP_min.y
Sub1
PP_med.x
PP_mean.y
pH_min.y
pH_max.x
PP_max.x
r² = 0.29
NRMSE = 0.33
Increase in error when permuted
Maximum body length
spatial_predictors
Depth
S_min.y
BT_min.y
PP_max.x
BT_max.x
Sub1
PP_min.x
pH_max.x
pH_min.x
PP_mean.y
PP_med.x
r² = 0.28
NRMSE = 0.37
Increase in error when permuted
Trophic level
spatial_predictors
S_min.y
Depth
BT_min.y
pH_mean.x
BT_max.y
PP_mean.x
Sub1
PP_med.y
PP_min.y
PP_max.y
r² = 0.23
NRMSE = 0.35
Increase in error when permuted
Offspring size
S_max.y
spatial_predictors
Depth
BT_min.y
BT_max.x
PP_mean.y
PP_med.x
PP_min.y
PP_max.x
pH_min.x
Sub1
pH_max.x
r² = 0.21
NRMSE = 0.59
Increase in error when permuted
Fecundity
Depth
S_min.y
BT_max.x
PP_max.x
BT_min.y
PP_med.x
Sub1
PP_min.x
PP_mean.y
pH_max.x
pH_min.x
r² = 0.22
NRMSE = 0.48
Increase in error when permuted
Salinity range
Depth
S_min.x
BT_min.y
PP_med.x
BT_max.x
PP_max.y
PP_max.x
PP_min.x
Sub1
PP_med.y
pH_min.y
pH_max.x
r² = 0.42
NRMSE = 0.50
Increase in error when permuted
Mean temperature
Depth
S_min.y
BT_min.y
BT_max.x
PP_med.y
PP_min.x
PP_med.x
PP_max.x
PP_max.y
pH_max.x
Sub1
pH_min.x
r² = 0.26
NRMSE = 0.48
Increase in error when permuted
Maximum depth
Depth
spatial_predictors
S_min.x
pH_mean.x
BT_max.x
PP_med.y
BT_med.x
PP_max.x
PP_min.y
PP_med.x
Sub1
PP_max.y
r² = 0.32
NRMSE = 0.51
Increase in error when permuted

(B) Cephalopods

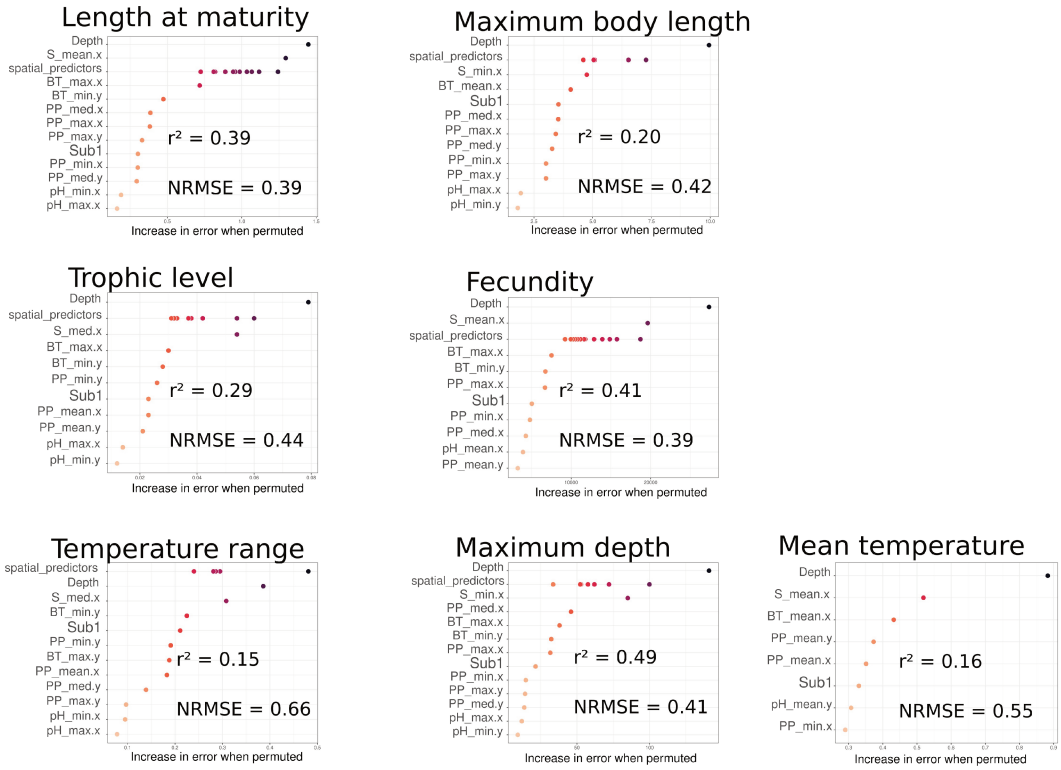


Figure 3 Relative contribution of environmental variables and spatial predictor to individual CWM traits from Random Forests and r² an Normalised rooted mean squared error (NRMSE) for (A) fish and (B) cephalopods Environmental variables : S: Salinity; BT: Bottom temperature; PP: Primary production; pH: pH; Depth: Depth; Sub1: Substrate. x: annual estimate; y: seasonal estimate; med: median; mean: mean: min: minimum; max: maximum.

811

812 **Tables**

813 **Table 1** Dissimilarity index by time period and zones defined based on CWM trend spatial clusters.

814 Dissimilarity index Ruzcika (abundance) and jaccard (occurence) most characteristic process (gain: +;
815 loss: -), value (dissimilarity [gain/loss])by time period and significance level (*p.value*) for fish and
816 cephalopods.

Period		**t1-t2**	**t1-t3**	**t1-t4**	**t1-t5**
Fish					
		Gain/Loss	*Gain/Loss*	*Gain/Loss*	*Gain/Loss*
Zone 1					
Ruzcika index	sign	-	+	+	+
	dissimilarity	0.70 [0.28/0.42]	**0.79 [0.61/0.18]**	0.84 [0.58/0.26]	**0.84 [0.67/0.17]**
	p.value	0.37	**0.01***	0.09	**<0.01***
Jaccard index	sign	+	+	+	+
	dissimilarity	0.35 [0.16/0.19]	0.32 [0.17/0.15]	0.33 [0.20/0.13]	**0.39 [0.27/0.12]**
	p.value	0.39	0.68	0.09	**<0.01***
Zone 2					
Ruzcika index	sign	**-**	+	+	+
	dissimilarity	**0.75 [0.24/0.51]**	**0.68 [0.52/0.16]**	0.77 [0.43/0.34]	**0.86 [0.68/0.18]**
	p.value	**0.05***	**<0.01***	0.62	**<0.01***
Jaccard index	sign	-	+	-	+
	dissimilarity	0.36 [0.16/0.20]	0.37 [0.21/0.16]	0.32 [0.14/0.18]	0.34 [0.17/0.17]
	p.value	0.40	0.31	0.28	0.97
Cephalopods					
Zone 1					
Ruzcika index	sign	+	+	+	+
	dissimilarity	**0.63 [0.49/0.14]**	**0.78 [0.73/0.05]**	**0.75 [0.68/0.07]**	**0.85 [0.71/0.14]**
	p.value	**<0.01***	**<0.01***	**<0.01***	**<0.01***
Jaccard index	sign	+	+	+	+
	dissimilarity	0.29 [0.16/0.13]	0.28 [0.17/0.11]	**0.27 [0.22/0.05]**	0.28 [0.20/0.08]
	p.value	0.71	0.30	**<0.01***	0.13
Zone 2					
Ruzcika index	sign	+	+	+	+
	dissimilarity	0.77 [0.50/0.27]	0.79 [0.55/0.24]	**0.79 [0.64/0.15]**	**0.79 [0.72/0.07]**
	p.value	0.27	0.12	**<0.01***	**<0.01**
Jaccard index	sign	+	+	+	-
	dissimilarity	0.28 [0.17/0.11]	0.27 [0.17/0.10]	0.30 [0.19/0.11]	0.21 [0.10/0.11]
	p.value	0.44	0.42	0.06	0.77

817

Supplementary material

Appendix 1 Functional traits expected response to climate change

Table 1 Functional trait relations to sensitivity to climate change and mobility of species (Figure 1A and 1B, conceptual framework).

'function' relates to the function category of each trait, 'indicator' is the type of estimator used for each trait (either the mean value, range, or maximum value), 'sensitivity' relates to the relation between each functional trait and species sensitivity to climate change, 'mobility' refers to the extent to which a species' adult mobility and ability to shift its distribution is impacted by a particular trait. Sensitivity and mobility were selected as the two main factors that will shape functional structure change at the community level according to literature.

Since environmental variations in the Celtic Sea were mainly related to temperature and primary production variations, functional traits response to climate change were investigated based on these environmental variables.

For sensitivity hypothesis on habitat, traits were formalised for temperature, while for growth they were formalised both for temperature and primary production, and trophic trait for primary production only. Finally reproductive traits relate more to species ability to cope with short/intermediate/long-term perturbation and as such the hypothesis could be formalised for any environmental variable change.

For mobility, relation to traits were formalised for particular environmental variables (e.g. temperature) only for habitat traits, while for growth and trophic traits relations to mobility were in general link to species morphological ability to move and as such could be formalised for any environmental variable change. Since only the mobility of adult within species was investigated, the relation between reproductive traits and mobility was not formalised.

Functional traits are not independent and environmental changes are not conditioned by one environmental variable only. As such, the hypothesis in this table displays a very simplified vision of the relation between climate change and community functional structure, not taking into account the interplay between functional on one side and environmental variables on the other side.

Function	**Trait**	**Indicator**	**Sensitivity**	**Mobility**
Habitat	Preferred temperature	mean	Standard metabolic rates are affected by temperature. As such the mean preferred temperature of a species may reflect the optimal temperature that optimises its fitness through an optimisation of its metabolic rate. Species that occur out of their preferred temperature trait value should decrease in abundance ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, an increase in the mean preferred temperature trait value of community is likely to occur.	Standard metabolic rates are affected by temperature. As such the mean preferred temperature of a species may reflect the optimal temperature that optimises its fitness through an optimisation of its metabolic rate. Species that occur out of their preferred temperature trait value should shift their distributions ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, an increase in the mean preferred temperature trait value of community is likely to occur.
	Preferred temperature	range	Standard metabolic rates are affected by temperature. As such the preferred temperature range of a species may reflect its ability to cope with various temperature to optimise its fitness through an optimisation of its metabolic rate. Species that occur out of their preferred temperature	Standard metabolic rates are affected by temperature. As such the preferred temperature range of a species may reflect its ability to cope with various temperature to optimise its fitness through an optimisation of its metabolic rate. Species that occur out of their preferred temperature

			trait value range should decrease in abundance ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, the preferred temperature range trait value of community is likely to occur increase.	trait value range should shift their distributions. It should be easier for a species with a broader temperature range to shift its distribution than for a species with a narrower temperature range ➢ If the temperature increase in the Celtic sea, the preferred temperature range trait value of community is likely to increase.
	Preferred depth	maximum	Standard metabolic rates are affected by temperature. Temperature and depth are strongly related for demersal species. As such the preferred maximum depth of a species would reflect its exposure to temperature warming. Species that are exposed to higher temperature in their preferred depth should decrease in abundance. ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, the preferred maximum depth trait value should increase.	Standard metabolic rates are affected by temperature. Temperature and depth are strongly related for demersal species. As such the preferred maximum depth of a species would reflect its exposure to temperature warming. Species that occur out of their preferred depth trait value should shift their distributions. Furthermore, species with higher maximum depth should be able to move deeper more easily than other species ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, the preferred maximum depth trait value should increase.
	Preferred salinity	range	-	Species that occur out of their preferred salinity trait value range should shift their distributions. It should be easier for a species with a broader salinity range to shift its distribution than for a species with a narrower salinity range ➢ If the temperature increases in the Celtic sea, the preferred salinity trait value of community is likely to increase.
Growth	Body length	maximum	Higher temperatures are supposed to favour species with shorter life that are also species mostly reaching smaller sizes. ➢ If the temperature increases in the Celtic Sea, a decrease in the maximum body length trait value of community, is likely to occur. Less productive ecosystems usually present species with smaller size and shorter lifespan ➢ If the primary production decreases in the Celtic Sea, a decrease in the maximum body length trait value of the community, is likely to occur.	Species with larger maximum body length are commonly species with higher adult mobility. ➢ If the environmental conditions change in the Celtic Sea a decrease in the maximum body length trait value of community is likely to occur.
	Age at maturity	mean	Higher temperatures are supposed to favour species with shorter life that are also species mostly reaching maturity earlier. ➢ If the temperature increases in the Celtic Sea a decrease in the age at maturity trait value of community, is likely to occur. Less productive ecosystems usually present species with shorter life that are also species mostly reaching maturity earlier. ➢ If the primary production decreases in the Celtic Sea, a decrease in the age at maturity trait value of the community, is likely to occur.	Species with higher age at maturity are commonly species living longer and such that have the most time to move during their life. ➢ If environmental conditions change in the Celtic Sea, a decrease in the age at maturity trait value of community is likely to occur.
	Length at maturity	mean	Higher temperatures are supposed to favour species with shorter life that are also species mostly reaching maturity at larger sizes. ➢ If the temperature increase in the Celtic Sea a decrease in the length at maturity trait value of community, is likely to occur. Less productive ecosystems usually present species with shorter life that are also species mostly reaching maturity earlier. ➢ If the primary production decreases in the Celtic Sea, a decrease in the length at maturity trait value of the community is likely to occur.	Species with higher length at maturity are commonly species reaching larger size which are commonly species with higher adult mobility. ➢ If environmental conditions change in the Celtic Sea, a decrease in the length at maturity trait value of community is likely to occur.
	Growth rate	mean	Higher temperatures are supposed to favour species with faster metabolism. ➢ If the temperature increases in the Celtic Sea, an increase in growth rate trait value of community is likely to occur. Less productive ecosystems usually present species with shorter life and faster metabolism.	-

			➢ If the primary production decreases in the Celtic Sea, an increase in growth rate trait value of the community is likely to occur.	
Reproduction	Fecundity	mean	A high mean fecundity could advantage species in their ability to cope with intermediate to long term environmental change ➢ If the environmental conditions varied in a significant way fecundity trait value of the community is likely to increase.	-
	Fecundity	maximum	A high fecundity could advantage species in their ability to cope with intermediate to long term environmental change ➢ If the environmental conditions varied in a significant way fecundity trait value of the community is likely to increase.	-
	Offspring size	mean	A high offspring size could advantage species in their ability to cope with short term unfavourable environmental conditions, mainly resources, during their first life stages. ➢ If the resources availability decreases in a significant way, offspring size trait value of the community is likely to increase.	-
Trophic	Trophic level	mean	A less productive environment should disadvantage high trophic levels ➢ If the resources availability decreases in a significant way, trophic level trait value of the community is likely to decrease.	Species with higher trophic level are commonly species reaching larger size which are commonly species with higher adult mobility. ➢ If environmental conditions change in the Celtic Sea, a decrease in trophic level trait value of community is likely to occur.

846

847

Appendix 2 Fish and cephalopods functional traits by species

Table 1 cephalopods functional traits values by species

	Habitat			Growth		Reproduction	Trophic
Species	Preferred temperature range (°C)	Mean preferred temperature (°C)	Maximum preferred depth (m)	Maximum body length (cm)	Length at maturity (cm)	Maximum fecundity (number of eggs)	Trophic level
Alloteuthis	12.89	18.215	200	21.5	7.8	19000	4.5
Bathypolypus sponsalis	7.6	22.28	2300	10	31.5	404	3.65
Eledone cirrhosa	9.89	14.835	500	55	11.1	8500	3.72
Histioteuthis bonnellii	12.05	17.585	2000	33	5.6	275000	4.16
Histioteuthis reversa	9.73	16.755	4332	20	5.6	275000	4.11
Illex coindetii	12.33	21.975	1000	28	20.7	200000	4.34
Loligo forbesii	12.67	16.585	431	93.7	16.9	32000	4.29
Loligo vulgaris	14.21	20.105	500	64	16.9	42446	4.5
Macrotritopus defilippi	9.48	23.52	200	9	14.5	546662	3.5
Octopus salutii	4.12	20.11	700	16.5	14.5	546662	4.17
Octopus vulgaris	15.49	20.275	347	180	14.5	546662	3.74
Sepia elegans	10.18	16.09	500	7.2	4	1190	3.84
Sepia officinalis	14.09	20.195	242	49	14	8000	3.71
Sepia orbignyana	14.09	20.195	570	9.6	7	806	4.16
Todarodes sagittatus	18.58	18.15	2500	75	23.2	52500	4.4
Todaropsis eblanae	15.9	11.3	850	22	18.8	120000	4.14

Table 2 fish functional traits values by species

	Habitat			Growth			Reproduction		Trophic
Species	Mean preferred temperature (°C)	Maximum prefered depth (m)	Preferred salinity range (psu)	Maximum body length (log mm)	Age maturity (log year)	Growth rate (log $year^{-1}$)	Fecundity (log number of eggs)	Offspring size (log mm)	Trophic level
Acantholabrus palloni	15.365	500	7.52	2.9	0.49	-0.99	8.4	-0.15	3.54
Agonus cataphractus	10.675	270	25.36	2.69	0.72	-0.86	7.7	0.67	3.43
Alosa alosa	14.495	300	4.45	4.17	1.06	-1.21	12.81	0.44	2.95
Alosa fallax	14.595	400	30.54	3.82	1.02	-1.11	11.96	0.37	4.03
Ammodytes marinus	10.965	150	4.27	2.92	0.57	-0.78	8.82	0.01	3.15
Ammodytes tobianus	11.03	96	27.88	2.9	0.52	-0.56	8.49	-0.15	3.08
Anguilla anguilla	14.77	700	30.47	4.34	2.05	-2.06	14.41	0.16	3.55
Aphanopus carbo	14.365	2300	2.97	4.91	1.19	-1.75	12.86	0.27	4.02
Aphia minuta	14.505	100	26.25	1.62	-0.68	0.54	6.98	-0.96	2.92
Arctozenus risso	13.655	2200	6.12	3.5	1.35	-1.34	10.94	0.64	3.22
Argentina silus	14.81	700	4.06	3.75	1.75	-1.75	8.99	1.1	3.32
Argentina sphyraena	14.81	700	4.06	3.15	1.03	-1.05	8.01	0.55	3.49
Argyropelecus hemigymnus	20.96	2400	3.45	1.07	-0.13	-0.07	6.85	-0.01	3.44
Argyropelecus olfersii	17.035	800	2.1	1.29	0.01	-0.21	7.29	0.01	3.49
Arnoglossus imperialis	19.71	350	5.3	2.85	0.76	-0.96	10.63	-0.28	3.51
Arnoglossus laterna	15.365	400	5.62	2.71	0.77	-1.05	10.57	-0.36	3.59
Atherina presbyter	15.61	50	5.91	2.61	0.29	-0.88	7.41	0.58	3.5
Bathysolea profundicola	20.92	1350	4.67	2.77	0.57	-0.64	10.79	-0.01	3.23
Belone belone	14.99	150	30.23	4.1	0.84	-1.18	9.64	1.13	4.16
Benthosema glaciale	13.13	1407	4.5	1.93	0.61	-10.8	6.83	-0.48	3.18
Beryx decadactylus	19.89	1000	2.56	3.95	1.55	-2.28	12.29	0.26	4.13
Beryx splendens	21.48	1300	2.61	3.83	1.24	-2	12.68	0.12	4.27
Blennius ocellaris	16.645	400	4.22	2.78	0.57	-0.83	8.23	0.15	3.02
Brama brama	16.22	1000	1.75	4.29	1.39	-2.04	11.93	0.45	4.2
Buenia jeffreysii	11.765	330	1.97	1.9	-0.22	0.03	7.06	-0.22	3.08
Buglossidium luteum	14.81	450	4.48	2.47	0.45	-0.6	9.7	-0.16	3.16
Callionymus lyra	12.675	440	4.95	2.89	0.85	-0.97	8.56	-0.14	3.39
Callionymus maculatus	14.455	650	3.65	2.39	0.73	-0.74	7.67	-0.24	3.26
Callionymus reticulatus	11.575	110	1.92	2.2	0.4	-0.47	7.34	-0.24	3.19
Capros aper	15.755	700	3.11	2.59	0.59	-1.24	8.22	-0.03	3.14
Centrophorus squamosus	18.19	2400	2.2	4.87	2.82	-3.02	1.77	5.94	4.47
Centroscymnus coelolepis	17.275	3700	2.91	4.76	2.76	-3.35	2.7	5.54	4.48
Cepola macrophthalma	16.975	400	4.07	3.97	0.9	-1.51	9.55	-0.3	3.43
Chelidonichthys cuculus	14.86	400	3.64	3.38	0.89	-0.99	9.95	0.39	3.81
Chelidonichthys lucerna	29.86	320	6.6	3.88	1.2	-1.63	11.14	0.33	3.98
Chimaera monstrosa	14.425	1400	5.83	4.82	2.27	-2.39	4.71	4.84	3.52
Chirolophis ascanii	9.5	400	3.22	3.18	0.94	-1.42	8.75	0.86	3.24
Chlorophthalmus agassizi	21.725	1000	5.69	2.94	0.96	-1.24	8.96	0.65	3.66

Ciliata	11.2	90	2.84	2.53	0.18	-0.37	9.62	-0.24	3.4
Ciliata septentrionalis	11.2	90	2.84	2.53	0.18	-0.37	9.62	-0.24	3.4
Clupea harengus	8.63	364	29.13	3.44	0.88	-1.12	10.39	0.29	3.38
Coelorinchus caelorhincus	22.71	1485	3.1	3.42	1.33	-1.96	9.53	0.08	3.49
Conger conger	15.375	1200	4.48	5.12	1.99	-2.5	14.94	0.83	4.31
Coryphaenoides rupestris	7.935	2600	4.77	4.37	1.83	-2.36	10.29	0.25	4.17
Ctenolabrus rupestris	13.355	50	8.43	2.74	0.54	-1.12	8.07	-0.15	3.58
Cyttopsis rosea	23.34	730	5.9	3.68	1.07	-1.51	10.09	0.56	3.87
Dalatias licha	18.775	1800	2.74	5.03	2.25	-2.1	2.66	5.68	4.23
Dasyatis pastinaca	20.015	200	6.96	4.62	1.42	-1.95	1.69	4.43	3.6
Dasyatis tortonesei	20.475	200	3	4.52	1.34	-1.77	1.75	4.65	3.57
Deania calcea	15.28	1490	1.32	4.49	2.26	-2.35	2.15	5.74	4.33
Dicentrarchus labrax	15.095	100	6.95	4.28	1.35	-1.9	13.05	0.3	4.06
Dipturus batis	14.54	1000	3.07	5.28	2.45	-2.73	4.03	5.08	3.52
Dipturus intermedius	11.01	1500	1.39	4.94	2.19	-2.41	4.03	4.92	3.5
Dipturus oxyrinchus	11.01	1500	1.39	4.94	2.19	-2.41	4.03	4.92	3.5
Echiichthys vipera	14.95	50	4.71	2.81	0.32	-0.87	9.28	0.14	4.41
Echiodon drummondii	11.355	403	2.6	3.52	0.71	-1.09	9.37	0.25	3.45
Enchelyopus cimbrius	9.485	900	14.17	3.56	1.08	-1.42	11.69	-0.19	3.53
Engraulis encrasicolus	18.255	400	30.4	2.75	0.09	-0.68	9.26	0.33	3.27
Engraulis maeoticus	18.255	400	30.4	2.75	0.09	-0.68	9.26	0.33	3.27
Entelurus aequoreus	11.835	100	3.14	3.87	0.62	-0.9	6.66	0.18	3.6
Etmopterus spinax	18.66	2490	8.14	3.73	1.66	-1.82	1.94	4.44	4.14
Eutrigla gurnardus	14.36	340	5.55	3.58	1.2	-1.48	12.04	0.31	3.87
Gadiculus argenteus	14.765	1000	3.25	2.75	0.52	-0.85	9.87	-0.002	3.6
Gadus morhua	8.15	600	27.8	4.71	1.22	-1.83	14.75	0.39	4.09
Gaidropsarus macrophthalmus	13.905	530	1	3.15	0.63	-0.71	11.21	-0.08	3.42
Gaidropsarus mediterraneus	15.365	450	6.2	3.27	0.61	-0.7	11.38	-0.21	3.47
Gaidropsarus vulgaris	12.855	120	2.29	3.75	1.01	-1.13	12.39	0.04	3.47
Galeorhinus galeus	16.64	1100	2.52	5.14	2.14	-2.2	3.28	5.62	4.34
Galeus melastomus	15.095	1200	4.67	4.2	1.1	-1.35	3.23	3.73	4.17
Glyptocephalus cynoglossus	8.53	1570	5.82	3.82	1.39	-1.7	12.04	0.16	3.17
Gobius niger	14.86	96	28.87	2.65	0.25	-0.83	8.39	0.4	3.31
Helicolenus dactylopterus	18.465	1100	4.92	3.54	2.08	-2.22	11.98	0.53	3.54
Heptranchias perlo	21.665	1000	4.93	4.75	1.73	-1.65	2.52	5.61	4.16
Hexanchus griseus	19.74	2500	6.13	6.09	2.51	-2.5	4.42	6.53	4.48
Hippocampus hippocampus	16.935	60	5.5	2.47	-0.79	0.35	6.18	0.46	3.15
Hippoglossoides platessoides	6.15	3000	26.11	4.06	1.2	-2.24	12.09	0.8	4.08
Hoplostethus mediterraneus mediterraneus	20.255	1175	3.03	2.94	1.48	-2.04	9.39	0.54	3.83
Hymenocephalus italicus	23.775	1400	6.52	2.35	0.81	-1.51	7.44	0.04	3.4
Hyperoplus immaculatus	11.645	50	2.7	3.35	0.68	-1.04	10.01	0.07	3.75
Hyperoplus lanceolatus	11.11	30	27.98	3.43	0.73	-1.13	10.29	0.06	3.98
Labrus bergylta	12.03	50	4.66	3.67	1.41	-2.12	7.61	-0.05	3.2
Labrus mixtus	14.515	200	5.4	3.56	1.14	-1.84	8.62	-0.03	3.59
Lamna nasus	15.1	1360	4.69	5.69	2.14	-2.43	1.24	6.51	4.57
Lampanyctus crocodilus	16.935	1200	4.04	1.85	0.34	-0.41	7.62	-0.66	3.2
Lampanyctus intricarius	15.67	750	2.03	2.3	0.63	-0.7	8.52	-0.56	3.31
Lepidion eques	8.98	1880	2.11	3.67	1.74	-1.7	12.88	0.08	3.84
Lepidopus caudatus	17.94	620	2.38	5.07	1.1	-1.39	12.61	0.45	3.82
Lepidorhombus boscii	16.21	800	2.86	3.49	0.59	-1.68	12.38	0.06	3.74
Lepidorhombus whiffiagonis	14.555	700	3.36	3.82	0.69	-1.79	12.86	0.1	4.34
Lesueurigobius friesii	15.035	130	7.41	2.06	0.08	-0.33	8.32	0.51	3.11
Leucoraja circularis	14.995	800	3.41	4.15	1.67	-1.76	3.4	4.1	3.93
Leucoraja fullonica	14.77	550	3.47	4.47	1.87	-1.97	4	4.18	4
Leucoraja naevus	14.665	500	2.32	4.26	1.79	-1.92	3.8	3.94	4.21
Limanda limanda	10.965	200	27.75	3.47	0.95	-1.23	11.95	0.05	3.34
Liparis	8.515	300	15.78	2.74	0.62	-0.53	6.82	0.43	3.7
Liparis liparis	8.515	300	15.78	2.74	0.62	-0.53	6.82	0.43	3.7
Lophius budegassa	15.37	1013	3.18	4.22	1.8	-2.14	12.03	0.59	4.41
Lophius piscatorius	14.61	1000	3.81	4.68	2.02	-2.36	13.92	0.95	4.45
Macroramphosus scolopax	20.14	350	3.47	2.9	0.3	-0.66	6.68	0.02	3.5
Macrourus berglax	5.585	1000	2.48	4.45	2.24	-2.67	10.46	0.39	4.07
Malacocephalus laevis	20.86	1000	5.12	3.32	1.18	-1.61	9.45	0.08	3.81
Maurolicus muelleri	8.26	1524	3.76	1.42	-0.01	-0.25	8.21	0.36	3.01
Melanogrammus aeglefinus	9.655	450	26.28	4.28	1.05	-1.46	13.48	0.34	4.03
Merlangius merlangus	13.5	200	20	3.81	0.52	-1.22	12.03	0.14	4.36
Merluccius merluccius	16.54	1075	6.08	4.33	1.39	-1.98	13.49	-0.01	4.42
Microchirus variegatus	15.08	400	3.11	3.05	0.99	-1.11	12.72	0.17	3.35
Micromesistius poutassou	14.04	3000	3.76	3.49	1.08	-1.32	11.21	0.15	4.13
Microstomus kitt	11.475	200	3.46	3.78	1.3	-1.54	11.59	0.26	3.33
Mola mola	19.71	480	3.84	5.57	1.71	-2.2	18.36	0.27	3.98
Molva dypterygia	14.23	1000	5	4.71	2.02	-2.14	15.44	0.13	4.49
Molva macrophthalma	17.135	1000	2.91	4.59	1.72	-1.96	15	0.08	4.5
Molva molva	11.55	1000	2.6	4.95	1.82	-2.11	16.41	0.07	4.4
Mora moro	8.415	2500	1.19	4.15	1.85	-2.14	13.76	0.14	4.16
Mullus surmuletus	15.35	409	6.56	3.29	0.64	-1.29	10.03	-0.15	3.45

Mustelus	15.025	350	4.42	4.76	0.95	-1.77	2.18	5.69	3.62
Mustelus asterias	15.025	350	4.42	4.76	0.95	-2.19	2.18	5.69	3.62
Myctophum	14.54	1000	5.41	1.77	0.74	-1.01	7.18	-0.57	3.19
Myctophum punctatum	14.54	1000	5.41	1.77	0.74	-1.01	7.18	-0.57	3.19
Myxine glutinosa	8.395	1200	7.18	4.2	1.97	-2.13	3.49	1.94	4.54
Nannobrachium atrum	19.83	1100	2.19	2.25	0.63	-0.81	8.31	-0.5	3.3
Notacanthus bonaparte	8.49	2000	3.52	4.15	1.53	-2.19	10.25	0.28	3.93
Notoscopelus kroyeri	10.08	1000	3.38	2.39	0.8	-1.09	8.49	-0.47	3.17
Pagellus acarne	19.28	500	3.57	3.33	0.43	-1.37	12	-0.03	3.81
Pagellus bogaraveo	16.005	700	4.37	3.76	1.04	-2.02	12.94	0.16	4.21
Pagrus pagrus	22.295	250	6.24	4.12	0.69	-1.75	12.42	-0.12	3.86
Pegusa lascaris	19.765	350	9.94	3.38	1.08	-1.06	12.72	0.27	3.29
Petromyzon marinus	13.36	4099	9.33	4.39	1.69	-1.99	11.87	0.07	3.84
Pholis gunnellus	9.28	100	8.89	3.05	0.36	-1.07	5.66	0.61	3.35
Phrynorhombus norvegicus	11.37	200	2.98	3.34	0.63	-1.1	12.14	0.03	3.83
Phycis blennoides	15.01	1200	3.93	4.07	1.15	-1.55	14.06	-0.19	3.79
Pleuronectes platessa	10.935	500	27.87	4.11	1.21	-1.95	11.86	0.69	3.59
Pollachius pollachius	22.68	200	4.96	4.51	1.24	-1.68	13.9	0.15	4.32
Pollachius virens	9.69	364	5.79	4.78	1.51	-1.98	15.08	0.14	4.31
Polymetme corythaeola	23.26	800	5.06	1.85	-0.05	0.04	8.97	-0.01	3.57
Polymetme thaeocoryla	9.465	1400	1.22	1.75	-0.12	0.12	8.79	-0.06	3.57
Polyprion americanus	17.86	600	3.76	4.87	2.19	-2.57	15.16	0.72	3.92
Pomatoschistus minutus	12.655	200	28.1	1.92	-0.13	-0.23	7.88	0.09	3.22
Pomatoschistus norvegicus	10.79	325	6.31	1.88	-0.12	-0.22	7.29	-0.13	3.23
Prionace glauca	21.385	1000	2.74	5.77	1.83	-2.07	3.89	6.05	4.35
Raja brachyura	14.915	380	3.14	4.66	1.99	-2.1	3.95	4.44	3.84
Raja clavata	15.195	1020	5.02	4.6	1.94	-2.09	4.28	4.17	3.84
Raja microocellata	12.905	100	1.8	4.73	2.07	-2.23	4.24	4.3	3.94
Raja montagui	14.96	530	3.23	4.23	1.65	-1.64	3.57	4.1	3.88
Sardina pilchardus	15.29	100	4.5	2.97	0.39	-0.91	10.42	0.43	3.06
Scomber colias	21.16	200	5.51	3.73	0.65	-1.38	12.21	-0.05	3.79
Scomber scombrus	14.605	1000	30.5	3.79	0.55	-1.13	12.4	0.11	3.63
Scomberesox saurus saurus	14.79	30	6.83	3.69	0.63	-0.53	8.93	0.83	3.91
Scophthalmus maximus	14.28	70	28.37	4.08	0.13	-1.38	15.54	0.04	4.36
Scophthalmus rhombus	14.03	80	23.89	3.82	1.01	-0.98	14.19	0.23	4.42
Scorpaena loppei	19.42	200	2.53	2.46	0.12	-0.85	8.77	-0.11	3.56
Scorpaena porcus	18.56	800	5.02	3.17	0.41	-1.6	10.57	-0.07	3.92
Scorpaena scrofa	22.19	500	6.91	3.88	1.16	-2.21	12.05	-0.08	4.25
Scyliorhinus canicula	15.47	800	4.15	4.08	1.23	-1.7	3.44	4.46	3.82
Scyliorhinus stellaris	16.07	400	4.47	4.4	1.36	-1.74	2.61	5.03	4.03
Seriola	23.615	360	5.17	5.02	0.98	-1.51	14.93	0.31	4.5
Serranus	21.2825	300	5.685	3	0.67	-1.36	10.59	-0.215	3.41
Serrivomer beanii	16.71	6000	4.1	4	1.32	-1.56	10.79	0.47	3.67
Solea solea	14.615	200	26.25	3.71	1.02	-1.2	11.95	0.22	3.21
Spondyliosoma cantharus	18.38	300	6.16	3.63	0.74	-1.51	11.87	0.09	3.34
Sprattus sprattus	25	150	31.5	2.61	0.26	-0.67	9.44	0.12	3.14
Squalus acanthias	27.63	1460	5.03	4.61	2.26	-2.45	1.76	5.55	4.37
Stomias boa boa	14.975	2173	4.9	2.67	0.6	-0.75	9.27	0.08	3.96
Synaphobranchus kaupii	13.685	4800	4.04	4.03	1.34	-1.58	11.39	0.03	4.09
Syngnathus acus	14.935	110	7.98	3.05	0.02	-0.45	5.24	0.65	3.33
Syngnathus phlegon	20.34	30	2.36	3.19	0.15	-0.52	5.68	0.32	3.48
Tetronarce nobiliana	19.585	800	6.19	4.46	1.89	-2.14	3.68	5.3	4.5
Torpedo marmorata	20.51	370	7.56	4	1.61	-1.92	2.71	4.63	4.5
Trachurus trachurus	14.94	1050	4.41	3.65	1.11	-1.59	12.11	-0.09	3.71
Trachyrincus scabrus	8.61	1700	3.95	3.67	1.3	-1.71	9.77	0.14	3.64
Trigla lyra	21.21	700	7.95	3.92	1.38	-1.77	11.52	0.34	3.65
Trigloporus lastoviza	19.7	150	6.98	3.54	0.85	-1.03	9.82	0.31	3.49
Trisopterus esmarkii	10.6	300	3.45	3.12	0.27	-0.71	11.04	0.09	3.24
Trisopterus luscus	13.1	100	2.96	3.81	0.34	-0.98	12.71	0.09	3.73
Trisopterus minutus	11.905	440	3.47	3.26	0.28	-0.93	10.15	0.06	3.73
Xenodermichthys copei	16.785	1230	3.69	3.16	0.93	-1.14	8.17	0.59	3.48
Zeugopterus punctatus	11.515	50	3.14	3.34	0.64	-1.09	12.24	-0.001	3.84
Zeus faber	18.05	400	3.86	4.07	1.12	-1.63	10.66	0.68	4.5

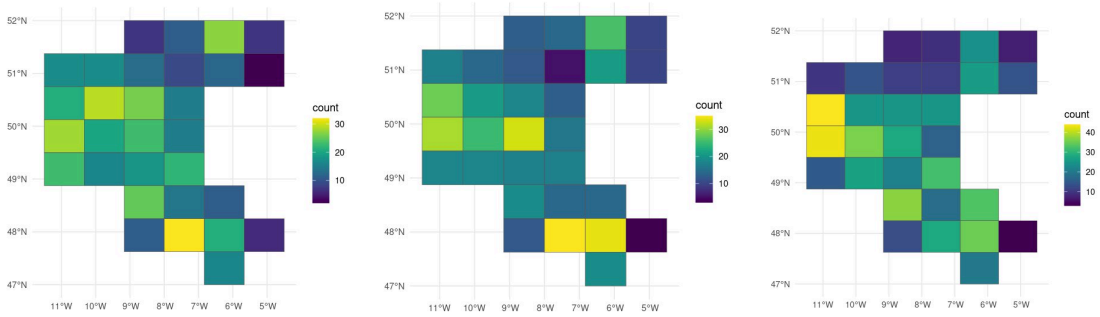
853

854

Appendix 3 Survey spatio-temporal coverage by decades

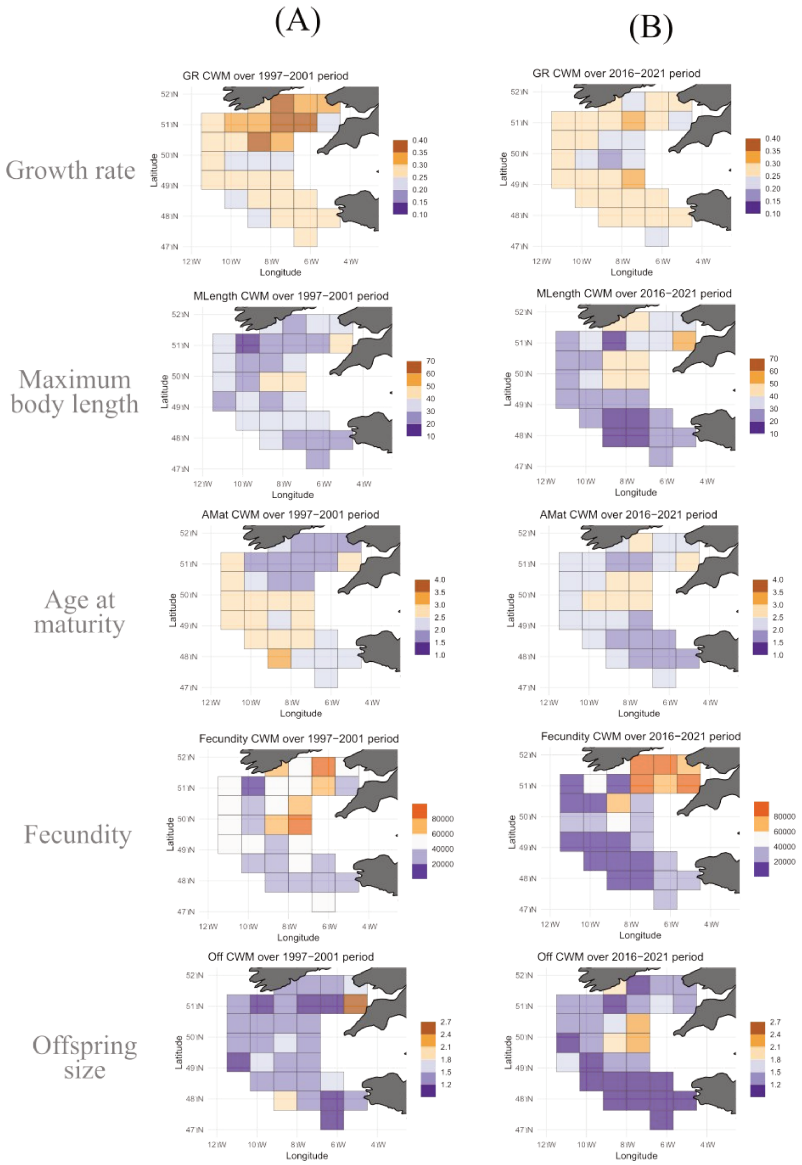
Number of station sampled by rectangles between 1997 and 2004 (A), 2005 and 2012 (B) and 2013 and 2022 (C), minimum numbers of stations sampled by rectangles were respectively 2, 3 and 3. The stations kept in the analysis needed to be sampled at least once by time period and at least one third of the total number of years.

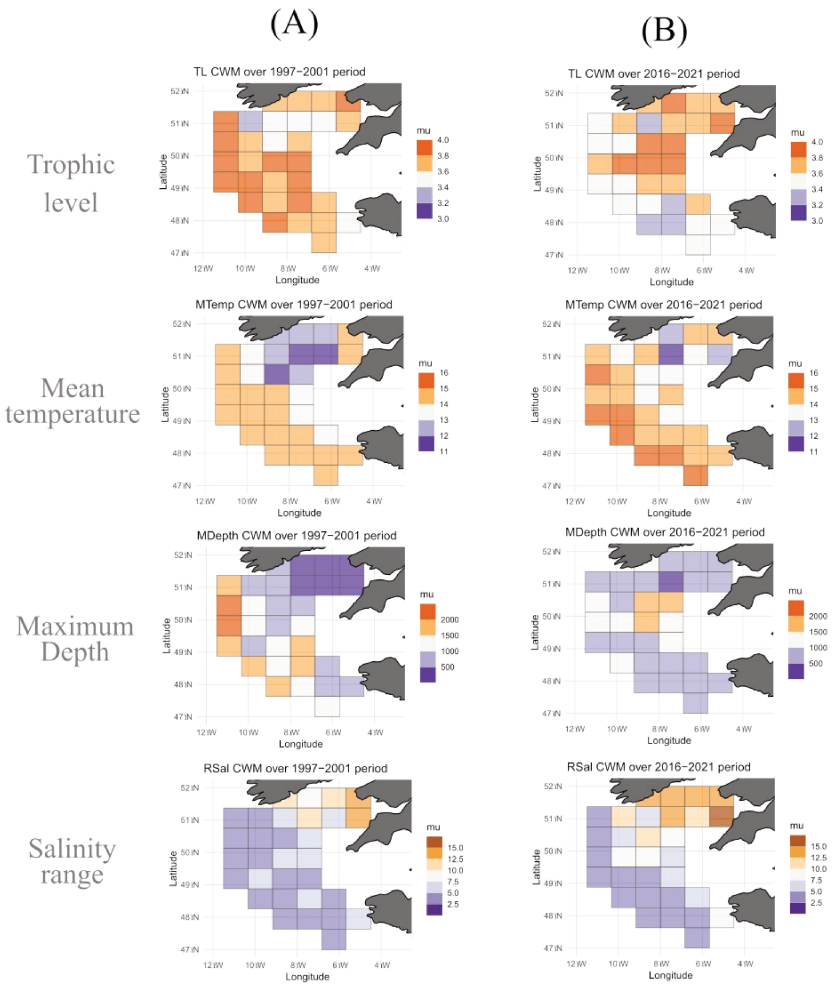
(A) (B) (C)



Appendix 4 Functional traits Community weighted mean

Figure 1 Fish functional community weighted mean of functional traits spatial distribution over the 1997-2001 period (A) and the 2016-2021 period (B)



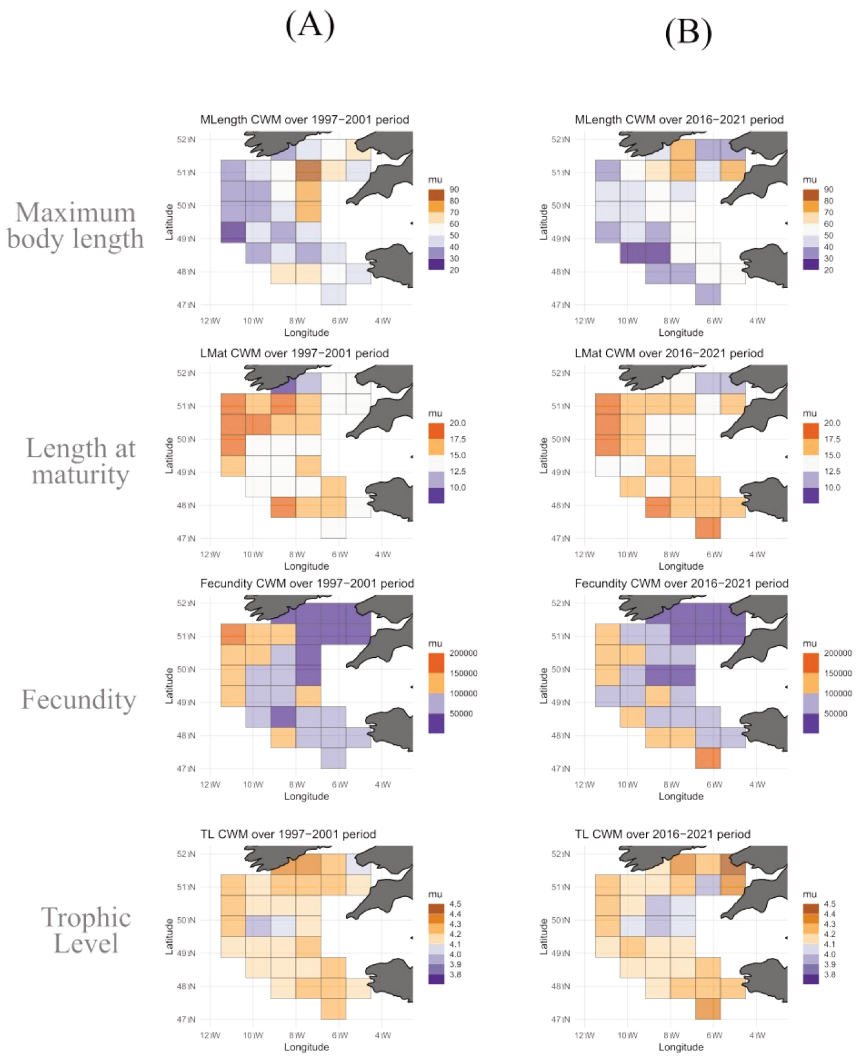

(A)
(B)
Trophic level
Mean temperature
Maximum Depth
Salinity range
TL CWM over 1997–2001 period
TL CWM over 2016–2021 period
MTemp CWM over 1997–2001 period
MTemp CWM over 2016–2021 period
MDepth CWM over 1997–2001 period
MDepth CWM over 2016–2021 period
RSal CWM over 1997–2001 period
RSal CWM over 2016–2021 period
Latitude
Longitude
mu

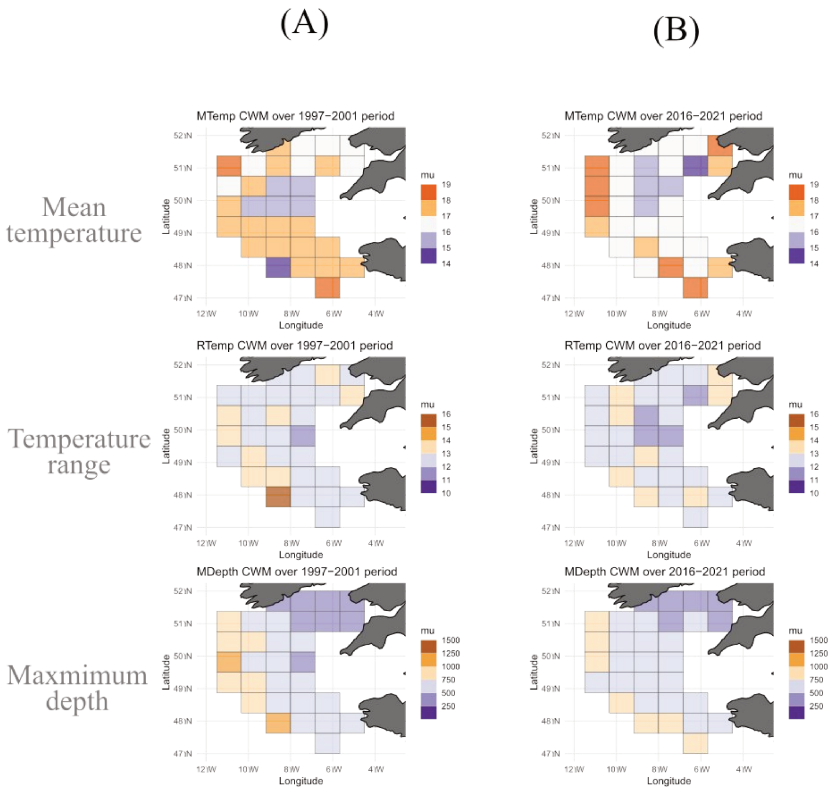
891

892

893

Figure 2 Cephalopods community weighted mean of functional traits spatial distribution over the 1997-2001 period (A) and the 2016-2021 period (B)




(A)
(B)
Mean temperature
Temperature range
Maxmimum depth
MTemp CWM over 1997−2001 period
MTemp CWM over 2016−2021 period
RTemp CWM over 1997−2001 period
RTemp CWM over 2016−2021 period
MDepth CWM over 1997−2001 period
MDepth CWM over 2016−2021 period
Latitude
Longitude
mu

919

920

921

Appendix 5

Random forest response curves for the main environmental variable and maps of environmental variable local contributions plotted on the spatial grid by trait CWM .

Environmental variable : S: Salinity; BT: Bottom temperature; PP: Primary production; pH: pH; Depth: Depth; Sub1: Substrate. x: annual estimate; y: seasonal estimate; med: median; mean: mean: min: minimum; max: maximum.

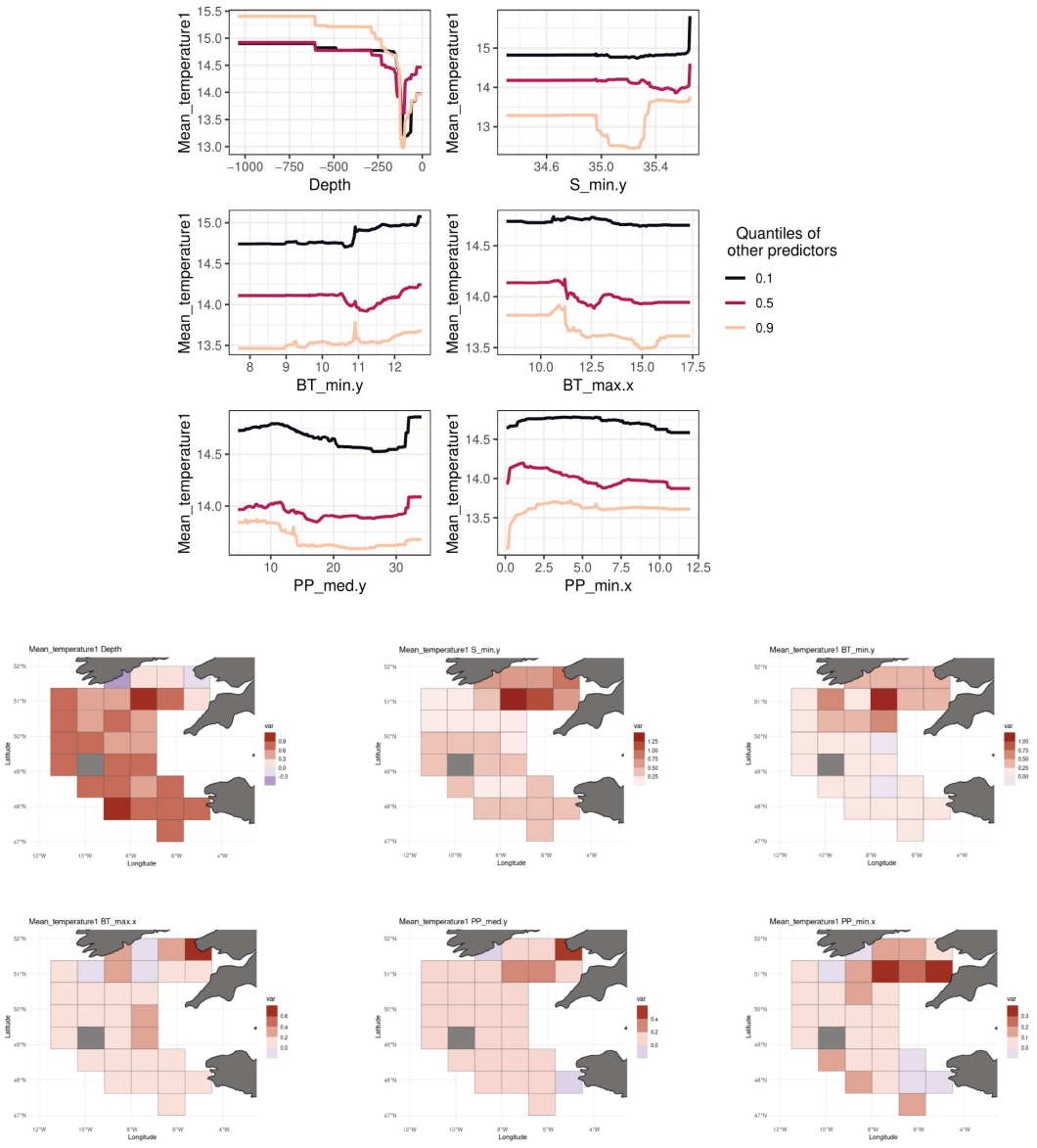
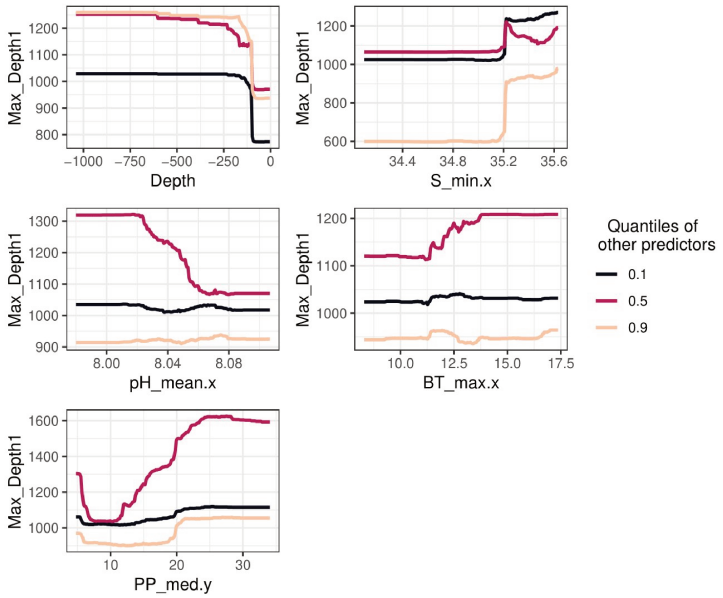
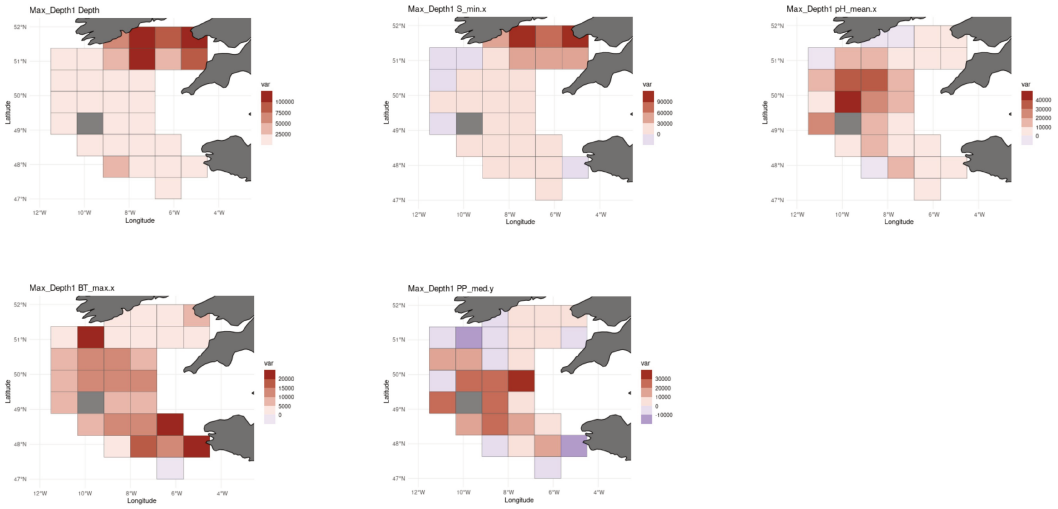


Figure 1 Fish Mean temperature CWM



931

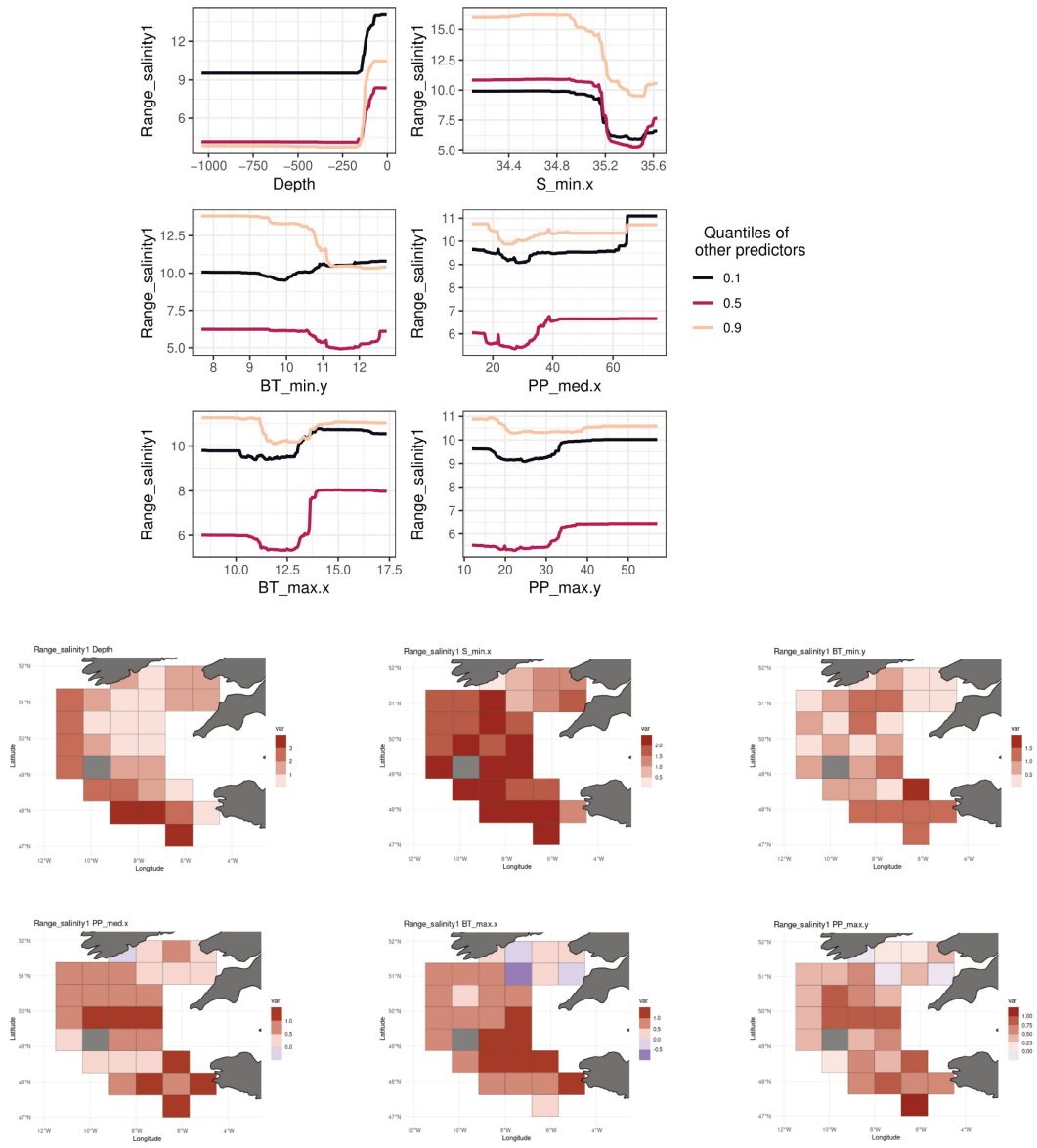


932

933 **Figure 2** Fish Maximum depth CWM

934

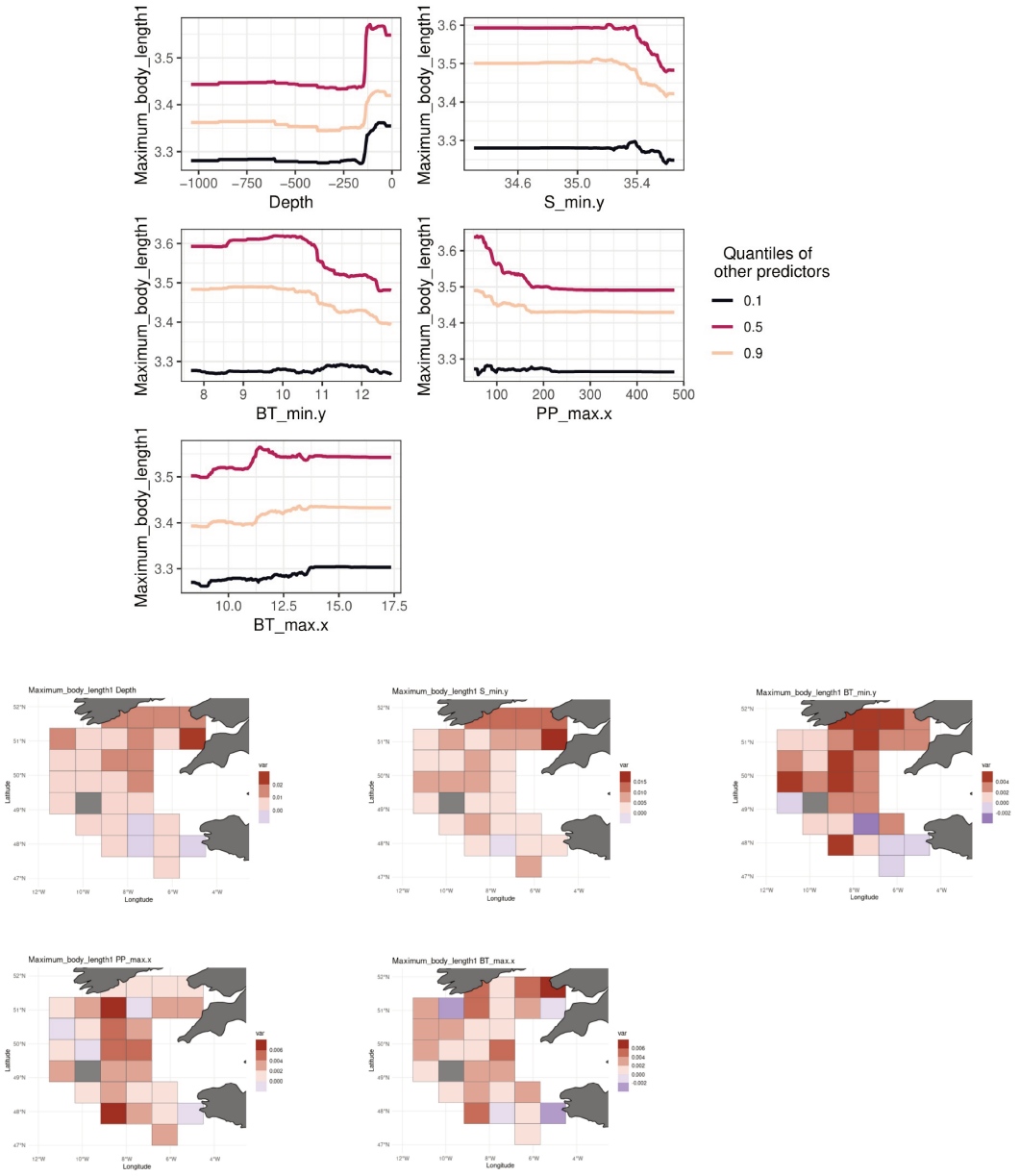
935



936

937 **Figure 3** Fish salinity range CWM

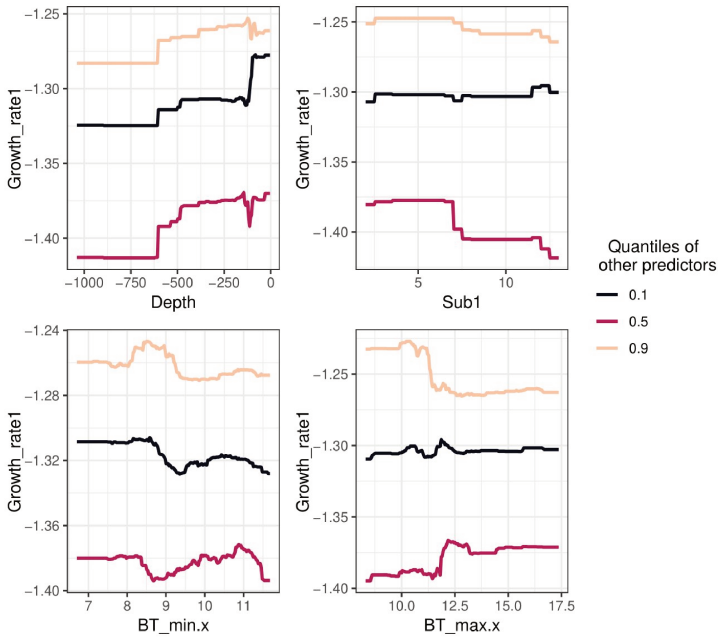
938



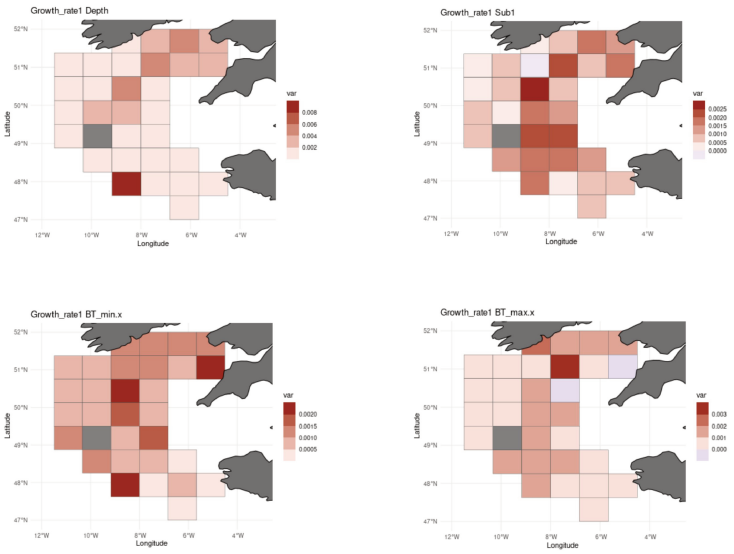
939

940 **Figure 4** Fish maximum body length CWM

941



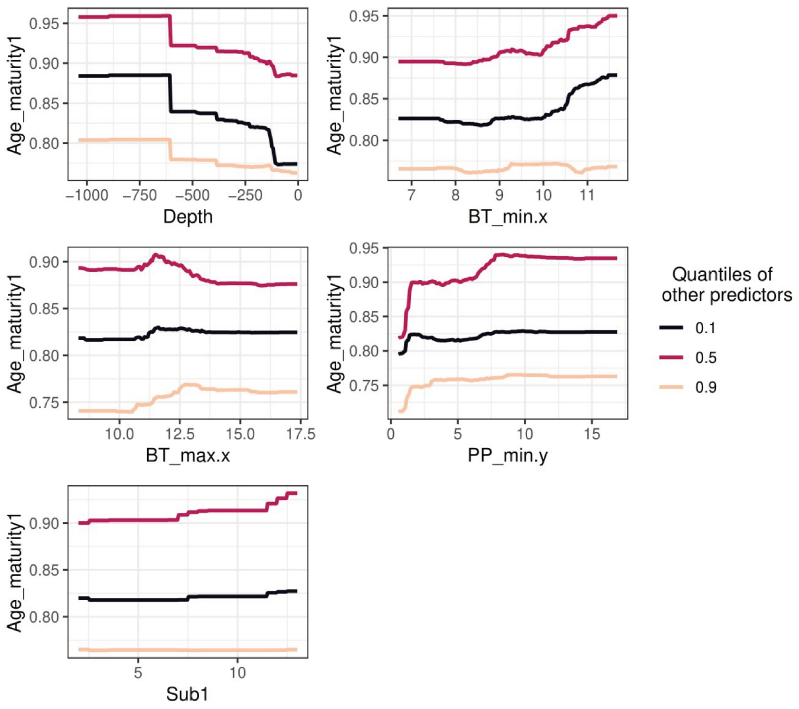
942



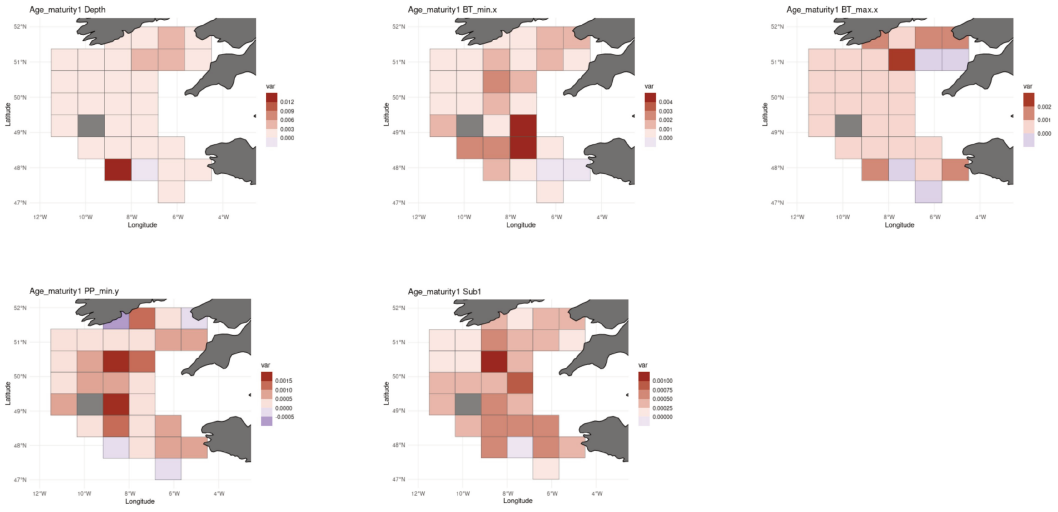
943

944 **Figure 5** Fish growth rate CWM

945



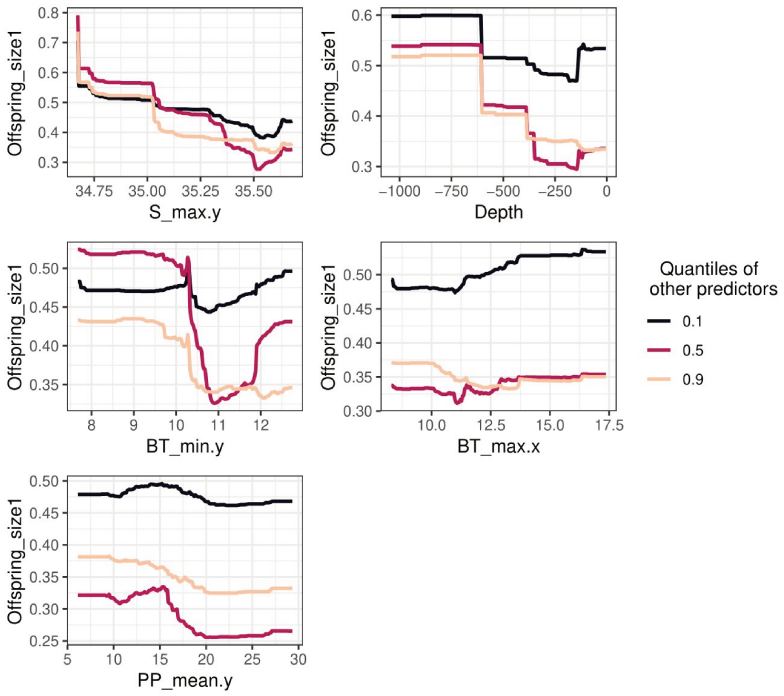
946



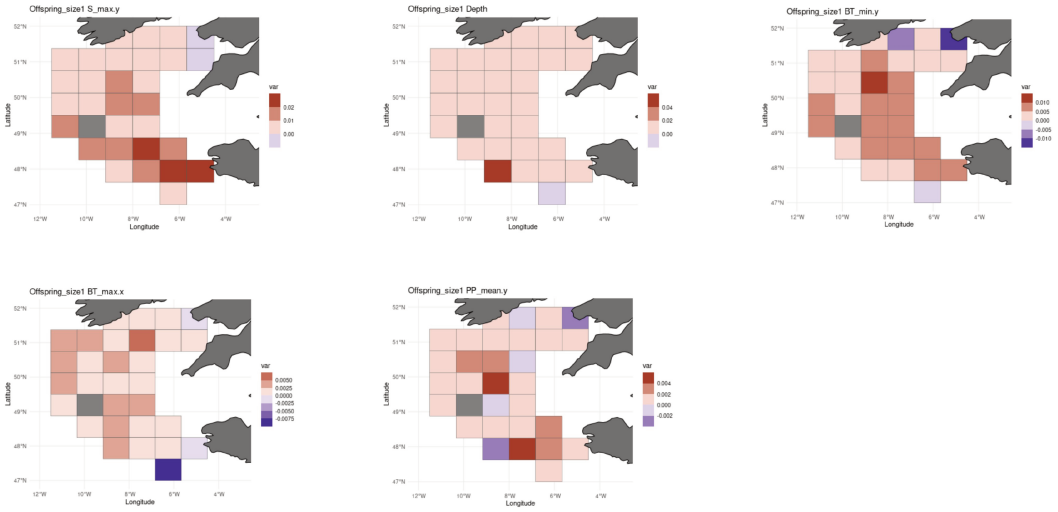
947

948 **Figure 6** Fish age at maturity CWM

949



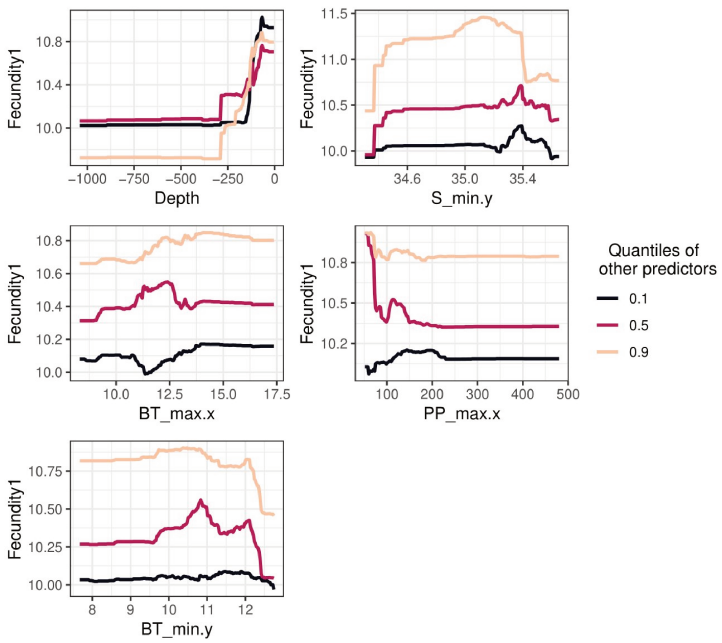
950



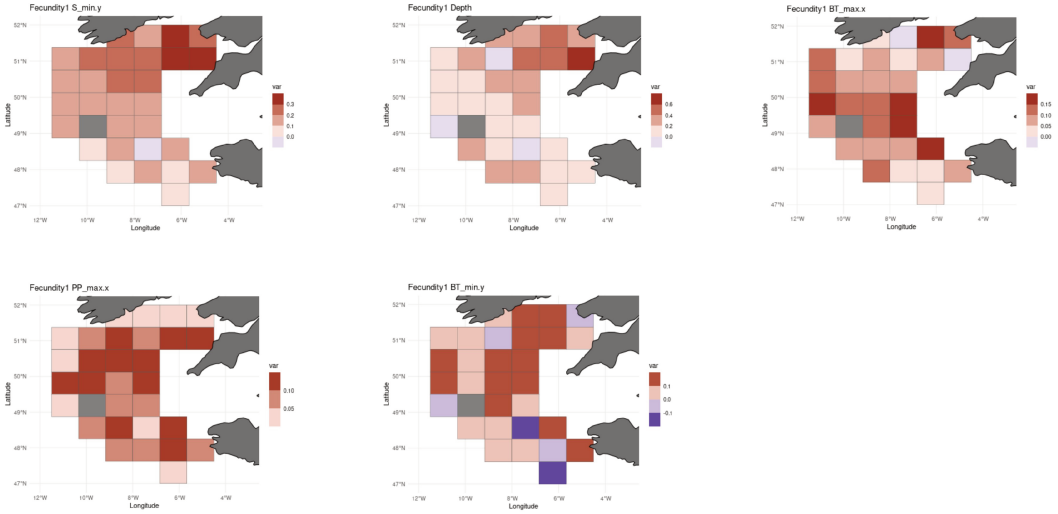
951

952 **Figure 7** Fish offspring size CWM

953



954



955

956 **Figure 8** Fish fecundity CWM

957

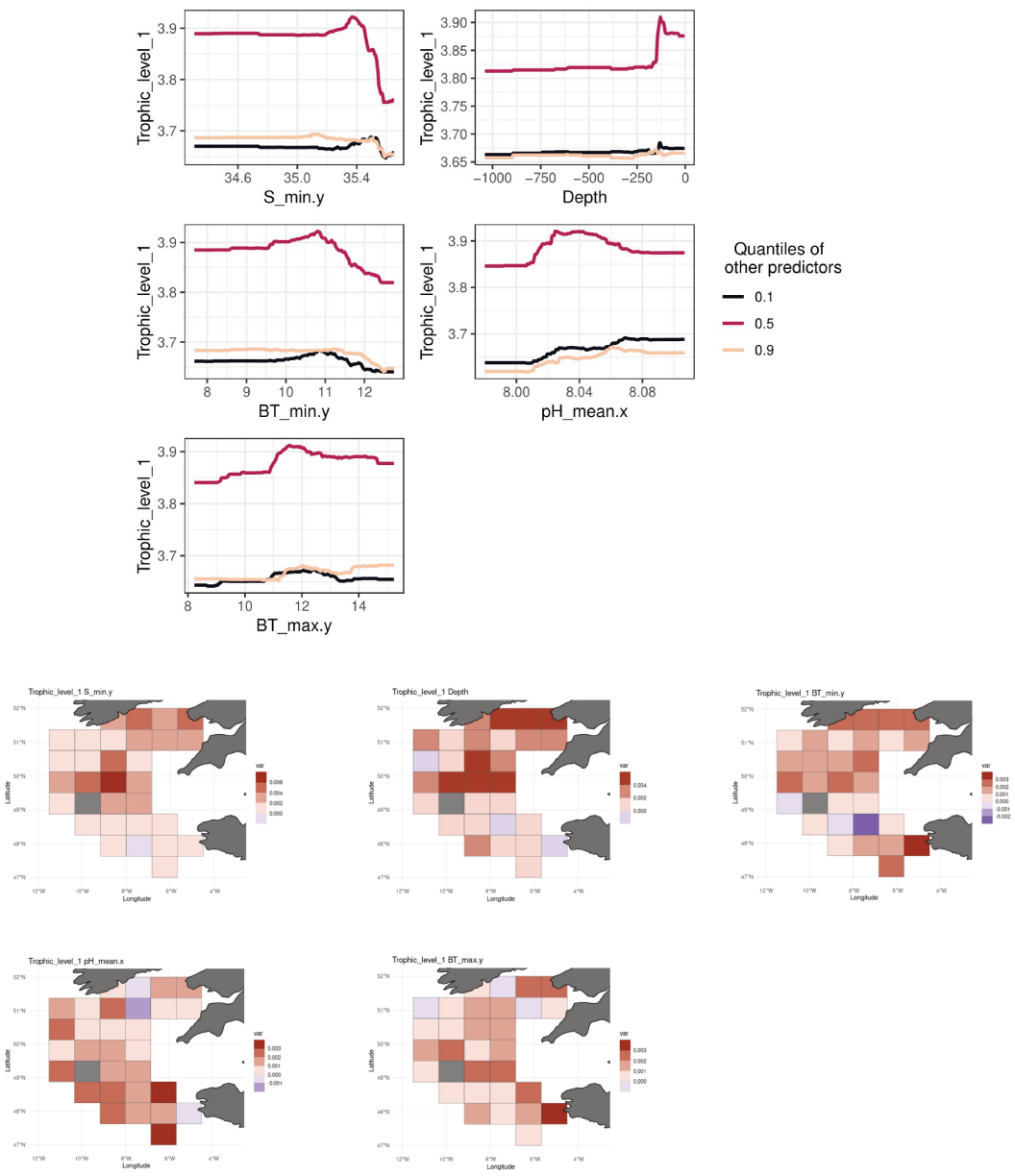
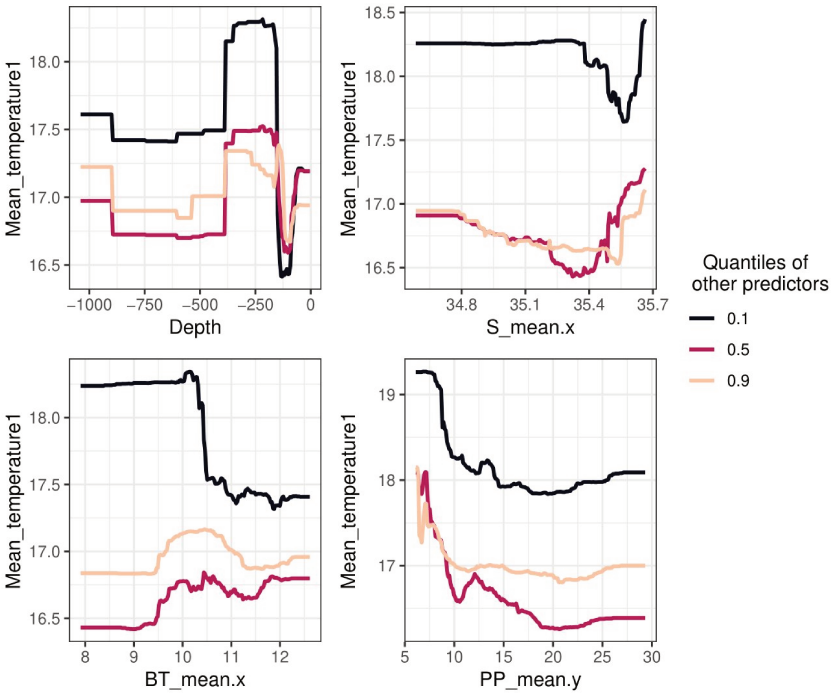


Figure 9 Fish trophic level CWM



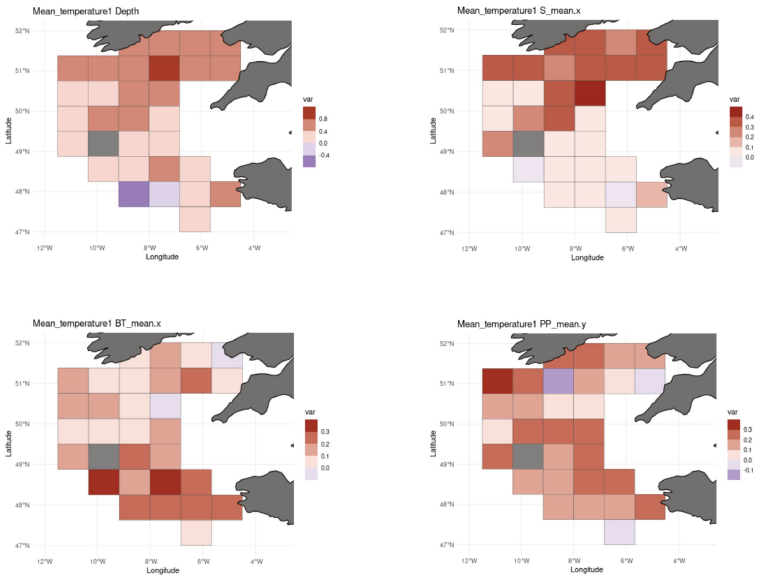
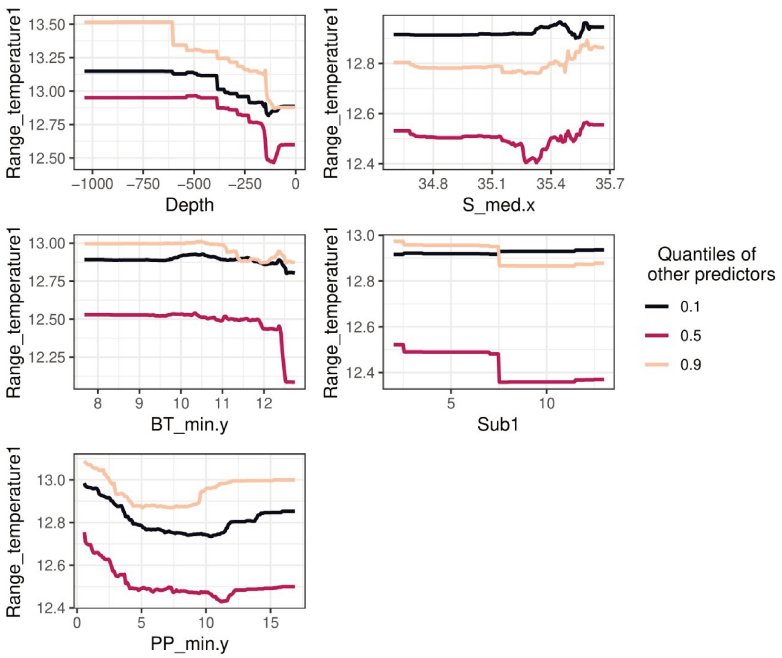


Figure 10 Cephalopod mean temperature CWM



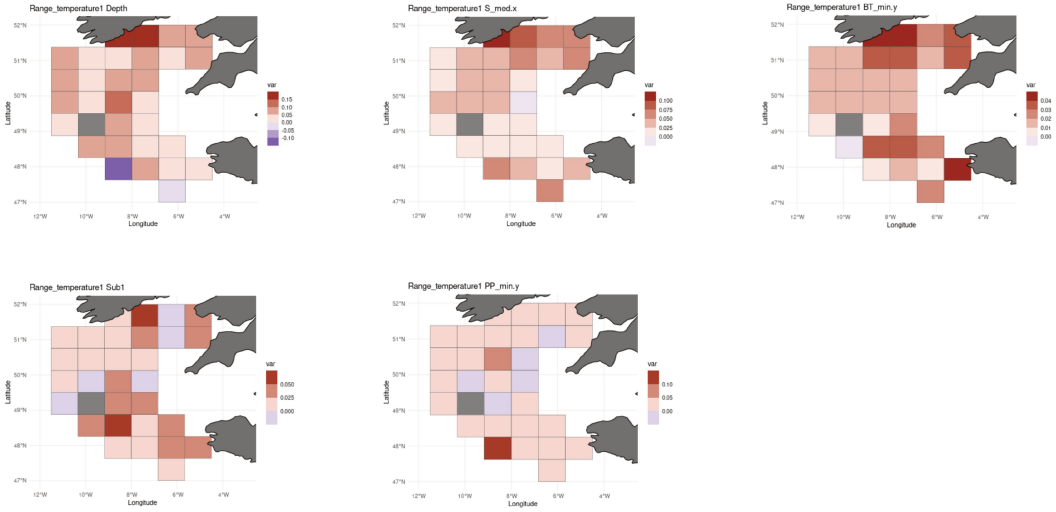
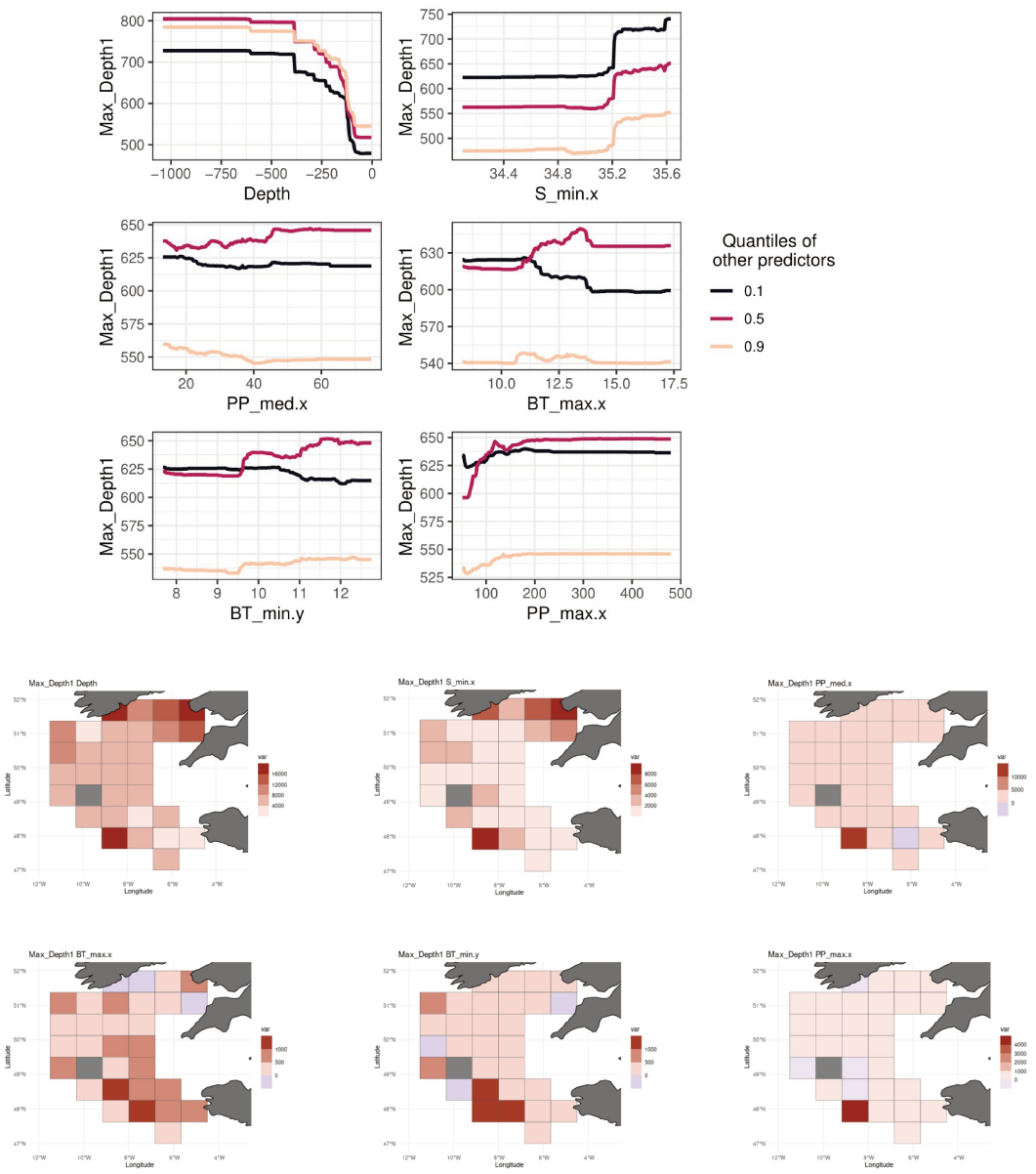


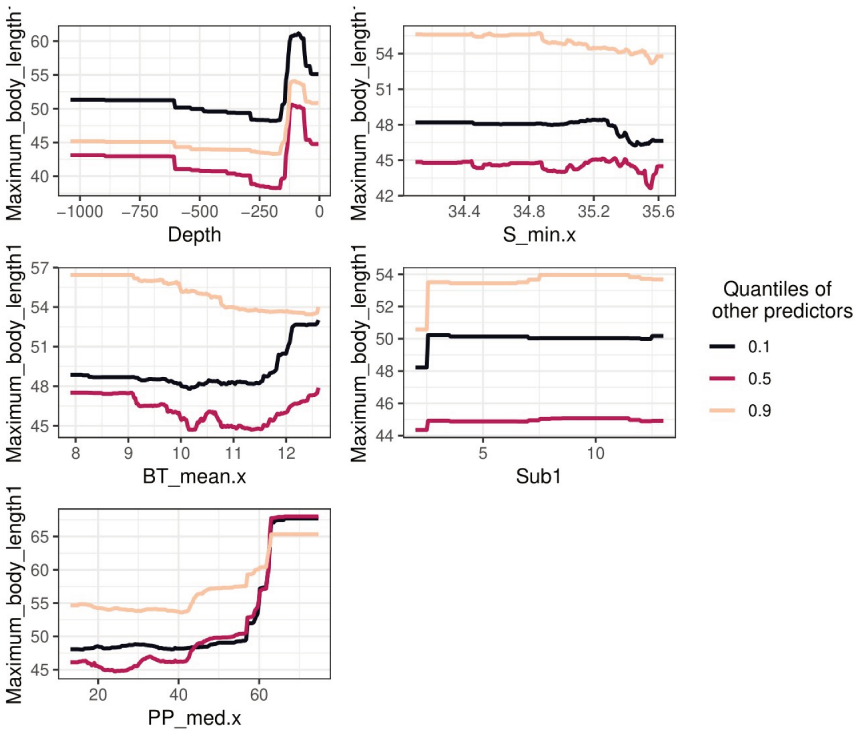
Figure 11 Cephalopod temperature range CWM



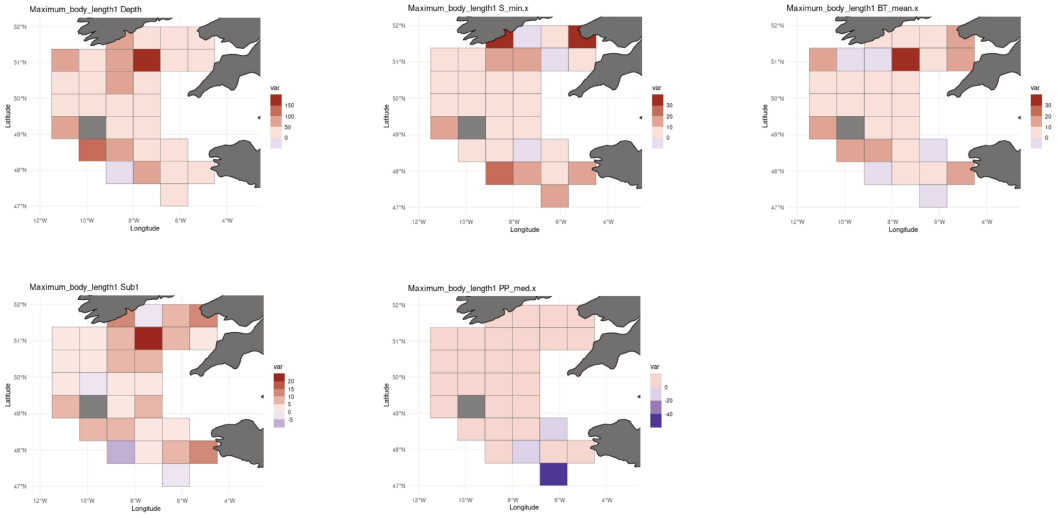
971

972 **Figure 12** Cephalopod maximum depth CWM

973



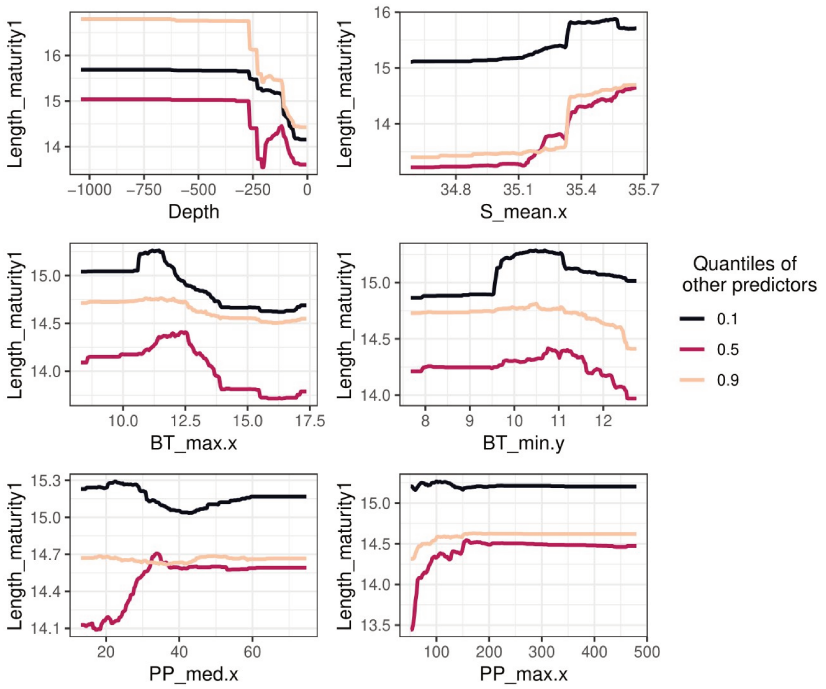
974



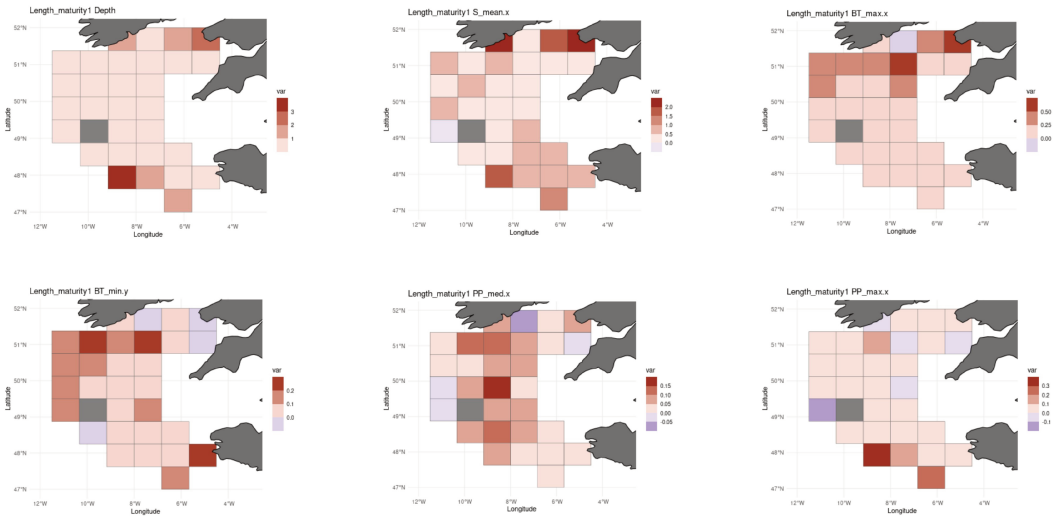
975

976 **Figure 13** Cephalopod maximum body length CWM

977



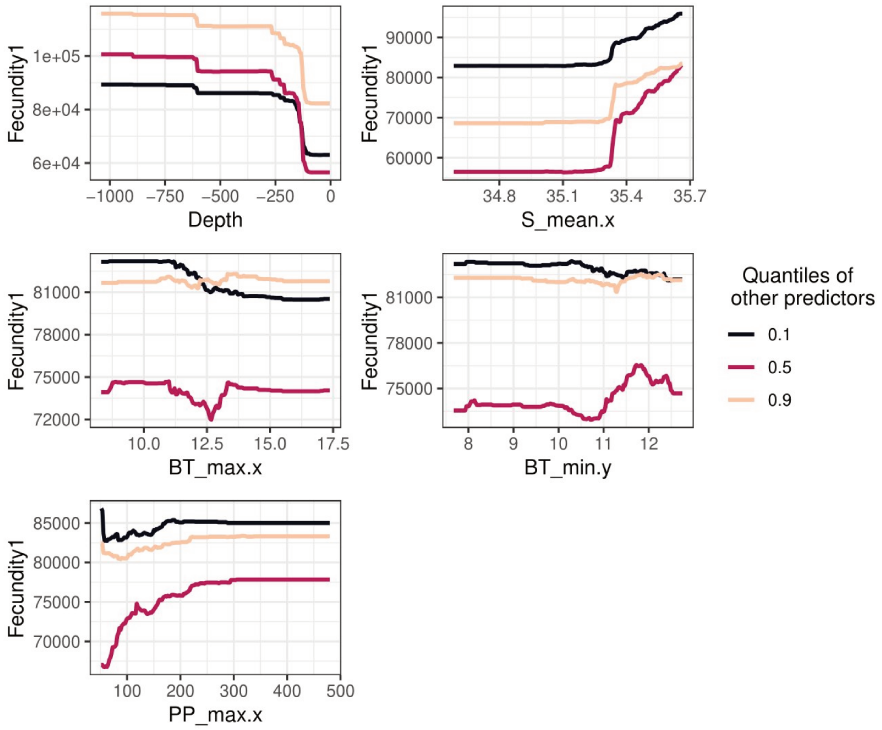
978



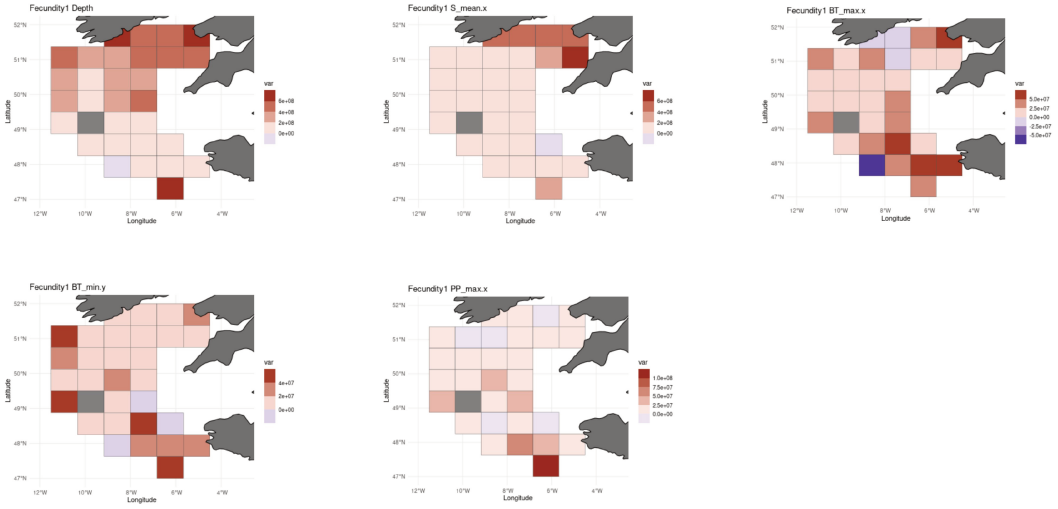
979

980 **Figure 14** Cephalopod length at maturity CWM

981



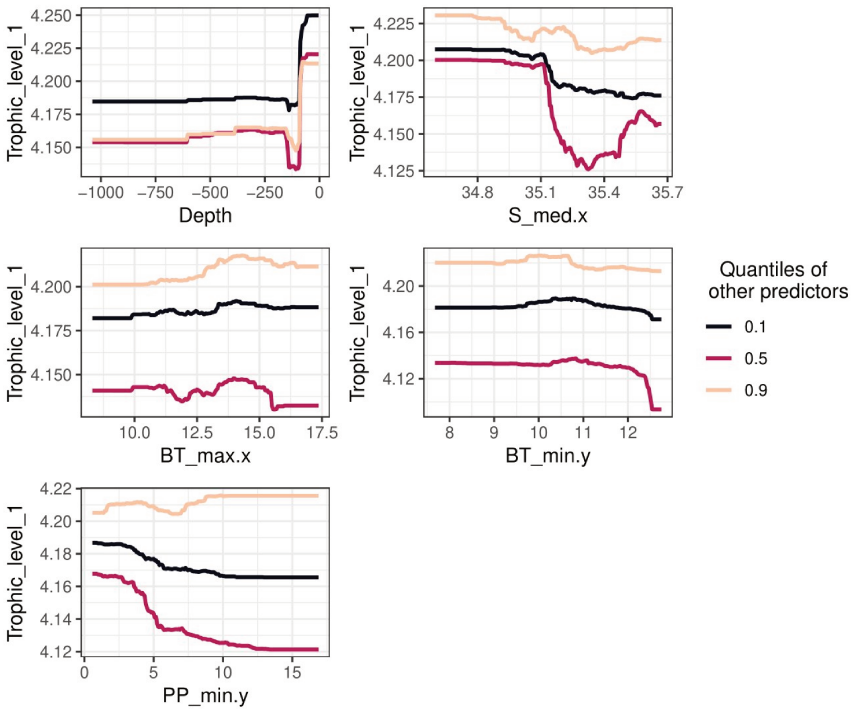
982



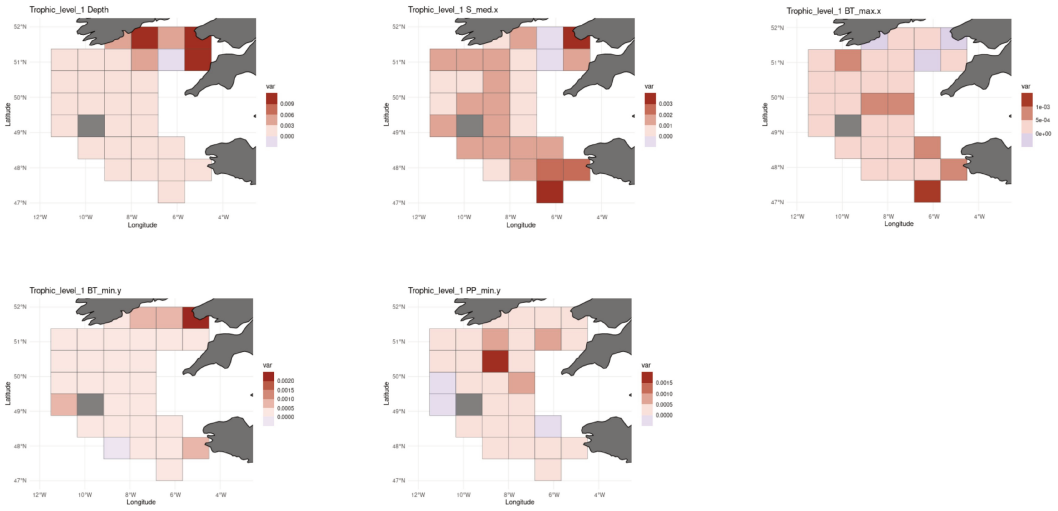
983

984 **Figure 15** Cephalopod fecundity CWM

985



986



987

988 **Figure 16** Cephalopod trophic level CWM

989

Chapitre 8

Annexe 2

Check for updates

Received: 28 July 2023 | Accepted: 2 November 2023

DOI: 10.1002/ece3.10744

Ecology and Evolution Open Access WILEY

RESEARCH ARTICLE

Boreal and Lusitanian species display trophic niche variation in temperate waters

Morgane Amelot[1,2] | Marianne Robert[2] | Maud Mouchet[1] | Dorothée Kopp[2]

[1]Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Paris, France

[2]UMR DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), IFREMER, INRAE, Institut Agro, Plouzane, France

Correspondence
Morgane Amelot, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS- Sorbonne Université, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Paris, France.
Email: morgane.amelot@mnhn.fr

Abstract

Climate change has non-linear impacts on species distributions and abundance that have cascading effects on ecosystem structure and function. Among them are shifts in trophic interactions within communities. Sites found at the interface between two or more biogeographical regions, where species with diverse thermal preferenda are assembled, are areas of strong interest to study the impact of climate change on communities' interactions. This study examined variation in trophic structure in the Celtic Sea, a temperate environment that hosts a mixture of cold-affiliated Boreal species and warm-affiliated Lusitanian species. Using carbon and nitrogen stable isotope ratios, trophic niche area, width, and position were investigated for 10 abundant and commercially important demersal fish species across space and time. In general, the niches of Boreal species appear to be contracting while those of Lusitanian species expand, although there are some fluctuations among species. These results provide evidence that trophic niches can undergo rapid modifications over short time periods (study duration: 2014–2021) and that this process may be conditioned by species thermal preferenda. Boreal species displayed spatial variation in trophic niche width and seem to be facing increased competition with Lusitanian species for food resources. These findings underscore the need to utilize indicators related to species trophic ecology to track the ecosystem alterations induced by climate change. Such indicators could reveal that the vulnerability of temperate ecosystems is currently being underestimated.

KEYWORDS
Celtic Sea, climate change, competition, habitat suitability, isotopes, thermal preferenda, trophic structure

TAXONOMY CLASSIFICATION
Functional ecology, Global change ecology, Trophic interactions

1 | INTRODUCTION

Marine ecosystems worldwide are responding to climate change at various biological scales, from organisms to communities (Koenigstein et al., 2016; Scheffers et al., 2016). These impacts are not experienced equally by all marine species, resulting in the reorganization of species interactions and ecosystem structure. Indeed, the magnitude and speed of global warming's influence are locally

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2023 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

dependent on marine environment spatial heterogeneity (e.g., currents and water stratification), which results in differential species exposure to climate change (García Molinos et al., 2017; Pinsky et al., 2013). Furthermore, species are reacting to climate change in a way that is shaped by their vulnerabilities, which are determined by their habitats spatial continuity and dispersal barriers (Keith et al., 2011; McHenry et al., 2019), as well as their life history traits such as their mobility and thermal preferenda (Sunday et al., 2015). Because species differ in their vulnerability (i.e., degree of exposure and sensitivity) to climate change, the result is non-linear and hardly predictable changes in ecosystem structure and function (Johnson et al., 2011; Williams et al., 2008).

The world's biogeographical regions will experience global warming differently (e.g., Arctic Amplification, Previdi et al., 2021), which should lead to different responses in species diversity, abundance, and interactions. Polar regions are predicted to experience important changes in species composition, given that species will not be able to move to higher latitudes to remain in the same water temperature range. Tropical waters are expected to suffer from high levels of local extinction, given that many native species have a very narrow window of thermal tolerance whose upper limit is close to the habitat's maximum temperature (Cheung et al., 2009; Doney et al., 2012). Thus, temperate waters are often considered to be less vulnerable regions. However, areas found at the interface of two or more biogeographical regions are areas where species with a range of thermal preferenda are assembled. Some occur at their southern distribution limit, while others occur at their northern distribution limit. Species might be acclimated to broader temperature ranges (McKenzie et al., 2021; Sandersfeld et al., 2017), which means their biodiversity and abundance could be less impacted by global warming compared to those of species in regions where thermal conditions are more homogenous. As such, these areas present a unique opportunity for studying the impact of climate change on species and community interactions. Moreover, future temperature changes in these areas are likely to benefit at least one of the biogeographic communities present (Rijnsdorp et al., 2009), and the resulting increase in diversity or abundance could mask adverse effects on other biogeographical groups (Elahi et al., 2015; Hillebrand et al., 2018). Additionally, stability in species composition does not always translate into stability in species interactions, which could become reorganized as a consequence of slight changes in population sizes or species distributions (Harley et al., 2006). Structural changes are likely to be amplified in the near future as climate change has ever-larger impacts on species diversity and abundance. Indeed, species are moving poleward at faster speeds in marine than terrestrial ecosystems (i.e., $72 \pm 13.5\,km\,dec^{-1}$ against $6.1 \pm 2.4\,km\,dec^{-1}$; Poloczanska et al., 2013, 2016). At a finer spatial scale, these areas located at the interface between two or more biogeographical regions, especially in temperate waters like the Celtic Sea, might crystallize impacts on species and interactions between biogeographical groups.

At higher biological scales, climate change will likely modify species distributions in such a way that both species and their trophic interactions will be affected. The study of trophic niche variations allows for the determination of changes in predator interactions with their prey as well as with their competitors (Fuhrmann et al., 2017; Gulka et al., 2017). Climate change has diverse impacts on trophic niches, from shifting their position (displacement) or their width (expansion/contraction) to altering their relationships with each other (segregation/overlap) (Kingsbury et al., 2020). For instance, Kingsbury et al. (2020) studied variability in the niches of tropical and temperate fish species along a latitudinal gradient in the Southern Hemisphere. It was found that in regions where species of both thermal affinities co-occurred, tropical species exhibited their largest niche area at the lowest latitudes, where the temperate niche area was the smallest, and conversely, temperate species niche area was the largest at higher latitudes, where the tropical niche area was the smallest. Trophic niche variation arising from environmental changes (e.g., niche width contraction or expansion) might also be occurring in a given area over time (Bond & Lavers, 2014; Ogilvy et al., 2022). Such spatial and temporal shifts are expected to become more frequent in the coming years as the impacts of climate change increase in magnitude and influence prey and predator alike.

The Celtic Sea is a temperate sea that gathers species with different biogeographic affinities linked to their thermal preferenda. It hosts Boreal species, generally found in colder waters, and Lusitanian species, generally found in warmer waters (Engelhard et al., 2011). In this area, climate change influence on species abundance and composition has already been investigated, but the effects on ecosystem trophic structure have yet to be studied (Eme et al., 2022; Hernvann et al., 2020; Lauria et al., 2012; Mérillet et al., 2020; Ter Hofstede et al., 2010). Isotopic niches investigation through the analysis of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope signatures offers an integrative reflect of species dietary patterns over intermediate time periods that overcome daily-based prey availability (Layman et al., 2007; Nielsen et al., 2018). In the temperate waters of the Northern Hemisphere, climate change is expected to cause trophic niche contractions for Boreal species and trophic niche expansions for Lusitanian species. Several factors may be behind niche contractions. First, warmer water temperatures may result in an increased abundance of Lusitanian species, augmenting the predation pressure exerted by these species and, consequently, decreasing the prey available to Boreal species through competition for food (Lancaster et al., 2017). Second, niche contraction could be caused by a reduction in suitable habitat surfaces (Kitchel et al., 2022). The density of Boreal predator species might decline at sites that are less thermally suitable than in the past, causing niche contraction at these locations (Riverón et al., 2021). Areas offering distinct feeding opportunities might also become less suitable for Boreal species, triggering the inaccessibility of particular prey species (Tunney et al., 2014). Finally, and more broadly, as for predators, the spatial distribution and abundance of prey could also be affected by climate change, which would restrict their accessibility to predators within a given area (Durant et al., 2019).

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

This study thus explored whether trophic niche width and position changed for fish species in an area gathering species with various biogeographic affinities over a relatively short time period (2014–2022), taking into account species thermal preferenda and depth.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Data collection and processing

Four Boreal species (cod: *Gadus morhua*, haddock: *Melanogrammus aeglefinus*, blue whiting: *Micromesistius poutassou*, and plaice: *Pleuronectes platessa*) and six Lusitanian species (megrim: *Lepidorhombus whiffiagonis*, black bellied angler: *Lophius budegassa*, European angler: *Lophius piscatorius*, whiting: *Merlangius merlangus*, hake: *Merluccius merluccius*, and sole: *Solea solea*) were sampled in the Celtic Sea during the EVHOE campaign (*EValuation des ressources Halieutiques de l'Ouest de l'Europe*), which was part of the International Bottom Trawl Survey (Duhamel et al., 2014; Laffargue et al., 2021, 2022; Leaute et al., 2015, 2016). This campaign took place in November and December. Samples were collected with a GOV (Grande Ouverture Verticale) demersal trawl, which was towed for 30 min at a mean speed of 3.5 knots by R/V Thalassa. Sampling took place in two different zones (Day et al., 2019): Zone 1 was coastal and had a maximum depth of 127 m, and Zone 2 was farther out to sea and had a maximum depth of 177 m (Figure 1). The objective was to sample 10 individuals per species per zone; however, given the reality of species spatial distributions, achieving this target was not always possible (Appendix S1).

A total of 553 fish and 61 primary consumers (*Pecten maximus*) were collected over two time periods (Appendix S1): a 3-year span from 2014 to 2016 (hereafter 2014, Robert et al., 2022) and a 2-year span from 2021 to 2022 (hereafter 2021). The primary consumers were used to establish the isotopic baseline.

White dorsal muscle was collected from the fish, and abductor muscle was collected from the bivalve primary consumers. All samples were kept frozen until they could be processed in the laboratory. Then, they were oven dried (60°C for 48 h) and ground into a homogeneous powder using a mixer mill. Their stable isotope ratios of carbon ($^{13}C/^{12}C$, hereafter $\delta^{13}C$) and nitrogen ($^{15}N/^{14}N$, hereafter $\delta^{15}N$) were determined by the Stable Isotopes in Nature Laboratory (University of New Brunswick, Canada) using a Carlo Erba NC2500 Elemental Analyzer.

2.2 | Data analysis

2.2.1 | Baseline correction

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values were corrected using bivalves (i.e., the ecosystem's primary consumers) as the baseline (Day et al., 2019). A suspension-feeding bivalve, the king scallop *Pecten maximus*, was chosen as the trophic baseline for this study (Barnes et al., 2009; Jennings & Warr, 2003). Using a primary consumer as a baseline offers the advantage over primary producers, such as phytoplankton, of buffering short-term variations in isotopic value (e.g., seasonality in environmental factors). Isotopic values of the trophic baseline, and thus of species at higher trophic levels, may vary spatially due to environmental gradients, such as depth. It results in the observation that the isotopic values of higher-trophic level species must be corrected for spatial variation in baseline values. The following equation, which incorporated information about primary consumer sample depth, was employed (Day et al., 2019):

$$\delta Xi_{\text{corrected}} = \delta Xi_{\text{uncorrected}} - (\alpha^{*}\,\text{depth}_{\delta Xi} + \beta) + \text{mean}\left(\delta X_{P.maximus\ \text{in Celtic Sea}}\right) \quad (1)$$

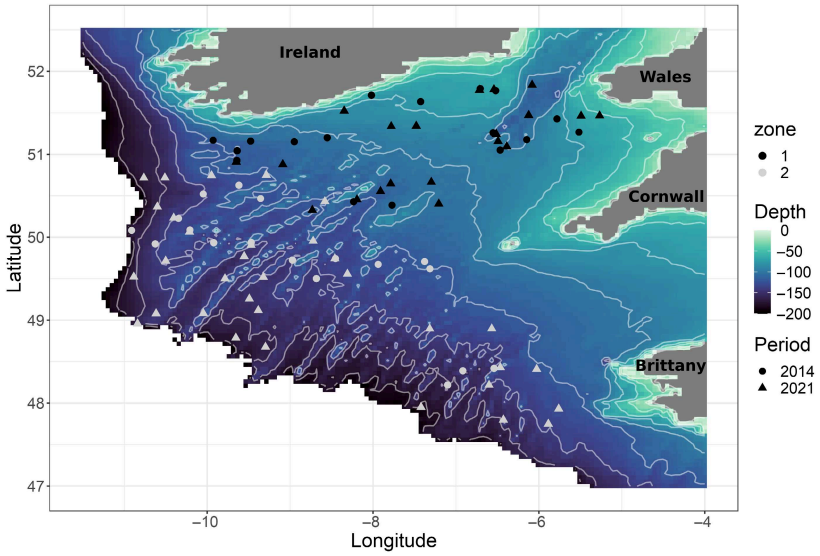


FIGURE 1 Sampling locations in 2014 (circles) and 2021 (triangles) for Zone 1 (in black) and Zone 2 (in gray). The white lines are the 20-m bathymetric isoclines.

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

where δX is the X isotope ratio for a given individual i; α and β are the coefficients estimated from the fitted linear regression model; $depth_{\delta Xi}$ is the depth at which individual i was collected; and mean ($\delta X_{P.maximus \text{ in Celtic Sea}}$) is the mean X isotope ratio of *Pecten maximus* across the Celtic Sea. The linear correlation between $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ ratio and depth was estimated based on the Pearson correlation coefficient, respectively −0.925 ($p < .001$) for the $\delta^{15}N$ ratio and −0.849 ($p < .001$) for the $\delta^{13}C$ ratio. Assumptions related to the linear regression, normality (Shapiro test, $\delta^{15}N$ $p = .560$, $\delta^{13}C$ $p = .880$), and homoscedasticity (Breusch-Pagan test, $\delta^{15}N$ $p = .551$, $\delta^{13}C$ $p = .051$) were verified.

2.2.2 | Trophic niche width and overlap

Trophic niche width and overlap were analyzed at the level of (1) the thermal preferenda group (Boreal versus Lusitanian) and (2) species. Trophic niche width was compared across time periods for both groups and species by zone, except in the case of *Solea solea* in Zone 2 because the sample size was too small. Trophic niche overlap was compared across time periods exclusively between thermal preferenda groups.

Here, the standard ellipse area (SEA) encompassed a defined percentage of a species or group displaying a given isotopic signature; 95% SEA for the $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ signatures were used. SEA simultaneously represents the width and position of a species' or group's isotopic niche in two-dimensional space (i.e., a surface area expressed in ‰^{2}). If SEA position changes in $\delta^{13}C$, it suggests that basal prey species or groups varied, as $\delta^{13}C$ typically increased by ~1‰ between predator and prey (Grippo et al., 2011; Post, 2002). If SEA position changes in $\delta^{15}N$, it suggests that there has likely been a change in prey trophic level (Layman et al., 2007). More specifically, $\delta^{15}N$ increases by ~3.4‰ on average between predator and prey (Newsome et al., 2007; Post, 2002). A decreased SEA width indicates that the size of a species' or group's isotopic niche has contracted, whereas an increase in SEA width indicates that the size of a species' or group's isotopic niche has expanded.

Bayesian Standard Ellipse Area (hereafter SEA.B) corresponds to a particular calculation method for SEA that allows for robust statistical comparisons among data sets with different sample sizes (Jackson et al., 2011). SEA.B values were calculated using the *siberEllipses()* function by thermal preferenda group and species for each zone and time period (2014, 2021), and the convergence of the model's posterior distributions was checked using Gelman's test. The probability that SEA.B width varied over time by group and species were calculated and compared.

Finally, the degree of resource competition between the Lusitanian and Boreal groups was estimated by examining niche overlap. SEA.B overlap was simulated for the two time periods ($n = 1000$ samples, *maxLikOverlap()* function, with Boreal and Lusitanian groups as community variables and species as the group variables) and statistically compared using a Student's t-test.

To better visualize the variation in Bayesian overlap variations, the values of the latter were displayed employing 95% ellipses. All analyses were conducted using R (v. 4.2.2; R Core Team, 2016) and the SIBER package (Jackson et al., 2011).

3 | RESULTS

3.1 | Niche contraction and expansion

Between the two time periods, the SEA.B of the Boreal group decreased (mean: 4.34‰^{2} in 2014 vs. 3.77‰^{2} in 2021; probability of decrease: 84.2%), whereas the SEA.B of the Lusitanian group increased (mean: 3.05 ‰^{2} in 2014 vs. 3.22 ‰^{2} in 2021; probability of increase: 69.93%) (Table 1, Figure 2). The $\delta^{15}N$ mean range of the SEA.B increased for the Boreal group (mean range: 2.86 in 2014 vs. 3.63 in 2021), but decreased for the Lusitanian group (mean range: 1.56 in 2014 vs. 1.21 in 2021). In contrast, the mean $\delta^{13}C$ range from SEA.B decreased for the Boreal group (1.93 in 2014 vs. 1.06 in 2021) and increased for the Lusitanian group (1.27 in 2014 vs. 1.90 in 2021).

At the species level, there were pronounced drops in the SEA.B values of two Boreal species, *Pleuronectes platessa* (1.77‰^{2} in 2014 vs. 0.82‰^{2} in 2021; probability >99%) and *Melanogrammus aeglefinus* (2.96‰^{2} in 2014 vs. 2.14‰^{2} in 2021; probability of 90.8%), rise in the SEA.B values of all the Lusitanian species, with the exception of *Merluccius merluccius*. The largest increases were seen for *Lepidorhombus whiffiagonis* (0.93‰^{2} in 2014 vs. 1.86‰^{2} in 2021; probability >99%) and *Lophius budegassa* (1.39‰^{2} in 2014 vs. 2.16‰^{2} in 2021; probability of 94.6%) (Table 1, Figure 3).

3.2 | Niche overlap

Between 2014 and 2021, the overlap between the Boreal and Lusitanian isotopic niches increased. The proportion of overlap over the total SEA.B of the two groups ($n = 1000$) increased by 1% on average, from 64% in 2014 to 65% in 2021 ($p < .001$). The proportion of the Boreal trophic niche overlapped by the Lusitanian trophic niche increased through time, from 67% in 2014 to 74% in 2021. Contrarily, the proportion of the Lusitanian trophic niche overlapped by the Boreal trophic niche decreased over time, from 96% in 2014 to 86% in 2021 (Figure 4).

3.3 | Spatial patterns

Between the two time periods, the isotopic niche of the Lusitanian group grew in Zone 1 (2.47‰^{2} in 2014 vs. 3.10‰^{2} in 2021; probability of increase: 94.2%). However, few changes were observed in either zone for the Boreal group (Table 1).

At the species level, changes occurred in both zones. In the Boreal group, a decrease was seen in SEA.B for *Pleuronectes platessa*

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

TABLE 1 Bayesian Standard Ellipse Area (SEA.B) values (in ‰^{2}) for each thermal preferenda group and species in the time periods 2014 and 2021.

	Whole Celtic Sea			Zone 1			Zone 2		
Thermal preferenda group/species	SEA.B 2014	SEA.B 2021	*p* (%)	SEA.B 2014	SEA.B 2021	*p* (%)	SEA.B 2014	SEA.B 2021	*p* (%)
Boreal	4.32	3.77	84.2	3.37	3.46	43.1	5.03	4.54	67.8
G. morhua	1.14	1.62	11.9	0.91	1.51	9.5	0.65	1.26	7.7
M. aeglefinus	2.96	2.14	90.8	1.41	2.10	8.6	2.48	1.15	96.1
M. poutassou	2.12	2.29	42.1	1.76	2.73	15.4	0.53	3.32	<1
P. platessa	1.77	0.82	>99	2.25	0.80	>99	0.24	0.77	4.8
Lusitanian	3.05	3.22	30.1	2.47	3.10	5.8	3.31	3.05	67.8
L. whiffiagonis	0.93	1.86	<1	0.73	1.15	11.3	1.21	1.32	39.4
L. budegassa	1.39	2.16	5.4	0.54	3.15	<1	2.32	1.09	97.6
L. piscatorius	4.44	5.48	21.7	2.96	3.89	23.5	5.46	4.56	69.1
M. merlangus	1.43	1.50	42.9	1.19	1.02	68.7	0.48	0.98	5.4
M. merluccius	1.76	1.63	62.8	1.11	1.02	62.7	1.62	0.73	98.7
S. solea	1.17	1.93	10.8	1.01	1.10	40.0	-	-	-

Note: Also included are the probabilities that SEA.B decreased between time periods, both for the entire Celtic Sea and for each zone. Probabilities corresponded to the probability of decreasing the SEA.B along time. Consequently, probabilities have the following meaning: values above 50% indicate that SEA.B likely decreased between time periods (light gray), while values below 50% indicate that SEA.B likely increased between time periods (dark gray).

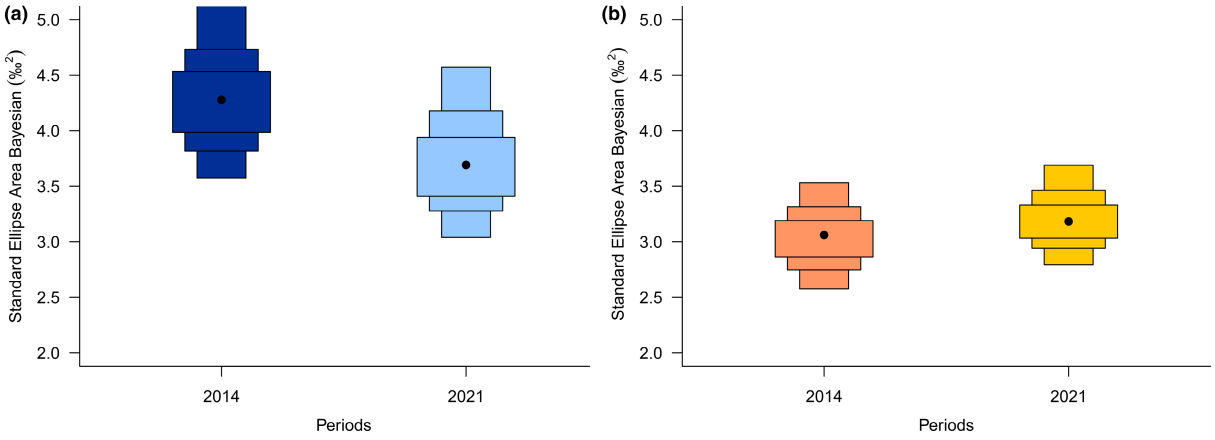


FIGURE 2 Bayesian Standard Ellipse Area values (in ‰^{2}) for the (a) Boreal and (b) Lusitanian thermal preferenda groups in 2014 and 2021.

in Zone 1. In the Lusitanian group, an increase in SEA.B was observed for *Lophius budegassa* SEA.B in Zone 1. Various shifts occurred in Zone 2. In the Boreal group, SEA.B increased for *Micromesistius poutassou* and *P. platessa*, while it decreased for *Melanogrammus aeglefinus*. For Lusitanian species, SEA.B decreased for *L. budegassa* and *Merluccius merluccius* (Table 1).

4 | DISCUSSION

Despite the short time period covered by the data used in this analysis (<10 years) compared to similar studies on isotopic niche variations along time (Bond & Lavers, 2014; Ogilvy et al., 2022; Ólafsdóttir et al., 2021), changes were seen in trophic niche width and position for both Boreal and Lusitanian fishes. These results suggest that certain areas, such as the temperate zone at the boundary between Lusitanian and Boreal biogeographical areas, may be particularly sensitive to global changes. These changes in 10 predator species trophic niches are likely to result in, or to be the result of, deep changes in Celtic Sea ecosystem structure and functioning through cascading effects on lower trophic levels.

Previous research has documented the contraction and expansion of species trophic niche widths in relation to environmental conditions (e.g., temperature range, levels of primary productivity, habitat degradation) across latitudinal and temporal gradients (Bond

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

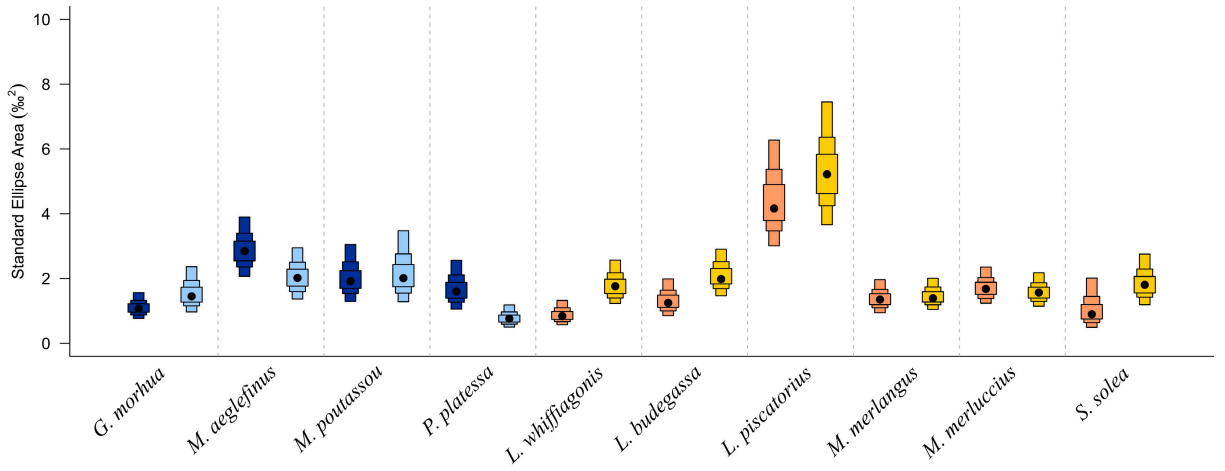


FIGURE 3 Bayesian Standard Ellipse Area values (in ‰²) for the Boreal species in 2014 (dark blue) and 2021 (light blue) and for the Lusitanian species in 2014 (orange) and 2021 (yellow).

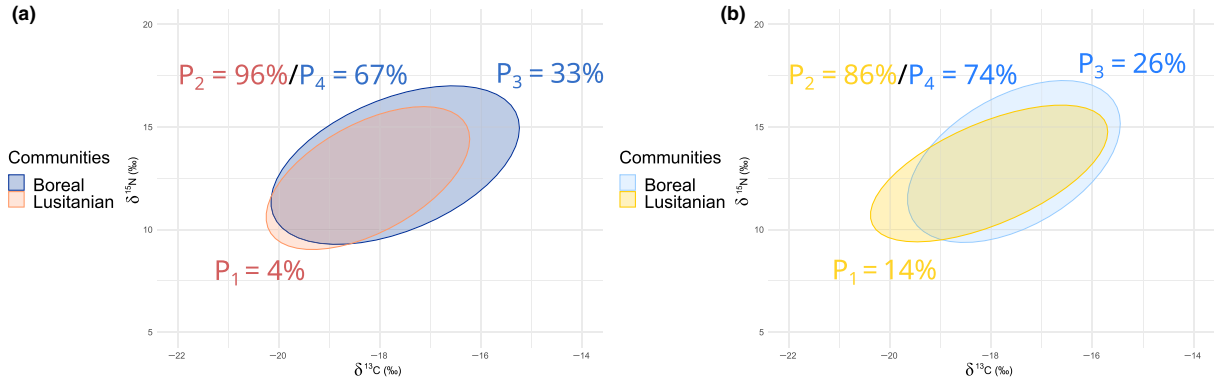


FIGURE 4 95% Bayesian Standard Ellipse Area (SEA.B) values for both the Boreal and Lusitanian thermal preferenda groups in (a) 2014 and (b) 2021. P_1, percentage of Lusitanian SEA.B that does not overlap with Boreal SEA.B; P_2, percentage of Lusitanian SEA.B that does overlap with Boreal SEA.B; P_3, percentage of Boreal SEA.B that does not overlap with Lusitanian SEA.B; P_4, percentage of Boreal SEA.B that does overlap with Lusitanian SEA.B.

& Lavers, 2014; Kingsbury et al., 2020). This study's findings suggest that the thermal preferenda of fish may condition trophic niche variation, even if there is some interspecific fluctuation. The trophic niche of the Boreal group contracted between time periods, while that of the Lusitanian group expanded.

Three complementary, non-mutually exclusive hypotheses could explain the observed spatiotemporal changes in isotopic niches: (i) an increase in food competition between the biogeographical groups that favored the Lusitanian species; (ii) a shift in habitat suitability that could have had two main consequences. On one side, a shift in habitat suitability could have caused modifications in predator densities. A change in predator density could have led to more diverse predator diets in areas with higher predator densities and less diverse predator diets in areas with lower predator densities. On the other hand, shifts in habitat suitability could have impacted the diversity of prey available to predators, resulting in different diets when predators shifted to new habitats; (iii) a modification in the distribution and abundance of prey communities.

Boreal and Lusitanian species displayed trophic niche overlap, indicating that competition for food resources exists between the two biogeographical groups (Gaspar et al., 2022; Pankow et al., 2021; Pelage et al., 2022). The surface area of the Boreal group trophic niche overlapped by the Lusitanian group increased, while the surface area of the Lusitanian group trophic niche overlapped by the Boreal group decreased. One interpretation of these results is that the Lusitanian species were exerting greater competitive pressure on the Boreal species, while the Boreal species were exerting less competitive pressure on the Lusitanian species. This interpretation is consistent with the observed decrease and increase in the $\delta^{13}C$ range for the Boreal and Lusitanian groups, respectively. $\delta^{13}C$ is usually an indicator of the food resources exploited by a given consumer (France, 1995). The co-variation of the Boreal and Lusitanian groups $\delta^{13}C$ might indicate that competition

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

was restricting the access of Boreal species to specific resources. Potential competitive exclusion was also observed at the species level in the shifted trophic niches of flatfish (*Pleuronectes platessa* and *Lepidorhombus whiffiagonis*), with *P. platessa* displaying a decrease in trophic niche width and *L. whiffiagonis* displaying an expansion. These species share certain prey, mainly crustaceans (e.g., Caridea, Mysida, Brachyura, Eucarida), which lends support to the idea that competition for certain prey might have increased (Rault et al., 2017).

The Boreal group's niche contraction supports the hypothesis that current temperatures in the Celtic Sea are no longer as suitable for these fish as they were in the past. Niche contraction is seemingly a signal of the biogeographical group's response to climate change. In the Arctic Ocean, changes in environmental conditions have led to distribution shifts of Arctic and Boreal fish communities and to trophic structure reorganization that favored Boreal over Artic fish communities (Fossheim et al., 2015; Kortsch et al., 2015). Moreover, the observed changes in trophic niche width had a spatial component. In the deeper Zone 2, increases were seen in the trophic niches of all the Boreal species, apart from *Melanogrammus aeglefinus*. Marine species are not only engaging in poleward movement. They are also heading to greater depths, which could act as thermal refuges for cold-affiliated species (Dulvy et al., 2008; Perry et al., 2005; Pinsky et al., 2013). The fact that Boreal species expanded their trophic niches in Zone 2 could indicate that deeper waters now provide more suitable habitat. In coastal Zone 1, the greatest trophic shift was observed for *Pleuronectes platessa*, whose niche substantially contracted in width. This species is more coastal than the other Boreal species considered in this study, and coastal waters are more likely to experience faster and higher temperature variations than deeper waters (Harley et al., 2006). Indeed, a large proportion of coastal zones might no longer fit with the temperature preferenda of *P. platessa*. Such changes in habitat and zone suitability might be responsible for the Boreal species' observed niche expansion into deeper waters and *P. platessa*'s niche contraction in the coastal zone. It might be that higher densities of a particular predator species could result in higher levels of individual dietary specialization, which could lead to, in turn, a more diverse range of individual diet specialization within the population, prompting broader niche sizes at the predator species level. On the flip side, a decrease in the density of a predator species could result in less diverse intraspecific predator diets and, as a consequence, trophic niche contraction (Riverón et al., 2021). This hypothesis should be further explored by comparing the densities and trophic niche widths of fish species over time and space. The loss of suitable habitats could also have resulted in *P. platessa* losing access to certain prey types in coastal zones. At the same time, by gaining access to suitable habitats in the depths, Boreal species may have also gained access to new prey (Davis et al., 2022; Selden et al., 2018; Tunney et al., 2014).

Climate change may also be directly impacting prey distributions, diversity, and abundance. Past research has observed that benthic invertebrates in the North Sea are moving both poleward and downward but at a speed that is not keeping pace with climate change; as a result, the abundance and diversity of prey species could be declining (Hiddink et al., 2015). Comparable prey distribution shifts could be occurring in the Celtic Sea and might have played a role in the changes in predator niche width seen in this study. Finally, prey diversity and abundance could be impacted directly or indirectly by increases in prey mortality as a result of dedicated fisheries, habitat disruptions (e.g., wind farms, aggregate dredging), or pollution (e.g., microplastics, heavy metals) (Collie et al., 2017; Halpern et al., 2008, 2015; Hiddink et al., 2016).

Climate change is expected to give rise to tropicalization, defined as an increase in warm-affiliated species, and to deborealization, defined as a decrease in cold-affiliated species. Deborealization results in a larger loss of abundance and biodiversity and has been shown to primarily affect areas with high levels of thermal diversity (McLean et al., 2021). Several authors have advocated that shifts in species distributions will lead to the reorganization of ecosystem trophic structure (Durant et al., 2019; Pinsky et al., 2020). This study supports the above hypothesis by providing some of the first evidence that trophic structures may reorganize themselves rapidly in response to environmental changes, which could be seen in the negative effects on the Boreal group. The association between variation in trophic niche size and species thermal preferenda strongly supports the idea that climate shifts will influence ecosystem structure. As a result, it is of primary interest to monitor species trophic ecology to pick up on any alterations in food web structure that might be amplified by climate change in the near future.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Morgane Amelot: Conceptualization (equal); formal analysis (equal); writing – original draft (equal); writing – review and editing (equal). **Marianne Robert:** Conceptualization (equal); funding acquisition (equal); supervision (equal); writing – original draft (equal); writing – review and editing (equal). **Maud Mouchet:** Conceptualization (equal); funding acquisition (equal); supervision (equal); writing – original draft (equal); writing – review and editing (equal). **Dorothée Kopp:** Conceptualization (equal); funding acquisition (equal); supervision (equal); writing – original draft (equal); writing – review and editing (equal).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all the scientific staff and vessel crew members who helped with data sampling during the EVHOE surveys.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are derived from the following resources available in the public domain (Robert et al., 2022).

ORCID

Morgane Amelot https://orcid.org/0000-0001-8603-6968
Marianne Robert https://orcid.org/0000-0002-4727-5509
Maud Mouchet https://orcid.org/0000-0001-5939-6802
Dorothée Kopp https://orcid.org/0000-0002-8767-2736

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

REFERENCES

Barnes, C., Jennings, S., & Barry, J. T. (2009). Environmental correlates of large-scale spatial variation in the δ13C of marine animals. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*(3), 368–374.

Bond, A. L., & Lavers, J. L. (2014). Climate change alters the trophic niche of a declining apex marine predator. *Global Change Biology*, *20*(7), 21002107.

Cheung, W. W., Lam, V. W., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., & Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, *10*(3), 235–251.

Collie, J., Hiddink, J. G., van Kooten, T., Rijnsdorp, A. D., Kaiser, M. J., Jennings, S., & Hilborn, R. (2017). Indirect effects of bottom fishing on the productivity of marine fish. *Fish and Fisheries*, *18*(4), 619–637.

Davis, M. J., Woo, I., Ellings, C. S., Hodgson, S., Beauchamp, D. A., Nakai, G., & De La Cruz, S. E. (2022). A climate-mediated shift in the estuarine habitat mosaic limits prey availability and reduces nursery quality for juvenile salmon. *Estuaries and Coasts*, *45*(5), 1445–1464.

Day, L., Kopp, D., Robert, M., & Le Bris, H. (2019). Trophic ecology of large gadiforms in the food web of a continental shelf ecosystem. *Progress in Oceanography*, *175*, 105–114.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H. M., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., & Knowlton, N. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *4*, 11–37.

Duhamel, E., Salaun, M., & Pawlowski, L. (2014). *EVHOE 2014 cruise, RV Thalassa*. https://doi.org/10.17600/14002000

Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S. R., & Skjoldal, H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, *45*(4), 1029–1039.

Durant, J. M., Molinero, J.-C., Ottersen, G., Reygondeau, G., Stige, L. C., & Langangen, Ø. (2019). Contrasting effects of rising temperatures on trophic interactions in marine ecosystems. *Scientific Reports*, *9*(1), 15213.

Elahi, R., O'Connor, M. I., Byrnes, J. E., Dunic, J., Eriksson, B. K., Hensel, M. J., & Kearns, P. J. (2015). Recent trends in local-scale marine biodiversity reflect community structure and human impacts. *Current Biology*, *25*(14), 1938–1943.

Eme, D., Rufino, M. M., Trenkel, V. M., Vermard, Y., Laffargue, P., Petitgas, P., Pellissier, L., & Albouy, C. (2022). Contrasted spatio-temporal changes in the demersal fish assemblages and the dominance of the environment vs fishing pressure, in the Bay of Biscay and Celtic Sea. *Progress in Oceanography*, *204*, 102788.

Engelhard, G. H., Ellis, J. R., Payne, M. R., Ter Hofstede, R., & Pinnegar, J. K. (2011). Ecotypes as a concept for exploring responses to climate change in fish assemblages. *ICES Journal of Marine Science*, *68*(3), 580–591.

Fossheim, M., Primicerio, R., Johannesen, E., Ingvaldsen, R. B., Aschan, M. M., & Dolgov, A. V. (2015). Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. *Nature Climate Change*, *5*(7), 673–677.

France, R. L. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, *124*, 307–312.

Fuhrmann, M. M., Pedersen, T., & Nilssen, E. M. (2017). Trophic niche of the invasive red king crab *Paralithodes camtschaticus* in a benthic food web. *Marine Ecology Progress Series*, *565*, 113–129.

García Molinos, J., Burrows, M. T., & Poloczanska, E. S. (2017). Ocean currents modify the coupling between climate change and biogeographical shifts. *Scientific Reports*, *7*(1), 1332.

Gaspar, C., Giménez, J., Andonegi, E., Astarloa, A., Chouvelon, T., Franco, J., Goñi, N., Corrales, X., Spitz, J., & Bustamante, P. (2022). Trophic ecology of northern gannets *Morus bassanus* highlights the extent of isotopic niche overlap with other apex predators within the Bay of Biscay. *Marine Biology*, *169*(8), 105.

Grippo, M. A., Fleeger, J. W., Dubois, S. F., & Condrey, R. (2011). Spatial variation in basal resources supporting benthic food webs revealed for the inner continental shelf. *Limnology and Oceanography*, *56*(3), 841–856.

Gulka, J., Carvalho, P. C., Jenkins, E., Johnson, K., Maynard, L., & Davoren, G. K. (2017). Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the Northeast Newfoundland coast. *Frontiers in Marine Science*, *4*, 324.

Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K. S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J. S., Rockwood, R. C., Selig, E. R., & Selkoe, K. A. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nature Communications*, *6*(1), 17.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., d'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., & Fox, H. E. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, *319*(5865), 948–952.

Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, *9*(2), 228–241.

Hernvann, P.-Y., Gascuel, D., Grüss, A., Druon, J.-N., Kopp, D., Perez, I., Piroddi, C., & Robert, M. (2020). The Celtic Sea through time and space: Ecosystem modeling to unravel fishing and climate change impacts on food-web structure and dynamics. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 578–717.

Hiddink, J. G., Burrows, M. T., & García Molinos, J. (2015). Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. *Global Change Biology*, *21*(1), 117–129.

Hiddink, J. G., Moranta, J., Balestrini, S., Sciberras, M., Cendrier, M., Bowyer, R., Kaiser, M. J., Sköld, M., Jonsson, P., & Bastardie, F. (2016). Bottom trawling affects fish condition through changes in the ratio of prey availability to density of competitors. *Journal of Applied Ecology*, *53*(5), 1500–1510.

Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., & Larsen, S. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1), 169–184.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, *80*(3), 595–602.

Jennings, S., & Warr, K. J. (2003). Environmental correlates of large-scale spatial varitions in the δ^{15}N of marine animals. *Marine Biology*, *142*, 1131–1140.

Johnson, C. R., Banks, S. C., Barrett, N. S., Cazassus, F., Dunstan, P. K., Edgar, G. J., Frusher, S. D., Gardner, C., Haddon, M., & Helidoniotis, F. (2011). Climate change cascades: Shifts in oceanography, species' ranges and subtidal marine community dynamics in eastern Tasmania. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *400*(12), 1732.

Keith, S. A., Herbert, R. J., Norton, P. A., Hawkins, S. J., & Newton, A. C. (2011). Individualistic species limitations of climate-induced range expansions generated by meso-scale dispersal barriers. *Diversity and Distributions*, *17*(2), 275–286.

Kingsbury, K. M., Gillanders, B. M., Booth, D. J., & Nagelkerken, I. (2020). Trophic niche segregation allows range-extending coral reef fishes to co-exist with temperate species under climate change. *Global Change Biology*, *26*(2), 721–733.

Kitchel, Z. J., Conrad, H. M., Selden, R. L., & Pinsky, M. L. (2022). The role of continental shelf bathymetry in shaping marine range shifts in the face of climate change. *Global Change Biology*, *28*(17), 5185–5199.

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Koenigstein, S., Mark, F. C., Gößling-Reisemann, S., Reuter, H., & Poertner, H.-O. (2016). Modelling climate change impacts on marine fish populations: Process-based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers. *Fish and Fisheries*, *17*(4), 972–1004.

Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V., & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151546.

Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2021). *EVHOE 2021 cruise, RV Thalassa*. https://doi.org/10.17600/18001822

Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2022). *EVHOE 2022 cruise, RV Thalassa*. https://doi.org/10.17600/18001223

Lancaster, L. T., Morrison, G., & Fitt, R. N. (2017). Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *372*(1712), 20160046.

Lauria, V., Attrill, M. J., Pinnegar, J. K., Brown, A., Edwards, M., & Votier, S. C. (2012). Influence of climate change and trophic coupling across four trophic levels in the Celtic Sea. *PLoS One*, *7*(10), e47408.

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, *88*(1), 42–48.

Leaute, J. P., Pawlowski, L., & Garren, F. (2016). *EVHOE 2016 cruise, RV Thalassa*. https://doi.org/10.17600/16002900

Leaute, J. P., Pawlowski, L., & Salaun, M. (2015). *EVHOE 2015 cruise, RV Thalassa*. https://doi.org/10.17600/15002200

McHenry, J., Welch, H., Lester, S. E., & Saba, V. (2019). Projecting marine species range shifts from only temperature can mask climate vulnerability. *Global Change Biology*, *25*(12), 4208–4221.

McKenzie, D., Geffroy, B., & Farrell, A. P. (2021). Effects of global warming on fishes and fisheries. *Journal of Fish Biology*, *98*(6), 1489–1492.

McLean, M., Mouillot, D., Maureaud, A. A., Hattab, T., MacNeil, M. A., Goberville, E., Lindegren, M., Engelhard, G., Pinsky, M., & Auber, A. (2021). Disentangling tropicalization and deborealization in marine ecosystems under climate change. *Current Biology*, *31*(21), 4817–4823.

Mérillet, L., Kopp, D., Robert, M., Mouchet, M., & Pavoine, S. (2020). Environment outweighs the effects of fishing in regulating demersal community structure in an exploited marine ecosystem. *Global Change Biology*, *26*(4), 2106–2119.

Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(8), 429–436.

Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(2), 278–291.

Ogilvy, C., Constantine, R., Bury, S. J., & Carroll, E. L. (2022). Diet variation in a critically endangered marine predator revealed with stable isotope analysis. *Royal Society Open Science*, *9*(8), 220–470.

Ólafsdóttir, G. Á., Edvardsson, R., Timsic, S., Harrison, R., & Patterson, W. P. (2021). A millennium of trophic stability in Atlantic cod (*Gadus morhua*): Transition to a lower and converging trophic niche in modern times. *Scientific Reports*, *11*(1), 12681.

Pankow, C. J., Macdonald, C. C., Shiffman, D. S., Wester, J., & Abel, D. (2021). Stable isotopic dynamics of juvenile elasmobranchs in a South Carolina nursery area. *Southeastern Naturalist*, *20*(1), 92104.

Pelage, L., Lucena-Frédou, F., Eduardo, L. N., Le Loc'h, F., Bertrand, A., Lira, A. S., & Frédou, T. (2022). Competing with each other: Fish isotopic niche in two resource availability contexts. *Frontiers in Marine Science*, *9*, 975091.

Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., & Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, *308*(5730), 1912–1915.

Pinsky, M. L., Selden, R. L., & Kitchel, Z. J. (2020). Climate-driven shifts in marine species ranges: Scaling from organisms to communities. *Annual Review of Marine Science*, *12*, 153–179.

Pinsky, M. L., Worm, B., Fogarty, M. J., Sarmiento, J. L., & Levin, S. A. (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*, *341*(6151), 1239–1242.

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., & Burrows, M. T. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, *3*(10), 919–925.

Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C. V., Moore, P. J., Richardson, A. J., & Schoeman, D. S. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, Artilce 62.

Post. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*(3), 703–718.

Previdi, M., Smith, K. L., & Polvani, L. M. (2021). Arctic amplification of climate change: A review of underlying mechanisms. *Environmental Research Letters*, *16*(9), 093003.

R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Rault, J., Le Bris, H., Robert, M., Pawlowski, L., Denamiel, M., & Kopp, D. (2017). Diets and trophic niches of the main commercial fish species from the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology*, *91*(5), 1449–1474.

Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., & Pinnegar, J. K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, *66*(7), 1570–1583.

Riverón, S., Raoult, V., Baylis, A. M., Jones, K. A., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2021). Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in marine predators. *Oecologia*, *196*(3), 891–904.

Robert, M., Pawlowski, L., & Kopp, D. (2022). TrophicCS: Spatialized trophic data of the Celtic Sea continental shelf food web. *Ecology*, *103*(8), e3708. https://doi.org/10.1002/ecy.3708

Sandersfeld, T., Mark, F. C., & Knust, R. (2017). Temperature-dependent metabolism in Antarctic fish: Do habitat temperature conditions affect thermal tolerance ranges? *Polar Biology*, *40*, 141–149.

Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Butchart, S. H. M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D., & Watson, J. E. M. (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, *354*(6313), aaf7671.

Selden, R. L., Batt, R. D., Saba, V. S., & Pinsky, M. L. (2018). Diversity in thermal affinity among key piscivores buffers impacts of ocean warming on predator–prey interactions. *Global Change Biology*, *24*(1), 117–131.

Sunday, J. M., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Hill, N., Holbrook, N. J., Edgar, G. J., Stuart-Smith, R., Barrett, N., & Wernberg, T. (2015). Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecology Letters*, *18*(9), 944–953.

Ter Hofstede, R., Hiddink, J. G., & Rijnsdorp, A. D. (2010). Regional warming changes fish species richness in the eastern North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, *9*, 414–419.

Tunney, T. D., McCann, K. S., Lester, N. P., & Shuter, B. J. (2014). Effects of differential habitat warming on complex communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(22), 8077–8082.

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A., & Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS biology*, *6*(12), e325.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Amelot, M., Robert, M., Mouchet, M., & Kopp, D. (2023). Boreal and Lusitanian species display trophic niche variation in temperate waters. *Ecology and Evolution*, *13*, e10744. https://doi.org/10.1002/ece3.10744

20457758, 2023, 11, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.10744 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Chapitre 9

Annexe 3

Marine Environmental Research 192 (2023) 106224

Contents lists available at ScienceDirect

Marine Environmental Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/marenvrev

Gadiform species display dietary shifts in the Celtic Sea

Morgane Amelot [a,*], Marianne Robert [b], Maud Mouchet [a], Dorothée Kopp [b]

[a] Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris, France
[b] DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), IFREMER, Institut Agro, INRAE, Lorient, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Stomach contents
Specialist
Generalist
Global change
Feeding strategies
North East Atlantic

ABSTRACT

Global changes, through their impacts on ecosystem trophic structures, are behind regime shifts and cascading effects, and could result in the reorganization of whole ecosystems. The Celtic Sea is a temperate sea at risk of the above because of the interplay between climate change and fisheries. This sea has only displayed slight changes in species diversity between the late 20th century and the present day. However, this apparent stability in species diversity could be hiding structural transformations, including the rearrangement of trophic relationships. Historical stomach content database offers the opportunity to investigate changes in ecosystem trophic structure. Based on such database, this study explored shifts in the feeding habits of gadiform species in the Celtic Sea in the 1980s, 1990s, and 2010s. To this end, it examined dietary generalism and composition for four top predator fish species. During the target period, generalists maintained their diets, while specialists adopted more generalist diets. There were also decreases in frequencies of occurrence of certain fishes within the diets of gadiform species. These recent changes in trophic structure organization have likely been caused by the influence of global changes on both top-down and bottom-up processes that occurred in the Celtic Sea.

1. Introduction

Marine ecosystems are dynamic and experience myriad anthropogenic pressures, whose increasing frequency and magnitude might foster ecosystemic structural reorganization (Harley et al., 2006; Bryndum-Buchholz et al., 2019). Among those variations, the trophic structure of ecosystems is shaped by interactions between predator and prey as well as between predators and their competitors, which are likely to be affected by global changes (Holland et al., 2020; Nagelkerken et al., 2020).

There is a rich history of research exploring ecosystem trophic structure, with the aim of understanding and characterizing the above interactions (Levinton, 1972; Woodin and Jackson, 1979). Stomach content analysis was the first tool developed to study species trophic ecology (Hyslop 1980; Hynes, 1950). It offers a detailed snapshot of an individual's diet in the few hours prior to sampling (Hyslop, 1980; Amundsen and Sanchez-Hernandez, 2019; de Carvalho et al., 2019). Thus, the existence of historical data on stomach contents offers a unique opportunity to investigate ecosystem-level trophic changes over intermediate to long term periods (Buckland et al., 2017; Garrison and Link, 2000).

The Celtic Sea is a temperate sea where demersal top predators (e.g. anglerfish, plaice, megrim, sole, cod, haddock, hake and whiting) occupy a central position in trophic functioning of the ecosystem (Moullec et al., 2017; Hernvann et al., 2020). Historically, fishing activities have resulted in regular data collection, including information on the stomach contents of commercial species; such has created an opportunity to precisely characterize the area's trophic change over time (Pinnegar and Platts, 2014). Despite ongoing resource exploitation and environmental fluctuations, the Celtic Sea has only experienced slight changes in species diversity from the end of the 20th century to the present (Mérillet et al., 2020; Hernvann et al., 2020). Such apparent taxonomic stability might hide insidious degrees of structural reorganization, especially in trophic relationships (Pinnegar et al., 2002).

This study examined whether some changes occurred in the diets of four top predator fish species in the Celtic Sea between three time periods running from the 1980s to the 2010s. Specifically, we looked at the detailed diet composition of four gadiform species: cod, *Gadus morhua*; haddock, *Melanogrammus aeglefinus*; whiting, *Merlangius merlangus*; and hake, *Merluccius merluccius*. Adults of these species are commercially important (Hernvann and Gascuel, 2020) and, as top predators, they are important regulators of trophic interactions within ecosystems (Moullec et al., 2017; Hernvann et al., 2020; Lynam et al., 2017; Baum and Worm, 2009). Since species degree of generalism could be interpreted as species

* Corresponding author.
E-mail address: morgane.amelot@mnhn.fr (M. Amelot).

https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106224
Received 27 July 2023; Received in revised form 6 October 2023; Accepted 9 October 2023
Available online 14 October 2023
0141-1136/© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

trophic niche breadth, generalist species, having a broader trophic niche breadth than specialized ones, the degree of dietary generalism of these species was also investigated.

2. Materials and methods

To analyze species' diets, two sources were used: a database containing historical information on fish stomach contents from the 1980s and 1990s (Pinnegar and Platts, 2014) and data from the EATME project for 2010s (Robert et al., 2022) that contains information from 2014 to 2016 (Table S1).

The data availability in the stomach content database was explored for the four species of interest from the oldest data available to the most recent ones, in the Celtic Sea (ICES rectangles VIIf, VIIg, VIIh and VIIj). Because of the large number of individuals represented in the database for those periods, focus was placed on the 1980s (1981, 1984, and 1985) and the 1990s (1991, 1992, and 1993). The data collection framework from these periods were documented in du Buit (1982), 1995, 1996, Du Buit and Merlina, 1985; Pinnegar et al., 2003. The EATME project took place during the EVHOE campaign (*EValuation des ressources Halieutiques de l'Ouest de l'Europe*), which was part of the International Bottom Trawl Survey (Leaute et al., 2015, 2016; Duhamel et al., 2014). EVHOE samples were collected with a demersal trawl (Day et al., 2019).

Changes in fish morphometric characteristics and habitats during their life commonly result in size dependent diets (Karpouzi and Stergiou, 2003; Day et al., 2019). In the analysis, only individuals that have already completed their ontogenetic diet shift were considered, i.e. individuals exceeding 60 cm for cod, 23 cm for haddock, 22 cm for whiting, and 21 cm for hake (Day et al., 2019; Mahe et al., 2007).

First, a study database was built that brought together information on prey identities over the focal decades. It included data on 195 taxa (96 from the 1980s, 78 from the 1990s, and 106 from the 2010s), which were grouped at three levels of taxonomic resolution to facilitate the analysis. The first and less detailed level included 7 groups: *Pisces*, *Crustacea*, *Mollusca*, *Cnidaria*, *Echinodermata*, *Polychaeta*, and *Other*. The second level was an intermediate taxonomic scale with 33 groups, mostly Family level. The third and most detailed level included 195 groups (Table S2). All the analyses were conducted at all three scales. However, because the analyses yielded similar results, not all results from all level of taxonomic resolution are presented below.

Since documentation on prey number estimation methodologies were not available for all periods and following Buckland et al. (2017) recommendations on stomach content data comparisons, only prey frequencies of occurrence were used. Prey frequencies of occurrence were defined as the prey occurrences, standardized by the total number of prey taxa present in each predator individual stomach (Equations (1) and (2)), these values ranged from 0 to 100.

$$(1)\ Fo_{j,i} = Oc_{j,i}/\sum_{j=1,m} Oc_j \quad (1)$$

$Fo_{j,i}$ corresponded to the standardized prey occurrence by individual predator, i, stomach, the occurrence, $Oc_{j,i}$ is a binary value, either 0 or 1, that corresponded to the presence or the absence of the prey taxa j in the stomach of predator individual i for the selected predator species, divided by the sum of occurrence of each prey taxa, Oc_j, over the total number, m, of prey taxa.

$$Foccu_j = \sum_{i=1,n} Fo_{j,i}/n \text{ x } 100 \quad (2)$$

$Foccu_j$ corresponded to frequencies of occurrence of a given taxa, j, for the selected predator species, the sum of the standardized prey occurrences in individual predator i, $Fo_{j,i}$, over all predator individuals of this specific predator species, divided by the total number of individual predator, n, of this specific predators species, multiplied by 100. Results analysis were done at the predator species level based on $Foccu_j$ values.

Normalized Shannon's index were calculated to estimate the niche breadth of each predator species (Shannon and Weaver 1949; Colwell and Futuyma, 1971). The normalized index range from 0, i.e. fully specialist predator, to 1, i.e. generalist predator that consumes all possible prey types equally. The index was calculated at the first and less detailed taxonomical level, as such generalist species were predators feeding on different taxonomical groups and not predators feeding on different species within the same taxonomical group. The index were estimated based on prey frequencies of occurrence (Equation (3)).

$$h_i = -(\ln N)^{-1} \Sigma_{j=1,N} Foccu_{i,j} \ln\left(Foccu_{i,j}\right) \quad (3)$$

N was the total number of prey taxa groups and $Foccu_{i,j}$ is the frequency of occurrence of prey taxon j in the diet of predator species i.

3. Results

Overall, the diet of cod remained fairly consistent over time. Its primary prey were crustaceans (1980s: 54%; 1990s: 56%; and 2010s: 49%) that were mostly members of Anomura, Brachyura, and Caridea (Table S3). Ranking second were fish (1980s: 37%; 1990s: 36%; and 2010s: 26%), mainly gadiforms and perciforms; however, these two groups decreased slightly in frequency over the three focal decades. The dietary frequency of mollusks increased over time, from 2% in the 1980s to 5% in the 1990s to 19% in the 2010s. The dietary frequency of polychaetes decreased slightly over time, from 7% in the 1980s to 3% in the 1990s to 2% in the 2010s (Fig. 1, Table S3). Overall, cod maintained the same degree of generalism in its diet (1980s: 0.411; 1990s: 0.438; and 2010s: 0.448).

The most generalist of the study species was haddock, even though its degree of generalism decreased over time from 0.731 in the 1980s to 0.671 in the 1990s to 0.560 in the 2010s. This species mainly ate echinoderms, crustaceans, polychaetes, and mollusks. The dietary frequency of echinoderms increased from 23% in the 1980s to 35% in the 1990s to 38% in the 2010s, while that of polychaetes decreased from 26% in the 1980s to 18% in the 1990s and 12% in the 2010s (Fig. 1, Table S3).

Both whiting and hake displayed similar dietary patterns. The two species were highly specialized in the 1980s (0.128 and 0.038, respectively) but adopted a more generalist diet in the 1990s (0.356 and 0.288, respectively), a trend that continued into the 2010s (0.406 and 0.481, respectively). Specifically, both species initially specialized more on fish and then progressively shifted to primarily consuming a variety of crustaceans. For whiting, the dietary frequency of fish was 94% in the 1980s, 73% in the 1990s, and 12% in the 2010s. For hake, these figures were 99% in the 1980s, 78% in the 1990s, and 41% in the 2010s. In the 1980s, both predators largely fed on gadiform fish (48% for whiting and 55% for hake), dominated by *Trisopterus* spp. and blue whiting *(Micromesistius poutassou)*. Sprat *(Sprattus sprattus)*, and horse mackerel (*Trachurus trachurus)* were also observed in their stomach contents (Table 1). In the 1980s, Scombridae was frequently represented in the diet of hake but was not reported from the diet of whiting (Table 1). For whiting, the dietary frequency of crustaceans was 5% in the 1980s, 22% in the 1990s, and 76% in the 2010s. For hake, these figures were less than 1% in the 1980s, 20% in the 1990s, and 52% in the 2010s. There was no clear pattern in the types of crustaceans consumed in the case of whiting. In hake, the dietary frequency of Crangonidae increased slightly over time: it was less than 1% in the 1980s and 1990s but had risen to 7% by the 2010s (Fig. 1, Table S3, Table 1).

4. Discussion

In the Celtic Sea, the generalist species cod and haddock have maintained the same diet composition over decades. Conversely, over the same time period, the specialists whiting and hake have adopted more generalist diets. Cod diets characterized by crustaceans and fish preys displayed comparable shifts from specialist to generalist diets in the Baltic Sea between the 1960s and 2010s (Haase et al., 2020), while

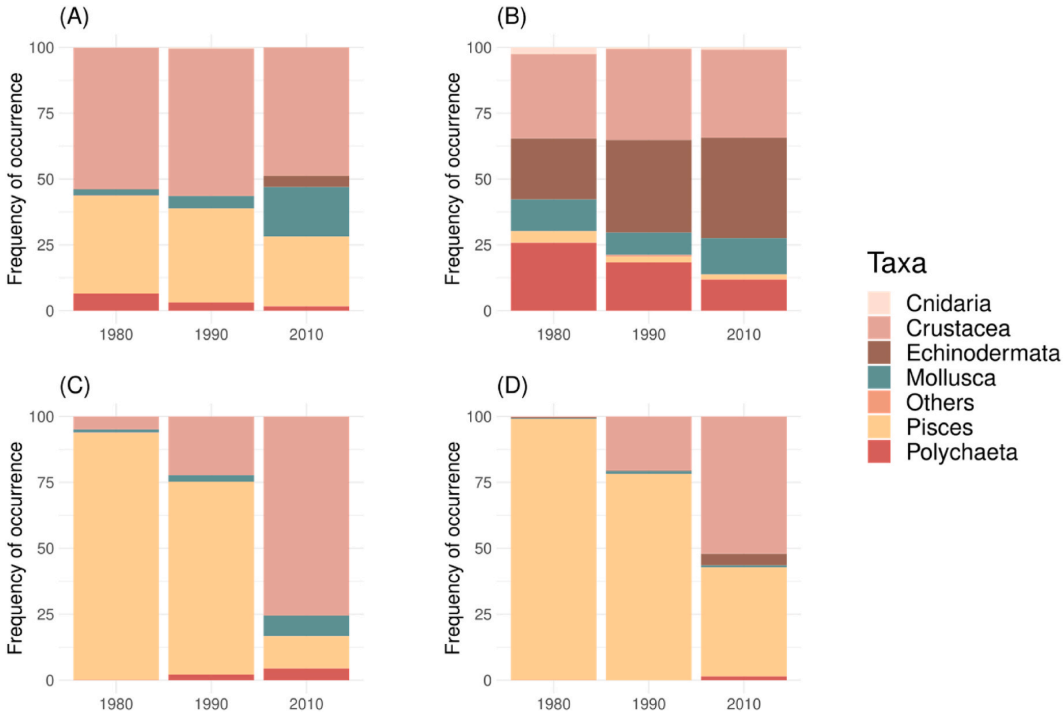


Fig. 1. Frequencies of occurrence (%) over time of the different prey groups in the stomach contents of the four fish study species: (A) cod *(Gadus morhua)*, (B) haddock *(Melanogrammus aeglefinus)*, (C) whiting *(Merlangius merlangus)*, and (D) hake *(Merluccius merluccius)*. The less detailed taxonomic level was used.

Table 1
Frequencies of occurrence (%) over time of different prey belonging to Pisces and Crustacea in the stomach contents of whiting *(Merlangius merlangus)* and hake (*Merluccius merluccius)*. The most detailed level of taxonomic resolution was used. Only frequencies of occurrence that exceeded 5% during the 1980s, 1990s, or 2010s are presented.

				Whiting			Hake		
Subgroup		Species	Common name	1980s	1990	2010	1980	1990	2010
Pisces	Gadiforms	*Trisopterus* spp.	–	39.8	17.2	2.2	21.2	13.7	3.6
	Actinopteri other	*Sprattus sprattus*	Sprat	29.3	9.5	0.0	7.6	0.3	0
	Gadiforms	*Micromessistius poutassou*	Blue whiting	6.8	0.2	0.0	29.9	8.7	0.0
	Osteichtys other	Osteichtys-teleostei	–	2.9	28.0	0.0	0.1	19.9	0.0
	Actinopteri other	Actinopteri	–	0.0	0.0	7.8	0.0	0.0	22.9
	Perciforms	*Trachurus trachurus*	Horse mackerel	5.0	0.6	2.2	13.3	3.3	6.5
		Scombridae	–	–	–	–	11.9	17.7	2.9
	Others	Other		9.7	17.6	0.0	15.1	14.6	5.3
	Total			**93.7**	**73.1**	**12.2**	**99.1**	**78.2**	**41.3**
Crustacea	Crustacea	Crustacea	–	0.0	8.3	0.0	–	–	–
	Eumalacostraca	Eumalacostraca	–	0.0	0.0	45.6	0.0	0.0	39.6
	Caridea	Crangonidae	–	1.4	2.1	10.0	0.2	0.6	6.5
	Amphipoda	Amphipoda	–	0.0	0.0	7.8	–	–	–
	Caridea	Pandalidae	–	–	–	–	0	12.3	0.7
	Others	Other		2.6	8.4	11.5	–	–	–
	Total			**4.9**	**22.3**	**75.6**	**0.3**	**20.5**	**52.2**

in the Barents Sea their diets stayed relatively stable between the 1930s and 2010s (Townhill et al., 2021). In an environment undergoing global changes, generalist species may be favored over specialist species, given potential differences in their adaptive capacities (van Denderen et al., 2018; Beger, 2021; Clavel et al., 2011; Olin et al., 2022). Because the Celtic Sea is experiencing global changes, these differences may have pushed specialists to become generalists, resulting in a species-level increase in generalism.

Predator diets depend on feeding strategies. The latter may be opportunistic versus selective, and they can be discerned by looking at the correspondence between a predator's realized trophic niche and the relative abundance of its prey in the local environment. Opportunist species consume prey in accordance with their local abundance, while selective species consume certain prey more than others in accordance with energetic trade-offs, which are determined by both prey abundance and nutritional quality (Scharf et al., 2000; Spitz et al., 2018).

In the Celtic Sea, cod, whiting and hake appear to be opportunistic foragers, given the spatial distribution of blue whiting, *Micromesistius poutassou* and pouting, *Trisopterus* spp. (Trenkel et al., 2005) and their representation in the predators' stomach contents. Opportunist relations between those predators and their preys would suggest that their diet composition have varied according to prey availability (Alonso et al.,

2019). In the 1980s, whiting and hake consumed almost exclusively fish (>90%). Then, in the 1990s, the compositions of their diets shifted to include a mixture of fish (~75%) and crustaceans (~20%). Finally, in the 2010s, their diets were more than half made up of crustaceans. In adjacent European waters (e.g., the Baltic Sea from 2011 to 2013 and the North Sea in 1981), whiting stomach contents studies evidenced a mainly piscivorous diet, dominated by gobies and clupeids (Hislop et al., 1991; Ross et al., 2016). Fish prey species might have become less available in the Celtic Sea, leading to the observed dietary shifts. The cause could have been changes in prey distribution or abundance as a result of environmental variation or overfishing (Calado et al., 2020; Hernández-Mendoza et al., 2022). Notably, the fish prey species of whiting and hake have commercial value in the Celtic Sea and have thus been affected directly by fishing. For instance, blue whiting *(M. poutassou)* abundance index decreased by more than 90%, from 8×10^{12} tonnes (standard deviation [SD]: 1×10^{12} tonnes) in 1997 to 5×10^{11} tonnes (SD: 4×10^{11} tonnes) in 2016 (Ifremer, 2023), possibly due to increased landings in the southern part of the Northeast Atlantic, including the Celtic Sea, during the same period (ICES, 2022). Moreover, worldwide, climate change has been proven to result in marine species to move into deeper waters and toward the poles (Poloczanska et al., 2013, 2016). These shifts could also have impacted prey abundances and distributions and led to an increase in the abundance of certain competitors, resulting in decreased prey availability for local predators (Perry et al., 2005; Dulvy et al., 2008). Fish and invertebrate prey (e.g., polychaetes and echinoderms) distribution shifts have already been evidenced in European waters and are likely to continue in the future (Schickele et al., 2021; Hiddink et al., 2015; Weinert et al., 2016).

In the case of predators feeding selectively, temporal variation in diet composition could also have been caused by changes in prey nutritional quality (Rijnsdorp et al., 2009; Heneghan et al., 2023). It is thought that feeding strategies are driven by energetic trade-offs, where predators prefer prey that yield more energy per unit handling time (Scharf et al., 2000). Smaller pelagic fish tend to contain higher levels of lipids than do larger pelagic fish, and pelagic fish have higher lipid contents, on average, than do demersal or benthic species, which could explain a selective behavior toward these species (Van Pelt et al., 1997; Pinnegar et al., 2003; Spitz et al., 2010). It has been hypothesized that whiting, hake and other congeners display selective foraging behavior in which they target specific prey (Belleggia et al., 2019; Shaw et al., 2008). Certain lipid-rich prey (e.g., blue whiting) may be consumed more frequently than would be expected based on their temporal availability alone (Pinnegar et al., 2003; Mahe et al., 2007). If certain prey declined in quality but still required the same foraging time investment, it could reduce their attractiveness to predators (Schrimpf et al., 2012) and led the predator to show less selective feeding strategies toward them. In the Bay of Biscay, the weight at age and biomass of small pelagic fish (e.g. sardine, *Sardina pilchardus,* anchovy, *Engraulis encrasicolus* and horse mackerel, *Trachurus trachurus*) decreased since the 2000s (Doray et al., 2018; Boëns et al., 2021). Similar variations in small pelagic fish sizes and abundances could have occurred in the Celtic Sea, reducing predator selective behavior toward them. Dietary shifts comparable to those observed in this study have already been documented in top predator diets for different regions of the Atlantic ocean, such as cod in the Baltic Sea (Neuenfeldt et al., 2020) or seabirds in islands from from the tropical South Atlantic (Reynolds et al., 2019) and could imply that short-term ecosystem restructuring has taken place.

Despite efforts to standardize the data and carry out temporal comparisons, these results should be interpreted with caution. On the one side, bias could emerged from the use of stomach content method itself. This method tend to overestimate the contribution of slowly digested taxonomical groups in species diets (Amundsen and Sanchez-Hernandez, 2019). Stomach content analysis also offered a snapshot of predator diet composition limited in time (e.g. days or weeks), as such it is sensitive to occasional spatio-temporal variations in prey availability and predator displacements (Buckland et al., 2017). On the other side, sample sizes and seasonal coverage differed over time. Seasonal variations in prey distributions and life-stages are likely to impact species diets (Holt et al., 2019; Eriksen et al., 2021). These concerns could have influenced the patterns observed, and the results presented here would benefit from complementary work to confirm whether these patterns persist in the near future. Seasonal variations observed in this study were marginal in comparison to inter-period variations, however collecting data all year around would strengthen our conclusions. That said, this study's findings are valuable in better understanding past trophic variation in the Celtic Sea. Such important changes in top predators feeding habits could be the result of top-down and bottom-up processes currently in action in the Celtic Sea. Top-down forces could include a reduction in the abundance of fish occupying intermediate trophic levels, as a result of fishery exploitation (Moullec et al., 2017; Hernvann et al., 2020; Daskalov et al., 2007). In the Celtic Sea, biomass for species at higher trophic levels has been in decline since the second half of the 20th century, which has resulted in a progressive decrease in the mean trophic level of landings (e.g., a phenomenon known as "fishing down the food web") (Pinnegar et al., 2002; Pauly et al., 1998). Since the end of the 20th century fishery management policy, mainly through the implementation of fishing quotas, have caused a decrease of the fishing mortality exerted on top predators. On the contrary, the fishing mortality of their fish prey has progressively increased, reducing their availability to predators. Top-down forces could also stem from increased competition between top predators. Additionally, climate change might have resulted in the arrival or increase in top predators coming from southern waters, who might be competing for the same resources (Lancaster et al., 2017). In contrast, bottom-up forces could have recently arisen from environmental changes (e.g. climate change, pesticide regulations) in temperate waters (Galloway and Winder, 2015; De Senerpont Domis et al., 2014). The results could have been shifts in phyto- and zooplankton abundances, sizes, and lipid contents. Such variations are likely to affect the abundance, size, and nutritional quality of primary consumers, such as small pelagic fish (Menu et al., 2023; Queiros et al., 2019; Frederiksen et al., 2006; Litzow et al., 2006). Bottom-up control could also have influenced the trophic structure of the Celtic Sea by directly boosting the occurrence of certain prey, such as crustaceans, echinoderms, or mollusks (Henderson et al., 2011; Hiddink et al., 2015, Weinert et al., 2016). As such, trophic ecology offers the opportunity to track both bottom-up and top-down processes alteration. Trophic ecology is also a valuable tool for investigating how global changes can affect ecosystem structure and function. Finally, diet shifts could cause a modification of the basic elements (e.g. protein and lipids) and energy inputs provided to the top predators, as crustaceans species contains on average almost 4 times less lipids than sprats and horse mackerel (Spitz et al., 2010). These modifications are likely to lead to energy allocation strategies modifications (Martin et al., 2017) and result in alterations of the growth and reproductive functions of the species (Alonso-Fernandez and Saborido-Rey, 2012; Lloret et al., 2008).

Author statement

Morgane Amelot: conceptualization, methodology, data analysis and writing, Marianne Robert: funding acquisition, conceptualization, supervision, validation, Maud Mouchet: funding acquisition, conceptualization, supervision, validation, Dorothée Kopp: funding acquisition, conceptualization, supervision, validation.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data are public and their references have been provided.

Acknowledgments

We would like to thank *France Filière Pêche* and the Région Bretagne for providing us with the data from the EATME project, to which they contributed. We are also grateful to all the scientific staff and vessel crews that helped with EATME data sampling during the EVHOE campaigns. Finally, we appreciate the help provided by the managers of the Stomach Contents Database and the researchers who furnished data.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106224.

References

Alonso, R.B., Romero, M.A., Reinaldo, M.O., Bustelo, P.E., Medina, A.I., Gonzalez, R., 2019. The opportunistic sense : the diet of Argentine hake *Merluccius hubbsi* reflects changes in prey availability. Region. Studies in Marine Sci. 27, 100540.
Alonso-Fernandez, A., Saborido-Rey, F., 2012. Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 416, 8–16.
Amundsen, P.-A., Sánchez-Hernández, J., 2019. Feeding studies take guts–critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. J. Fish. Biol. 95 (6), 1364–1373.
Baum, J.K., Worm, B., 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. J. Anim. Ecol. 78 (4), 699–714.
Beger, M., 2021. Accepting the loss of habitat specialists in a changing world. Nat. Ecol. Evolut. 5 (5), 556–557.
Belleggia, M., Alves, N.M., Leyton, M.M., Álvarez-Colombo, G., Temperoni, B., Giberto, D., Bremec, C., 2019. Are hakes truly opportunistic feeders? A case of prey selection by the Argentine hake *Merluccius hubbsi* off southwestern Atlantic. Fish. Res. 214, 166–174.
Boëns, A., Grellier, P., Lebigre, C., Petitgas, P., 2021. Determinants of growth and selective mortality in anchovy and sardine in the Bay of Biscay. Fish. Res. 239, 105947.
Bryndum-Buchholz, A., Tittensor, D.P., Blanchard, J.L., Cheung, W.W., Coll, M., Galbraith, E.D., Jennings, S., Maury, O., Lotze, H.K., 2019. Twenty-first-century climate change impacts on marine animal biomass and ecosystem structure across ocean basins. Global Change Biol. 25 (2), 459–472.
Buckland, A., Baker, R., Loneragan, N., Sheaves, M., 2017. Standardising fish stomach content analysis : the importance of prey condition. Fish. Res. 196, 126–140.
Calado, J.G., Paiva, V.H., Ramos, J.A., Velando, A., Munilla, I., 2020. Anthropogenic food resources, sardine decline and environmental conditions have triggered a dietary shift of an opportunistic seabird over the last 30 years on the northwest coast of Spain. Reg. Environ. Change 20, 1–13.
Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization? Front. Ecol. Environ. 9 (4), 222–228.
Colwell, R.K., Futuyma, D.J., 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52 (4), 567–576.
Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., Mihneva, V., 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104 (25), 10518–10523.
Day, L., Kopp, D., Robert, M., Le Bris, H., 2019. Trophic ecology of large gadiforms in the food web of a continental shelf ecosystem. Prog. Oceanogr. 175, 105–114.
De Senerpont Domis, L.N., Van de Waal, D.B., Helmsing, N.R., Van Donk, E., Mooij, W. M., 2014. Community stoichiometry in a changing world : combined effects of warming and eutrophication on phytoplankton dynamics. Ecology 95 (6), 1485–1495.
de Carvalho, D.R., de Castro, D.M.P., Callisto, M., Chaves, A.J. de M., Moreira, M.Z., Pompeu, P.S., 2019. Stable isotopes and stomach content analyses indicate omnivorous habits and opportunistic feeding behavior of an invasive fish. Aquat. Ecol. 53 (3), 365–381.
Doray, M., Petitgas, P., Huret, M., Duhamel, E., Romagnan, J.B., Authier, M., Dupuy, C., Spitz, J., 2018. Monitoring small pelagic fish in the Bay of Biscay ecosystem, using indicators from an integrated survey. Prog. Oceanogr. 166, 168–188.
Du Buit, M.H., 1982. Essai d'évaluation de la prédation de quelques téléostéens en Mer Celtique. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 40 (1), 37–46.
Du Buit, M.H., 1995. Food and feeding of cod (*Gadus morhua* L.) in the Celtic Sea. Fish. Res. 22 (3–4), 227–241.
Du Buit, M.H., 1996. Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. Fish. Res. 28 (4), 381–394.
Du Buit, M.H., Merlina, F., 1985. Alimentation du merlan *Merlangius merlangus* L. en Mer Celtique. Rev. Trav. Inst. Peches Marit. 49 (1–2), 5–12.
Duhamel, E., Salaun, M., Pawlowski, L., 2014. EVHOE 2014 Cruise. RV Thalassa.
Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R., Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage : a biotic indicator of warming seas. J. Appl. Ecol. 45 (4), 1029–1039.
Eriksen, E., Skjoldal, H.R., Dolgov, A.V., Strand, E., Keulder-Stenevik, F., Prokopchuk, I. P., et al., 2021. Diet and trophic structure of fishes in the Barents Sea: seasonal and spatial variations. Prog. Oceanogr. 197, 102663.
Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A.J., Halliday, N.C., Wanless, S., 2006. From plankton to top predators : bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. J. Anim. Ecol. 75 (6), 1259–1268.
Galloway, A.W., Winder, M., 2015. Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids. PLoS One 10 (6), e0130053.
Garrison, L.P., Link, J.S., 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 202, 231–240.
Haase, K., Orio, A., Pawlak, J., Pachur, M., Casini, M., 2020. Diet of dominant demersal fish species in the Baltic Sea: is flounder stealing benthic food from cod? Mar. Ecol. Prog. Ser. 645, 159–170.
Harley, C.D., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecol. Lett. 9 (2), 228–241.
Henderson, P.A., Seaby, R.M.H., Somes, J.R., 2011. Community level response to climate change : the long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 400 (1–2), 78–89.
Heneghan, R.F., Everett, J.D., Blanchard, J.L., Sykes, P., Richardson, A.J., 2023. Climate-driven zooplankton shifts cause large-scale declines in food quality for fish. Nat. Clim. Change 13 (5), 470–477.
Hernández-Mendoza, L.C., Escalera-Vázquez, L., Arceo-Carranza, D., 2022. Estuarine fish feeding changes as indicator to mangrove restoration success in seasonal karstic wetlands. Front. Forest. Global Change 4, 743232.
Hernvann, P.-Y., Gascuel, D., 2020. Exploring the impacts of fishing and environment on the Celtic Sea ecosystem since 1950. Fish. Res. 225, 105472.
Hernvann, P.-Y., Gascuel, D., Grüss, A., Druon, J.-N., Kopp, D., Perez, I., Piroddi, C., Robert, M., 2020. The Celtic Sea through time and space : ecosystem modeling to unravel fishing and climate change impacts on food-web structure and dynamics. Front. Mar. Sci. 7, 578717.
Hiddink, J.G., Burrows, M.T., García Molinos, J., 2015. Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. Global Change Biol. 21 (1), 117–129.
Hislop, J.R.G., Robb, A.P., Bell, M.A., Armstrong, D.W., 1991. The diet and food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 48 (2), 139–156.
Holland, M.M., Smith, J.A., Everett, J.D., Vergés, A., Suthers, I.M., 2020. Latitudinal patterns in trophic structure of temperate reef-associated fishes and predicted consequences of climate change. Fish Fish. 21 (6), 1092–1108.
Holt, R.E., Bogstad, B., Durant, J.M., Dolgov, A.V., Ottersen, G., 2019. Barents Sea cod (*Gadus morhua*) diet composition: long-term interannual, seasonal, and ontogenetic patterns. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 76 (6), 1641–1652.
Hynes, H.B.N., 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol. 36–58.
Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. J. Fish. Biol. 17 (4), 411–429.
ICES, 2022. Blue Whiting (Micromesistius Poutassou) in Subareas 1–9, 12, and 14 (Northeast Atlantic and Adjacent Waters). ICES Advice : Recurrent Advice.
Ifremer, 2023. Indices de populations et de communautés issus des campagnes de surveillance halieutique de l'Ifremer.
Karpouzi, V.S., Stergiou, K.I., 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. J. Fish. Biol. 62 (6), 1353–1365.
Lancaster, L.T., Morrison, G., Fitt, R.N., 2017. Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. Phil. Trans. Biol. Sci. 372 (1712), 20160046.
Leaute, J.P., Pawlowski, L., Garren, F., 2016. EVHOE 2016 Cruise. RV Thalassa.
Leaute, J.P., Pawlowski, L., Salaun, M., 2015. EVHOE 2015 Cruise. RV Thalassa.
Levinton, J., 1972. Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. Am. Nat. 106 (950), 472–486.
Litzow, M.A., Bailey, K.M., Prahl, F.G., Heintz, R., 2006. Climate regime shifts and reorganization of fish communities : the essential fatty acid limitation hypothesis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 315, 1–11.
Lloret, J., Demestre, M., Sanchez-Pardo, J., 2008. Lipid (Energy) Reserves of European Hake (*Merluccius merluccius*) in the North-Western Mediterranean. Vie et Milieu/Life & Environment, pp. 75–85.
Lynam, C.P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G.A., Stenseth, N.C., 2017. Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 114 (8), 1952–1957.
Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M., Brylinski, J.-M., 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 64 (6), 1210–1219.
Martin, B.T., Heintz, R., Danner, E.M., Nisbet, R.M., 2017. Integrating lipid storage into general representations of fish energetics. J. Anim. Ecol. 86 (4), 812–825.
Menu, C., Pecquerie, L., Bacher, C., Doray, M., Hattab, T., van Der Kooij, J., Huret, M., 2023. Testing the bottom-up hypothesis for the decline in size of anchovy and sardine across European waters through a bioenergetic modeling approach. Prog. Oceanogr. 210, 102943.

Mérillet, L., Kopp, D., Robert, M., Mouchet, M., Pavoine, S., 2020. Environment outweighs the effects of fishing in regulating demersal community structure in an exploited marine ecosystem. Global Change Biol. 26 (4), 2106–2119.
Moullec, F., Gascuel, D., Bentorcha, K., Guénette, S., Robert, M., 2017. Trophic models : what do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems? J. Mar. Syst. 172, 104–117.
Nagelkerken, I., Goldenberg, S.U., Ferreira, C.M., Ullah, H., Connell, S.D., 2020. Trophic pyramids reorganize when food web architecture fails to adjust to ocean change. Science 369 (6505), 829–832.
Neuenfeldt, S., Bartolino, V., Orio, A., Andersen, K.H., Andersen, N.G., Niiranen, S., Bergström, U., Ustups, D., Kulatska, N., Casini, M., 2020. Feeding and growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the eastern Baltic Sea under environmental change. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 77 (2), 624–632.
Olin, A.B., Olsson, J., Eklöf, J.S., Eriksson, B.K., Kaljuste, O., Briekmane, L., Bergström, U., 2022. Increases of opportunistic species in response to ecosystem change : the case of the Baltic Sea three-spined stickleback. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 79 (5), 1419–1434.
Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres Jr., F., 1998. Fishing down marine food webs. Science 279 (5352), 860–863.
Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 308 (5730), 1912–1915.
Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'brien, C.M., Polunin, N.V.C., 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. J. Appl. Ecol. 377–390.
Pinnegar, J.K., Platts, M., 2014. DAPSTOM-An Integrated Database & Portal for Fish Stomach Records. Centre for Environment FAS, Lowestoft, UK.
Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A., Du Buit, M.H., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? J. Fish. Biol. 63, 197–212.
Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J.F., Buckley, L.B., Burrows, M.T., 2013. Global imprint of climate change on marine life. Nat. Clim. Change 3 (10), 919–925.
Poloczanska, E.S., Burrows, M.T., Brown, C.J., García Molinos, J., Halpern, B.S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C.V., Moore, P.J., Richardson, A.J., Schoeman, D.S., 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. Front. Mar. Sci. 62.
Queiros, Q., Fromentin, J.-M., Gasset, E., Dutto, G., Huiban, C., Metral, L., Leclerc, L., Schull, Q., McKenzie, D.J., Saraux, C., 2019. Food in the sea : size also matters for pelagic fish. Front. Mar. Sci. 6, 385.
Reynolds, S.J., Hughes, B.J., Wearn, C.P., Dickey, R.C., Brown, J., Weber, N.L., Weber, S. B., Paiva, V.H., Ramos, J.A., 2019. Long-term dietary shift and population decline of a pelagic seabird—a health check on the tropical Atlantic? Global Change Biol. 25 (4), 1383–1394.
Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Möllmann, C., Pinnegar, J.K., 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 66 (7), 1570–1583.
Robert, M., Pawlowski, L., Kopp, D., 2022. TrophicCS: Spatialized Trophic Data of the Celtic Sea Continental Shelf Food Web. Ecology 103 (8), e3708. https://nam11.safelinks.protection.outlook.com/?url=https%3A%2F%2Fdoi.org%2F10.1002%2Fecy.3708&data=05%7C01%7Cs.ranjit%40elsevier.com%7C130e33baa79543c5a76208dbd0770d74%7C9274ee3f94254109a27f9fb15c10675d%7C0%7C0%7C638332982213806479%7CUnknown%7CTWFpbGZsb3d8eyJWIjoiMC4wLjAwMDAiLCJQIjoiV2luMzIiLCJBTiI6Ik1haWwiLCJXVCI6Mn0%3D%7C1000%7C%7C%7C&sdata=j%2FZLjQ1VytZ%2B0fO2pmUDmc6AEtPXH4OouirtJPs17AE%3D&reserved=0.
Ross, S.D., Gislason, H., Andersen, N.G., Lewy, P., Nielsen, J.R., 2016. The diet of whiting *Merlangius merlangus* in the western Baltic Sea. J. Fish. Biol. 88 (5), 1965–1988.
Scharf, F.S., Juanes, F., Rountree, R.A., 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators : interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208, 229–248.
Schickele, A., Goberville, E., Leroy, B., Beaugrand, G., Hattab, T., Francour, P., Raybaud, V., 2021. European small pelagic fish distribution under global change scenarios. Fish Fish. 22 (1), 212–225.
Schrimpf, M.B., Parrish, J.K., Pearson, S.F., 2012. Trade-offs in prey quality and quantity revealed through the behavioral compensation of breeding seabirds. Mar. Ecol. Prog. Ser. 460, 247–259.
Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication. In: Weaver, W. (Ed.), CE Shannon (And Recent Contributions to the Mathematical Theory of Communication). University of Illinois Press.
Shaw, M., Diekmann, R., Van DerKooij, J., Milligan, S., Bromley, P., Righton, D., 2008. Assessment of the diets of cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus* juveniles in a frontal region close to the Norwegian Trench : Co-existence or competition? J. Fish. Biol. 73 (7), 1612–1634.
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 (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci. 67 (5), 909–915.
Spitz, J., Ridoux, V., Trites, A.W., Laran, S., Authier, M., 2018. Prey consumption by cetaceans reveals the importance of energy-rich food webs in the Bay of Biscay. Prog. Oceanogr. 166, 148–158.
Townhill, B.L., Holt, R.E., Bogstad, B., Durant, J.M., Pinnegar, J.K., Dolgov, A.V., et al., 2021. Diets of the Barents Sea cod (*Gadus morhua*) from the 1930s to 2018. Earth Syst. Sci. Data 13 (3), 1361–1370.
Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Dawson, W.A., Du Buit, M.H., Tidd, A.N., 2005. Spatial and temporal structure of predator–prey relationships in the Celtic Sea fish community. Mar. Ecol. Prog. Ser. 299, 257–268.
Van Pelt, T.I., Piatt, J.F., Lance, B.K., Roby, D.D., 1997. Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. Comp. Biochem. Physiol. Physiol. 118 (4), 1393–1398.
van Denderen, P.D., Lindegren, M., MacKenzie, B.R., Watson, R.A., Andersen, K.H., 2018. Global patterns in marine predatory fish. Nat. Ecol. Evolut. 2 (1), 65–70.
Weinert, M., Mathis, M., Kröncke, I., Neumann, H., Pohlmann, T., Reiss, H., 2016. Modelling climate change effects on benthos : distributional shifts in the North Sea from 2001 to 2099. Estuar. Coast Shelf Sci. 175, 157–168.
Woodin, S.A., Jackson, J.B.C., 1979. Interphyletic competition among marine benthos. Am. Zool. 19 (4), 1029–1043.

Chapitre 10

Annexe 4

Check for updates

Received: 23 September 2024 | Revised: 14 May 2025 | Accepted: 2 June 2025

DOI: 10.1111/jfb.70116

BRIEF COMMUNICATION

JOURNAL OF FISH BIOLOGY fsbi

A decline in the energy content of forage fish in the Bay of Biscay

Morgane Amelot[1,2] | Marianne Robert[2] | Maud Mouchet[1] | Dorothée Kopp[2]

[1]Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France

[2]DECOD, L'Institut Agro, IFREMER, INRAE, Lorient, France

Correspondence
Morgane Amelot, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France.
Email: morgane.amelot@mnhn.fr

Funding information
France Filière Pêche, Grant/Award Number: 24/1004144

Abstract

Planktonic production fuels the base of marine food webs and can mediate energy accumulation in consumers but is affected by several anthropogenic pressures. Our understanding of how shifts in prey quality at various trophic level shape marine food webs remains poor. This study explores variation in the nutritional quality of prey of hake *Merluccius merluccius* and whiting *Merlangius merlangus* between the 2000s and 2020s. An overall decrease in prey quality was observed between these periods. Prey species previously considered high quality no longer differed in nutritional composition from intermediate-quality prey species. These results suggest that a profound trophic reorganization is currently taking place in the Bay of Biscay, probably mediated through bottom-up processes.

KEYWORDS
Bay of Biscay, energy, feeding behaviour, lipids, prey

Global change impacts marine ecosystems through different processes, including climate change, pollution and fishing pressure (Koenigstein et al., 2016). Because these pressures are exerted on different trophic levels, whether directly (e.g., fishing mortality) or indirectly (e.g., species displacements caused by global warming), they could result in ecosystem reorganization (Pörtner & Peck, 2010). For instance, from the mid-1980s, fertilizer legislation in Europe led to a decrease in nutrient inputs to the North-East Atlantic, resulting in variation in phytoplankton production (Desmit et al., 2020). In addition, global warming has been associated with variation in zooplankton and phytoplankton quality (Hixson & Arts, 2016).

Such shifts in resource quality have had important consequences for the condition of small pelagic fish since the beginning of the 2000s, particularly in North-East Atlantic food webs (Doray et al., 2018; Véron et al., 2020). These species, such as sardines *Sardina pilchardus* (Walbaum 1792), anchovy *Engraulis encrasicolis* (L.) or mackerel *Scomber scombrus* (L.), feed on planktonic organisms. As a result, their recent decline in length and body condition was hypothesized to be related to changes in zooplankton and phytoplankton production (Marquis et al., 2006).

Although consequences of variation in planktonic production have been studied extensively for low trophic level species such as small pelagic fish (Peck et al., 2021), there is less information on responses of higher trophic-level species to prey quality deterioration.

Among high trophic-level species, Gadiformes (Corrales et al., 2022; Day et al., 2019) have seen large changes in diet in recent years (Amelot et al., 2023a; Amelot et al., 2023b). More specifically, hake *Merluccius merluccius* (L.) and whiting *Merlangius merlangus* (L.) have switched from being selective piscivores with a dominance of high-quality fish prey such as small pelagics in the 1980s (Belleggia et al., 2019; Mahe et al., 2007; Pinnegar et al., 2003; Shaw et al., 2008) to being generalist omnivores, including a mix of fish and invertebrate prey, in the 2010s. Selective species consume certain prey more than others in accordance with energy trade-offs, which are determined by prey abundance, swimming and hiding capacities and nutritional quality (Scharf et al., 2000; Spitz et al., 2018), whereas opportunist species consume prey based on their local abundance. Because fish have generally higher swimming capacities than invertebrates, a decrease in their nutritional quality as prey could have

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2025 The Author(s). *Journal of Fish Biology* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Fisheries Society of the British Isles.

modified the energy trade-offs that previously motivated selective predatory behaviour towards them (Meyers et al., 2021). This could have caused a change in *M. merluccius* and *M. merlangus* diets through a shift from selectively preying on fish to opportunist feeding behaviour.

Our objectives in this study were (1) to determine whether *M. merluccius* and *M. merlangus* prey nutritional quality has changed over the past 20 years; and (2) to see whether any such changes impacted particular prey quality groups and could therefore support the hypothesis of a shift in the diets of *M. merluccius* and *M. merlangus*.

The Bay of Biscay is located from 1 to 10° west and from 43 to 48° north, opening onto the North-East Atlantic Ocean. Diet reports from a stomach content study (Pinnegar, 2014) and metabarcoding databases (Lejeune et al., 2022) were used to define the potential prey of *M. merluccius* and *M. merlangus* in the area (Appendix: Table S1). From these potential prey, a set of 16 species was selected to estimate prey nutritional quality evolution.

Prey species were sampled in the Bay of Biscay during the EVHOE (*EValuation des ressources Halieutiques de l'Ouest de l'Europe*) and ORHAGO (*Observation of the benthic aquatic resources of the GOlfe de Gascogne*) campaigns (Coupeau, 2023; Laffargue et al., 2022; Laffargue et al., 2023) in October and November 2022 and 2023. Data collected on these samples were then compared to those published in Spitz et al. (2010) based on sampling by the same campaigns conducted in October and November. The data from Spitz et al. (2010) were collected between 2002 and 2008, but the number of year covered by species varied from 1 to 2 years as it did for the contemporary period. Samples were collected with a demersal trawl and kept frozen until they could be processed in the laboratory. Efforts were made to sample comparable size classes between periods, but the opportunistic nature of the sampling resulted in size range discrepancies for some species. A subset of data was selected to reduce this inter-period size variability and test if it would have impacted the general results (Appendix: Table S2); no change in energy content trends was observed.

To reduce interindividual variability, contemporary samples were created for analysis by pooling the entire bodies of several individuals of each species (Table 1). These pools of specimens were then ground into a homogenous material from which 40 g was sent to the Labocea laboratory for further analyses. As some past samples had only one replicate per species, it was not possible to assess variability between replicates.

Proximate composition (water, ash, lipid, protein, carbohydrate contents) and energy content were determined to evaluate the nutritional quality of prey species. For water content, a part (5 g) of each of the biological samples was mixed with Fontainebleau sand and ethanol (95%), oven-dried at 103 ± 2°C for a night and weighed (Afnor, 2001a). Ash content was determined by heating 5 g of the biological sample in a furnace for 4 h at 550 ± 25°C. This process eliminates organic materials by incineration, and the inorganic matter that remains is then weighed (Afnor, 2001b). For lipid determination, samples (2.5 g) were boiled in 3 N hydrochloric acid (100 mL) for 30–45 min. Then, the mixture was filtered through a filter composed of quartz sand and celite, and the filters dried in a microwave oven. Total lipid content was extracted by a solid–liquid extraction method (EU, 2009), using a Buchi B811Soxhlet extraction system with a petroleum-ether solvent. The extracted lipids were collected in beakers and weighed. Total protein was inferred from the nitrogen content, following the Kjeldahl method (Afnor, 2002), whereby a portion (0.5 g of biological sample) was digested with sulfuric acid in the presence of a mineralization catalyst, and the liberated nitrogen retained as ammonium sulphate. Ammonia was then released from the acid digest by the addition of sodium hydroxide. The ammonia was distilled, collected in a boric acid solution and titrated with standardized hydrochloric acid N/10. Protein content was then estimated by multiplying nitrogen content by a conversion factor of 6.25. Carbohydrate content was calculated as follows: total carbohydrate content (%) = 100 − water content (%) − ash content (%) − lipid content (%) − protein content (%). Finally, energy was calculated (EU, 2011) based on the following equation: E (kJ/100 g) = [(17 × protein content (%) + (37 × lipid content (%) + (17 × total carbohydrate content (%)].

To characterize prey nutritional composition distribution between the periods 2002–2008 and 2022–2023, a correspondence analysis (CA) was performed on the standardized mean lipid, protein, ash, water and energy content by species and period, using quotient transformation via the *data. Normalization* function of *clusterSim* R package (Dudek & Walesiak, 2020).

According to Spitz et al. (2010), three prey quality groups were determined based on species' past energy density: high quality (HQ, energy density >6 kJ g^{-1}): *S. scombrus*, horse mackerel *Trachurus trachurus* (L.), *S. pilchardus*, argentine *Argentina sphyraena* L., sand smelt *Atherina presbyter* Cuvier 1829, boarfish *Capros aper* (L.), *Engraulis encrasicolus*, sprat *Sprattus sprattus* (L.); intermediate quality (IQ, 4 < energy density <6 kJ g^{-1}): *M. merlangus*, poor cod *Trisopterus minutus* (L.), blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso 1827), common dragonet *Callionymus lyra* L., Fries's goby *Lesueurigobius friesii* (Malm 1874), white glass shrimp *Pasiphaea sivado* (Risso 1816); and low quality (LQ, energy density <4 kJ g^{-1}): *M. merluccius*, common cuttlefish *Sepia officinalis* L. The co-ordinates of the species by period were extracted from the first two axes of the CA to estimate a 75% ellipse by quality group using the *SIBER* R package (Jackson et al., 2011).

To estimate the separation of quality groups from one another, we used the *maxLikOverlap* function from the *SIBER* package (Jackson et al., 2011) to quantify the realized overlap between HQ and IQ groups, as the number of species in the LQ group was not enough to estimate an ellipse surface. Finally, we tested the probability of an increasing overlap, understood as a reduced isolation, between these two groups using the Bayesian ellipse overlap function *bayesianOverlap* from the *SIBER* package, with three chains, and 1000 iterations as burn-in (number of initial iterations discarded). The increases in simulated 75% overlaps were statistically compared using a Student *t*-test.

Large differences were observed between the studied periods for both lipids and energy content. In all species except *S. sprattus*, energy contents decreased over time (Table 1). This decrease in energy content was, on average, 33% for HQ group (excluding *S. sprattus*), 17%

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

TABLE 1 Mean nutritional content of the species in the different prey quality groups by period, 2002–2008 energy results are from Spitz et al. (2010).

Quality groups based on Spitz et al. (2010)	Species	Species code	Period	Length (cm)	Individuals sampled (number of replicates)	Water % [min–max]	Protein % [min–max]	Lipids % [min–max]	Ash % [min–max]	Energy kJ.g^{-1} [min–max]
High (HQ)	*Scomber scombrus*	SCOM	2002–2008	25–29	12 (4)	67.3 [66.4–69.9]	17.5 [17.3–17.8]	10.5 [7.9–13.6]	2.1 [1.8–2.4]	7.9 [7.1–8.5]
			2022–2023	18–27	15 (5)	71.8 [67.2–76.0]	19.3 [18.8–19.7]	6.3 [2.4–10.9]	10.1 [2.3–3.4]	5.6 [4.2–7.3]
	Trachurus trachurus	TRAC	2002–2008	14–30	30 (5)	72.4 [71.1–74.0]	18.2 [17.3–19]	5.0 [3.6–6.2]	3.1 [2.4–4.5]	6.0 [5.6–6.5]
			2022–2023	15–19	15 (5)	77.0 [76.3–78.9]	17.5 [16.6–17.9]	2.0 [1.2–2.7]	3.7 [3.5–3.8]	3.8 [3.3–4.0]
	Sardina pilchardus	SARD	2002–2008	12–22	15 (3)	65.3 [63.2–67.4]	17.8 [16.7–19.1]	11.7 [8.4–17.1]	2.4 [1.8–3.3]	8.7 [7.5–10.1]
			2022–2023	16–17	15 (5)	76.9 [76.5–77.6]	18.6 [17.9–19.0]	1.6 [0.7–2.4]	4.1 [3.8–4.5]	3.8 [3.5–4.1]
	Argentina sphyraena	ARGE	2002–2008	11–16	22 (2)	72.2 [71.5–72.2]	17.8 [16.5–19.0]	5.7 [5.2–6.1]	2.5 [2.5–2.5]	6.1 [6.0–6.2]
			2022–2023	11–19	18 (5)	73.8 [71.0–76.8]	17.2 [16.4–17.8]	6.7 [4.1–8.9]	3.4 [3.1–3.7]	5.4 [4.4–6.3]
	Atherina presbyter	ATHE	2002–2008	5–12	129 (3)	67.8 [65.9–68.8]	19.8 [18.9–21.2]	7.3 [6.6–8.1]	3.0 [2.1–3.7]	7.3 [7.1–7.5]
			2022–2023	7–11	46 (5)	75.2 [73.1–76.8]	18.1 [17.6–18.6]	3.0 [2.2–4.2]	4.1 [4.0–4.5]	4.2 [3.9–4.7]
	Capros aper	CAPR	2002–2008	6–7	36 (1)	71.3	17.2	4.8	4.6	6.2
			2022–2023	6–10	58 (4)	74.1 [72.3–74.9]	16.6 [15.8–17.2]	4.3 [3.1–5.5]	6.0 [5.4–6.3]	4.4 [4.0–4.9]
	Engraulis encrasicolus	ENGR	2002–2008	9–13	208 (4)	72.0 [69.0–76.0]	19.6 [18.2–20.3]	3.4 [1.7–5.2]	2.8 [1.9–3.2]	5.8 [4.9–6.7]
			2022–2023	12–14	25 (5)	75.4 [73.8–76.5]	19.3 [19.1–19.6]	1.9 [1.1–3.4]	3.1 [2.9–3.2]	4.1 [3.7–4.6]
	Sprattus sprattus	SPRA	2002–2008	7–13	246 (4)	70.9 [69.1–75.4]	17.2 [16.4–18.2]	8.2 [3.4–11.2]	2.5 [2.3–2.7]	6.5 [4.8–7.3]
			2022–2023	8–12	24 (5)	68.1 [67.0–69.0]	16.5 [16.0–16.8]	14.0 [11.3–14.1]	2.7 [2.6–2.9]	7.6 [7.0–8.1]
Intermediate (IQ)	*Merlangius merlangus*	MERL	2002–2008	17–22	24 (4)	79.5 [79.3–79.7]	16.7 [16.6–16.9]	0.7 [0.3–1.0]	2.9 [2.3–3.5]	3.9 [3.8–3.9]
			2022–2023	14–23	15 (5)	79.1 [77.7–80.3]	17.8 [16.6–18.6]	1.3 [0.6–2.5]	3.0 [2.6–3.3]	3.5 [3.2–4.0]
	Trisopterus minutus	TRIS	2002–2008	14–18	21 (3)	73.8 [71.5–75.3]	18.8 [17.9–20.3]	2.8 [2.4–3.3]	3.5 [2.3–2.4]	5.1 [5.0–5.2]
			2022–2023	14–18	15 (5)	73.6 [72.1–74.8]	19.1 [18.3–20.1]	2.6 [1.9–3.2]	4.3 [3.2–5.5]	4.4 [4.2–4.7]
	Micromesistius poutassou	MICR	2002–2008	14–20	40 (4)	77.9 [77.0–78.3]	17.4 [16.1–18.1]	1.5 [1.1–1.7]	3.1 [2.2–4.0]	4.4 [4.0–4.7]
			2022–2023	17–20	14 (5)	75.7 [74.0–76.1]	18.4 [17.9–19.3]	1.9 [1.2–2.4]	3.8 [3.3–4.9]	3.9 [3.5–4.2]
	Callionymus lyra	CALL	2002–2008	15–19	5 (1)	75.4	17.1	2.0	3.6	5.2
			2022–2023	10–21	17 (5)	76.8 [75.8–78.3]	17.4 [16.5–18.4]	1.8 [0.6–2.9]	4.1 [3.6–4.4]	3.7 [3.2–4.1]
	Lesueurigobius friesii	LEUS	2002–2008	4–6	143 (1)	72.4	16.5	4.1	4.8	5.6
			2022–2023	4–8	90 (3)	74.9 [74.6–75.1]	16.5 [16.2–16.9]	4.6 [4.4–4.7]	4.2 [4.0–4.3]	4.5 [4.5–4.5]
	Pasiphaea sivado	PASI	2002–2008	4–9	342 (1)	78.1	17.6	0.5	3.4	4.1
			2022–2023	2–9	130 (4)	79.0 [78.0–79.8]	16.3 [15.6–16.7]	1.2 [1.0–1.3]	3.0 [2.9–3.1]	3.3 [3.2–3.4]
Low [LQ]	*Merluccius merluccius*	MELU	2002–2008	22–29	9 (3)	80.4 [79.5–81.2]	16.0 [15.1–16.9]	0.7 [0.3–1.1]	2.7 [2.2–3.2]	3.7
			2022–2023	26–29	9 (3)	79.7 [79.3–80.1]	17.0 [16.0–17.6]	1.0 [0.9–1.2]	3.4 [2.9–4.2]	3.27
	Sepia officinalis	SEPI	2002–2008	6–10	10 (2)	75.8 [75.7–75.9]	15.8 [15.3–16.4]	1.2 [1.0–1.4]	5.5 [5.2–5.8]	3.8
			2022–2023	4–9	15 (5)	78.0 [76.8–78.8]	16.0 [14.4–17.1]	0.9 [0.8–1.0]	4.4 [2.8–6.4]	3.21

Note: The 'length' column gives the length range (minimum–maximum) in centimetres. 'Individuals sampled' is the total number of individuals of a species sampled in a period. 'Number of replicates' is the number of pools that were treated separately for nutritional content estimation.

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

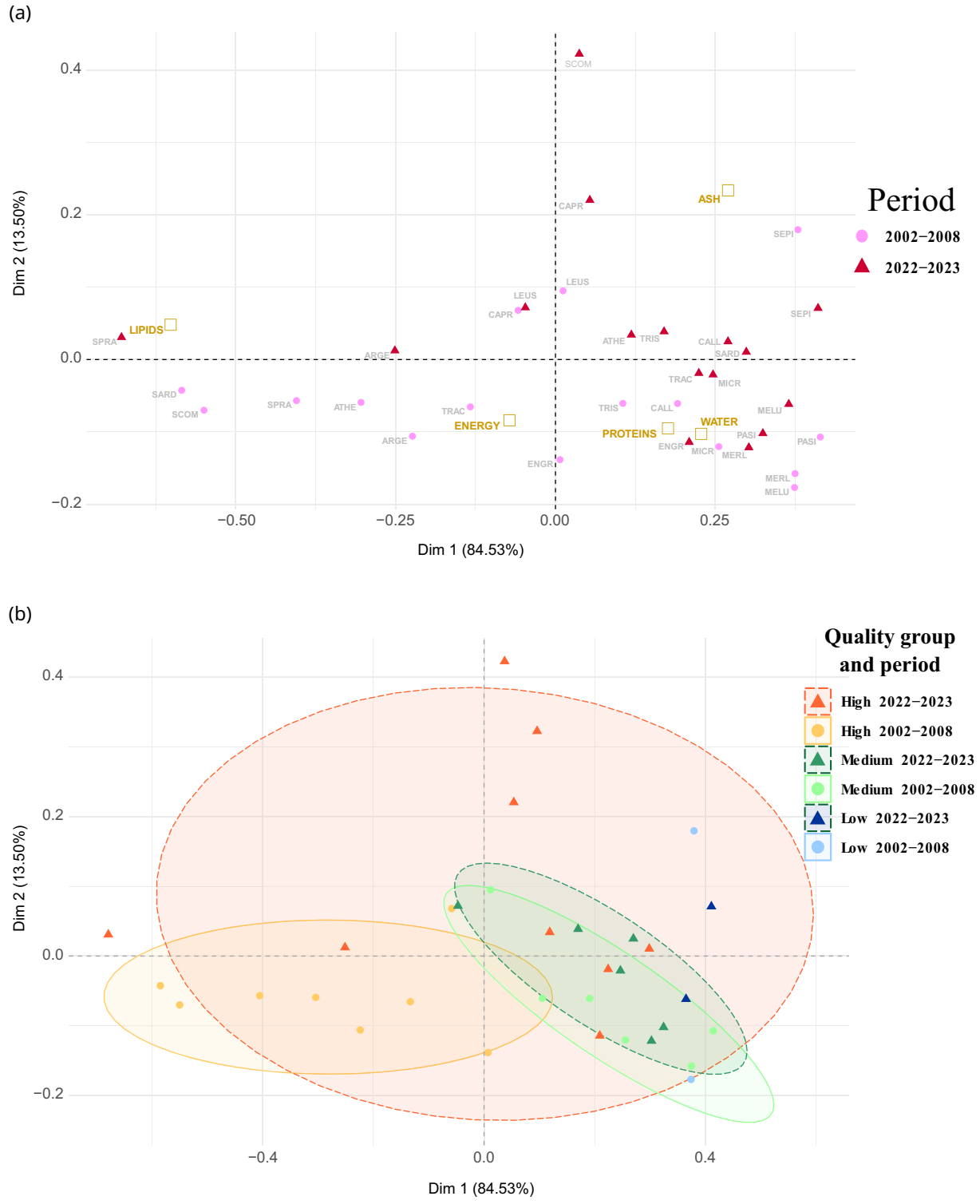


FIGURE 1 (a) Correspondence analysis outputs. Species (abbreviations given in Table 1) are represented by pink circles for the 2002–2008 period and red triangles for the 2022–2023 period. Nutritional components are represented by brown squares. (b) 75% ellipses are represented by prey quality group and period based on the correspondence analysis co-ordinates.

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

for IQ group and 14% for LQ group (Table 1). The lipid percentage also decreased between periods for all HQ species apart from *S. sprattus* and *A. sphyraena* (Table 1).

Based on their nutritional composition, the distribution of species on the CA shows a segregation based on the quality and the period (Figure 1a). When considering nutritional composition measured in 2002–2008, HQ species (on the left), apart from *E. encrasicolus* (ENGR), are separated from LQ and IQ species (on the right) along the *x*-axis. Conversely, HQ, LQ and IQ species with nutritional composition measured between 2022 and 2023 remained clustered on the right side of the *x*-axis, except for *S. sprattus* (SPRA) and *A. sphyraena* (ARGE).

The global and relative percentage of overlap between HQ and IQ group 75% ellipses increased significantly (*t*-test, *p*-value <2.2e−16) between periods. During the first period, the overlaps of the ellipse surfaces between groups were almost non-existent: 4% and 8% for the HQ and IQ groups, respectively. During the second period, however, the overlap increased: 13%, for the HQ group and 98% for the IQ, including almost all of the ellipse surface (Figure 1b).

From the period of 2002–2008 to 2022–2023, the discrepancy between HQ and IQ/LQ groups fell drastically, associated to a decrease in energy content of HQ and IQ prey. These results expand previous findings on small pelagic fish energy content decrease (Doray et al., 2018; Véron et al., 2020) to broader forage species categories, inducing variations in energy gains for predators. However, information that could extend the period studied to better examine inter-annual variability in trophic interactions would be highly valuable in understanding these variations in energy transfer.

Energy gain from prey consumption is the result of a balance between the energy expended to consume a prey and the energy content of this prey that can be assimilated by the predator (Giacomini, 2022; Sutton & Arnould, 2022). As such, all else being equal (e.g., diet composition, prey–predator size ratio, prey density and distribution), a reduction in prey energy contents would have a direct impact on predator energy gain (McCluskey et al., 2016; von Biela et al., 2019).

A first option is that *M. merluccius* and *M. merlangus* could have maintained the same diets despite the decrease in prey quality content, leading to a reduction in energy gain. Alternatively, these predators could have changed their diet, a phenomenon observed in these same species in the Celtic Sea during the same period (Amelot et al., 2023a). None of the prey species of *M. merluccius* and *M. merlangus* increased in energy content during this period apart from *S. sprattus*. Consequently, neither of these options would be beneficial to *M. merluccius* or *M. merlangus*, although the second could potentially limit their energy losses through a decrease in hunting costs. Indeed, the HQ group includes a majority of small pelagic fish known to show predator avoidance behaviour that could incur high energy costs for predators chasing them (Lambert et al., 2019).

Fish diet represents the entry point of most of the basic elements underlying individual body condition and functioning (Currie & Evans, 2020), with different roles in fish metabolic functions. Lipids, constituted of fatty acids, contribute to locomotion, growth and reproductive functions (Tocher, 2003), whereas protein contributes mainly to growth and reproductive functions (Craig et al., 2017). The energy gained through prey consumption is a proxy of these different elements. Variations in prey composition are likely to result in differential energy allocation by predators (Albo-Puigserver et al., 2017; Persson & De Roos, 2006). In the earlier of the two periods studied, separation of the HQ group from the other groups was mainly related to high lipid content in these species. Lipids mainly enter marine food webs through phytoplankton production (Jónasdóttir, 2019; Napiórkowska-Krzebietke, 2017). As such, a decrease in prey lipid composition is likely to be related to bottom-up processes. Variations in phytoplankton production in relation to climate change have been explored through variation in phytoplankton abundance, species assemblages and proxy composition (Edwards et al., 2022; Galloway & Winder, 2015; Hixson & Arts, 2016). As stated in the introduction, total phytoplankton production did not decrease over our study period (Desmit et al., 2020). Phytoplankton lipid quantity is mainly controlled by the species that constitute the community (Galloway & Winder, 2015). These assemblages have been found to vary in coastal environments in relation to temperature (Carstensen et al., 2015; Derolez et al., 2020). Finally, lipid production variation within species has been tested in controlled experiments and demonstrates a decrease in lipid production when phytoplankton are exposed to warmer temperatures (Titocci & Fink, 2024). It has also been suggested that zooplankton production has been impacted by climate change due to variation in zooplankton abundance, lipids and energy content (Garcia et al., 2024; Titocci & Fink, 2024). These changes would have had an impact on the quality of the zooplankton consumed by planktivorous fish such as small pelagics (Bachiller & Irigoien, 2015; Chouvelon et al., 2015).

This study highlighted important shifts in hake and whiting prey nutritional quality over the past 20 years, mainly characterized by a decrease in quality of prey defined as highly qualitative in the past. Both the mechanistic understanding of the factor that could cause those changes in prey quality and the trade-off processes that could result from such change would require complementary information. On one side, details of phytoplankton production in offshore areas or trophic transfer would provide support to understand potential bottom-up processes at stage in the Bay of Biscay. On the other side, additional information on predator–prey relationship through detailed handling time and diet variations along periods could inform possible energetic trade-off driving the Bay of Biscay trophic structure.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

M. A.: funding acquisition, conceptualization, methodology, data analysis and writing, M. R.: conceptualization, supervision, validation, M. M.: conceptualization, supervision, validation, D. K.: funding acquisition, conceptualization, methodology, supervision, validation.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the M&M project supported by France Filière Pêche (24/1004144). We thank all the scientific staff and vessel crews who participated in data collection during the EVHOE and

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

ORHAGO surveys. We thank T. Motus for her valuable comments on the chemical analysis section. We thank J. Spitz for giving us access to his data and for his feedback on this paper.

FUNDING INFORMATION

This study was part of the M&M project supported by France Filière Pêche (24/1004144).

ORCID

Morgane Amelot https://orcid.org/0000-0001-8603-6968

REFERENCES

Afnor. (2001a). Viandes, produits à base de viandes et produits de la pêche. Détermination de l'humidité NF V 04-401, 2001/04/01. https://www.boutique.afnor.org/fr-fr/norme/nf-v04401/viandes-produits-a-base-de-viandes-et-produits-de-la-peche-determination-de/fa116776/469

Afnor. (2001b). Viandes, produits à base de viandes et produits de la pêche. Détermination de la teneur en cendres NF V 04-404, 2001/04/01. https://www.boutique.afnor.org/fr-fr/norme/nf-v04404/viandes-produits-a-base-de-viandes-et-produits-de-la-peche-determination-de/fa116774/18401

Afnor. (2002). Viandes, produits à base de viandes et produits de la pêche - Détermination de la teneur en azote total et calcul de la teneur en protéines, NF V 04-407, 01/09/2002. https://www.boutique.afnor.org/fr-fr/norme/nf-v04407/viandes-produits-a-base-de-viandes-et-produits-de-la-peche-determination-de/fa116773/20274

Albo-Puigserver, M., Muñoz, A., Navarro, J., Coll, M., Pethybridge, H., Sánchez, S., & Palomera, I. (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *140*, 74–82.

Amelot, M., Robert, M., Mouchet, M., & Kopp, D. (2023a). Gadiform species display dietary shifts in the Celtic Sea. *Marine Environmental Research*, *192*, 106224.

Amelot, M., Robert, M., Mouchet, M., & Kopp, D. (2023b). Boreal and Lusitanian species display trophic niche variation in temperate waters. *Ecology and Evolution*, *13*(11), e10744.

Bachiller, E., & Irigoien, X. (2015). Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, *534*, 179–198.

Belleggia, M., Alves, N. M., Leyton, M. M., Álvarez-Colombo, G., Temperoni, B., Giberto, D., & Bremec, C. (2019). Are hakes truly opportunistic feeders? A case of prey selection by the Argentine hake *Merluccius hubbsi* off southwestern Atlantic. *Fisheries Research*, *214*, 166–174.

Carstensen, J., Klais, R., & Cloern, J. E. (2015). Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *162*, 98–109.

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). *Marine Biology*, *162*, 15–37.

Corrales, X., Preciado, I., Gascuel, D., de Gamiz-Zearra, A. L., Hernvann, P. Y., Mugerza, E., de Lopez Gamiz-Zearra, A., Louzao, M., Velasco, F., Doray, M., López-López, L., Carrera, P., Cotano, U., & Andonegi, E. (2022). Structure and functioning of the Bay of Biscay ecosystem: A trophic modelling approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *264*, 107658.

Coupeau, Y. (2023). ORHAGO 23 cruise, RV Côtes De La Manche. https://doi.org/10.17600/18002511

Craig, S. R., Helfrich, L. A., Kuhn, D., & Schwarz, M. H. (2017). *Understanding fish nutrition, feeds, and feeding*. Virginia Cooperative Extension.

Currie, S., & Evans, D. H. (Eds.). (2020). *The physiology of fishes*. CRC Press.

Day, L., Kopp, D., Robert, M., & Le Bris, H. (2019). Trophic ecology of large gadiforms in the food web of a continental shelf ecosystem. *Progress in Oceanography*, *175*, 105–114.

Derolez, V., Soudant, D., Malet, N., Chiantella, C., Richard, M., Abadie, E., Aliaume, C., & Bec, B. (2020). Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *241*, 106810.

Desmit, X., Nohe, A., Borges, A. V., Prins, T., De Cauwer, K., Lagring, R., Van der Zande, D., & Sabbe, K. (2020). Changes in chlorophyll concentration and phenology in the North Sea in relation to de-eutrophication and sea surface warming. *Limnology and Oceanography*, *65*(4), 828–847.

Doray, M., Petitgas, P., Romagnan, J. B., Huret, M., Duhamel, E., Dupuy, C., Spitz, J., Authier, M., Sanchez, F., Berger, L., Dorémus, G., Bourriau, P., Grellier, P., & Massé, J. (2018). The PELGAS survey: Ship-based integrated monitoring of the Bay of Biscay pelagic ecosystem. *Progress in Oceanography*, *166*, 15–29.

Dudek, A., & Walesiak, M. (2020). The choice of variable normalization method in cluster analysis. In K. S. Soliman (Ed.), *Proceeding of the 35th International Business Information Management Association Conference (IBIMA)* (pp. 325–340) 978-0-9998551-4-1.

Edwards, M., Beaugrand, G., Kléparski, L., Hélaouët, P., & Reid, P. C. (2022). Climate variability and multi-decadal diatom abundance in the Northeast Atlantic. *Communications Earth & Environment*, *3*(1), 162.

EU. (2009). Commision regulation n°152/2009: laying down the methods of sampling and analysis for the official control of feed. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:32009R0152

EU. (2011). Commission regulation n°1169/2011 of the European Parliament and of the Council of 25 October 2011 on the provision of food information to consumers, amending Regulations (EC) No 1924/2006 and (EC) No 1925/2006 of the European Parliament and of the Council, and repealing Commission Directive 87/250/EEC, Council Directive 90/496/EEC, Commission Directive 1999/10/EC, Directive 2000/13/EC of the European Parliament and of the Council, Commission Directives 2002/67/EC and 2008/5/EC and Commission Regulation (EC) No 608/2004 Text with EEA relevance. https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2011/1169/oj/eng

Galloway, A. W., & Winder, M. (2015). Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids. *PLoS One*, *10*(6), e0130053.

Garcia, T., Carlotti, F., Lepoint, G., Guilloux, L., Tesán-Onrubia, J. A., Grassi, B., … Bănaru, D. (2024). The decadal variability of elemental, isotopic, and biochemical compositions of coastal Mediterranean zooplankton responds to environmental changes. *Marine Biology*, *171*(5), 1–18.

Giacomini, H. C. (2022). Metabolic responses of predators to prey density. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 980812.

Hixson, S. M., & Arts, M. T. (2016). Climate warming is predicted to reduce omega-3, long-chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton. *Global Change Biology*, *22*(8), 2744–2755.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, *80*(3), 595–602.

Jónasdóttir, S. H. (2019). Fatty acid profiles and production in marine phytoplankton. *Marine Drugs*, *17*(3), 151.

Koenigstein, S., Mark, F. C., Gößling-Reisemann, S., Reuter, H., & Poertner, H. O. (2016). Modelling climate change impacts on marine fish populations: Process-based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers. *Fish and Fisheries*, *17*(4), 972–1004.

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2022). EVHOE 2022 cruise, RV Thalassa. https://doi.org/10.17600/18001822

Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2023). EVHOE 2023 cruise, RV Thalassa. https://doi.org/10.17600/18002363

Lambert, C., Authier, M., Doray, M., Dorémus, G., Spitz, J., & Ridoux, V. (2019). Hide and seek in the Bay of Biscay—A functional investigation of marine megafauna and small pelagic fish interactions. *ICES Journal of Marine Science*, *76*(1), 113–123.

Lejeune, B., Kopp, D., Mehault, S., & Mouchet, M. A. (2022). Assessing the diet and trophic level of marine fauna in a fishing ground subject to discarding activity using stable isotopes. *PLoS One*, *17*(6), e0268758.

Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M., & Brylinski, J.-M. (2007). Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, *64*(6), 1210–1219.

Marquis, E., Petitgas, P., Niquil, N., & Dupuy, C. (2006). Influence of the small pelagic fish on the structure and functioning of the planktonic food web on the continental shelf of the Bay of Biscay.

McCluskey, S. M., Bejder, L., & Loneragan, N. R. (2016). Dolphin prey availability and calorific value in an estuarine and coastal environment. *Frontiers in Marine Science*, *3*, 30.

Meyers, N., Speakman, C. N., Dorville, N. A. Y., Hindell, M. A., Semmens, J. M., Monk, J., … Arnould, J. P. (2021). The cost of a meal: Factors influencing prey profitability in Australian fur seals. *PeerJ*, *9*, e12608.

Napiórkowska-Krzebietke, A. (2017). Phytoplankton as a basic nutritional source in diets of fish. *Journal of Elementology*, *22*(3), 831–841.

Peck, M. A., Alheit, J., Bertrand, A., Catalán, I. A., Garrido, S., Moyano, M., Rykaczewski, R. R., Takasuka, A., & van Der Lingen, C. D. (2021). Small pelagic fish in the new millennium: A bottom-up view of global research effort. *Progress in Oceanography*, *191*, 102494.

Persson, L., & De Roos, A. M. (2006). Food-dependent individual growth and population dynamics in fishes. *Journal of Fish Biology*, *69*(sc), 1–20.

Pinnegar, J. K. (2014). DAPSTOM - An Integrated Database & Portal for Fish Stomach Records. Version 4.7. Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science, Lowestoft, UK. February 2014, 39 pages.

Pinnegar, J. K., Trenkel, V. M., Tidd, A. N., Dawson, W. A., & Du Buit, M. H. (2003). Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology*, *63*, 197–212.

Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, *77*(8), 1745–1779.

Scharf, F. S., Juanes, F., & Rountree, R. A. (2000). Predator size-prey size relationships of marine fish predators : Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, *208*, 229–248.

Shaw, M., Diekmann, R., Van DerKooij, J., Milligan, S., Bromley, P., & Righton, D. (2008). Assessment of the diets of cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus* juveniles in a frontal region close to the Norwegian trench : Co-existence or competition? *Journal of Fish Biology*, *73*(7), 1612–1634.

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 Journal of Marine Science*, *67*(5), 909–915.

Spitz, J., Ridoux, V., Trites, A. W., Laran, S., & Authier, M. (2018). Prey consumption by cetaceans reveals the importance of energy-rich food webs in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, *166*, 148–158.

Sutton, G. J., & Arnould, J. P. Y. (2022). Quantity over quality? Prey-field characteristics influence the foraging decisions of little penguins (*Eudyptula minor*). *Royal Society Open Science*, *9*(6), 211171.

Titocci, J., & Fink, P. (2024). Disturbance alters phytoplankton functional traits and consequently drives changes in zooplankton life-history traits and lipid composition. *Hydrobiologia*, *851*(1), 161–180.

Tocher, D. R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, *11*(2), 107–184.

Véron, M., Duhamel, E., Bertignac, M., Pawlowski, L., & Huret, M. (2020). Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers. *Progress in Oceanography*, *182*, 102274.

von Biela, V. R., Arimitsu, M. L., Piatt, J. F., Heflin, B., Schoen, S. K., Trowbridge, J. L., & Clawson, C. M. (2019). Extreme reduction in nutritional value of a key forage fish during the Pacific marine heatwave of 2014-2016. *Marine Ecology Progress Series*, *613*, 171–182.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Amelot, M., Robert, M., Mouchet, M., & Kopp, D. (2025). A decline in the energy content of forage fish in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 1–7. https://doi.org/10.1111/jfb.70116

10958649, 0, Downloaded from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.70116 by Ifremer Centre Bretagne Blp, Wiley Online Library on [03/09/2025]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Chapitre 11

Annexe 5

Reconstructing spatiotemporal abundance patterns of marine species under past climate conditions

Authors

Morgane Amelot[1,2], Damaris Zurell[3], Dorothée Kopp[2], Maud Mouchet[1], Marianne Robert [2].

Corresponding author: morgane.amelot@mnhn.fr

Affiliations

[1]Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Paris, France

[2]DECOD, L'Institut Agro, IFREMER, INRAE, 56100, Lorient, France

[3] University of Potsdam, Institute of Biochemistry and Biology, Am Neuen Palais 10, D-14469 Potsdam, Germany

Acknowledgements

We thank all the scientific staff and vessel crew members who helped with data sampling during the EVHOE surveys.

Author contribution

Morgane Amelot : conceptualization, methodology, data analysis and writing, **Damaris Zurell** : conceptualization, methodology, supervision, validation, **Maud Mouchet** : supervision, validation, **Dorothée Kopp** : supervision, validation, **Marianne Robert**: conceptualization, supervision, validation.

Data availability statement

The data that support the findings of this study are openly available and doi are provided in the material and methods section.

Conflict of interest statement

All authors declare that they have no conflicts of interest.

Reconstructing spatiotemporal abundance patterns of marine species under past climate conditions

Keywords

Abundance-based Species Distribution Model (SDM), marine fish, time-varying environmental variables, longevity, *r-K* gradient, Celtic Sea, Climate change.

Abstract

Most Species distribution modelling approaches lack consideration of demographic processes that drive the ecological niche of species. Using life-history trait proxies as estimate of the timeline of these demographic processes could be a compromise to relate species distribution and abundance shifts to the demographic processes that drive species vulnerability to climate change. We developed an abundance-based species distribution modelling (SDM) framework for three functionally distinct fish species to reconstruct spatiotemporal patterns using such approach. More precisely, climate variables were incorporated at different temporal scales to better reflect the timelines of life-history response, including long-term climate effects over a species' entire life span as well as the immediate response of a particular species to environmental variability. Our findings underscored that biotic variables related to food resources mainly determine short-term abundance patterns while abiotic variables related *e.g.* to temperature and oxygen concentration are more relevant over longer time scales. Integrating temporally explicit variables into abundance-based SDMs provide important insights into environmental drivers of demographic processes. The method proposed in this paper is transferable to all species with abundance time series data available and is flexible to take into account different species demographic specificities through life-history traits integration.

1 - Introduction

Species distribution models (SDMs) are widely used to understand and predict species responses to climate change (Yalcin & Leroux, 2017, Braun *et al*., 2023). SDMs relate species occurrence, or sometimes abundance, to environmental variables hypothesizing and assuming that this relationship can predict species and community responses to climate change (Elith & Leathwick, 2009). Yet, SDMs have also been criticized for non-consideration of demographic processes that drive the ecological niche of species (Pang *et al*., 2024). Some SDMs' frameworks choose to mix demographic models and classical SDM to overcome this limitation (Swab *et al*., 2015, Zurell, 2017). However, the lack of species-specific demographic data may be a limitation to extending these methods, as these approaches might be poorly transferable from one species to another (Dormann *et al*., 2012, Römer *et al*., 2024).

The demographic niche concept (Pang *et al*. 2024) explicitly separates the species' ecological niche into the reproductive and survival niche of the species to better understand how demographic processes affect both species' range limits and abundance. Survival and reproductive niches are shaped by biotic and abiotic factors that have effects at different time scales. Growth and reproduction are linked to reproductive and survival niche and shaped by metabolic feedbacks, which in turn are influenced by abiotic factors such as temperature (Kelley *et al*., 2018, Currie & Evans, 2020, Huang *et al*., 2021). These feedbacks also result from an energetic trade-off that balances the energetic budget between growth and reproductive function according to the food intake available (Beauvieux *et al*., 2022, Garland *et al*., 2022). These abiotic and biotic factors have immediate effects on species survival and reproductive outputs, as well as long-term consequences on their distribution. Reproduction and survival are processes that are inferred by time steps in demographic models (Mollet & Cailliet, 2002, Bjorkvoll *et al*., 2012). This means that the relation between ecological niche and vital rates is a recurring process over time that shapes the species reaction to its environment throughout its entire lifetime. Therefore, the demographic processes that are expected to be impacted by climate change, will determine the

type and temporal scale of the environmental variables that must be included in an SDM. Ignoring it, while using SDMs, denies this relationship between vital rates and population dynamics that result in the observed species abundance distribution.

Species life history traits are measurable units that relate to species demographic processes like growth, reproduction or survival functions (Dawson *et al*., 2021). As such, using life history trait proxies could be a compromise to relate variations in species abundance distribution to the demographic processes that drive their vulnerability to climate change. Life history traits related to reproduction and survival timeline such as species longevity or length at maturity are widely available in functional traits open-source database (Kleyer *et al*., 2008, de Magalhaes & Costa, 2009, Tavsanoglu & Pausas, 2018, Martini *et al*., 2021).

Commonly *r*-*K* life history gradients are expected to be related to both a species' sensitivity to climate variability and its ability to track shifting climates. Species associated to *K*-like strategy are characterized by larger size and longer lifespan and invest into offspring survival. They are thus expected to demonstrate comparably low sensitivity to short term extreme climatic events (Bailey & Van De Pol, 2016) and be highly mobile (Rytwinski & Fahrig, 2012). In contrast, *r*-strategists are characterized by rapid growth and high reproductive output, and are predicted to exhibit greater resilience to long-term environmental pressures due to their substantial adaptive capacity (Bates *et al*., 2014, Alvarez-Noriega *et al*., 2023, Huang *et al*., 2024, Rincon-Diaz *et al*., 2025). Thus, species sensitivity to long term climate change impacts should favor *r*-strategy species over *K*-strategy species. As such we expect *r*-like species to be more impacted by climate change while exposed to short term extreme pressure and that these impacts should translate into abundance variations, while we expect *K*-strategy species to be more impacted by long term environmental variability mainly through range shifts.

In this study, we applied a standardized SDM framework to reconstruct spatiotemporal abundance patterns of three marine fish species with distinct life-history characteristics over a 24-year time

series. The selected species ranged from *r*-like to *K*-like life history: from *Callionymus lyr*a (dragonet), a small benthic short-living teleost, to *Melanogrammus aeglefinus (*haddock), an intermediate length and longevity demersal teleost, and finally *Squalus acanthias* (spiny dogfish), a long-living demersal chondrychtyens. We used longevity as a proxy for life history strategy to identify the adequate time scales over which environmental variability should be considered, incorporating both the immediate, short-term response of a particular species to environmental variability and longer-term response over the species' entire life span. We assessed both the spatial and temporal predictive performances of the resulting models and explored the relative contribution of environmental variables at the two different time scales. We expect a relation between life-history patterns and model performances, as environmental variables associated to climate change should impact *K*-strategists more than *r*-strategists, as such correlative models based on environmental variables might perform better for *K*-strategist. We also expect the selected environmental variable types and temporal scales to vary along this gradient, with shorter term selection for *r*-like species and long-term proxies selection for *K*-like species.

2 - Material and Methods

2.1 – Introducing abundance-based SDMs steps

In this study, we used an abundance-based SDM framework to reconstruct spatiotemporal abundance patterns of species under past climate conditions. The framework considered environmental predictors at two different time scales that were chosen based on species' life history parameters. Thereby, we implemented different algorithms that considered or did not consider zero inflation, meaning the separation of occurrence and abundance patterns. This was based on the premise that distinct environmental filtration mechanisms could be exerted on occurrence and abundance.

SDMs are complex models that require consideration of a significant number of hypotheses. As such, SDM frameworks have been widely theorized (Araujo *et al*., 2019, Leroy 2022, Zurell *et al*.,

2020). They consist in four methodological steps: (1) Data preparation, encompassing environmental data and species abundance or presence data, (2) Model selection, (3) Model validation, and (4) Model projection. To document the decisions made at every step, we followed the ODMAP (Overview, Data, Model, Assessment and Prediction) protocol and provide a summary of the modelling framework in Appendix 1 & 2 (Zurell *et al*., 2020).

2.2 – Data preparation

In Western countries scientific fishing surveys are standardized surveys conducted at regular intervals in designated areas, using the same equipment and methodology each time (Auber *et al.*, 2023). This data source is collectively regarded as underutilized, as it provides insights beyond mere commercial stock information, offering insights into community-related matters. FISHGLOB is a recently built database that gathers 95 surveys data worldwide, encompassing the monitoring of 2.5 million square kilometers of seafloor since 2000 (Maureaud *et al*., 2024). Through the availability of standardized time series of abundance data FISHGLOB offers unique opportunities to apply abundance-based SDMs.

The Celtic Sea is regarded as a transitional zone between boreal and lusitanian biogeographic distributions (Engelhard *et al*., 2011) and a significant European fishing ground (Hernvann & Gascuel, 2020). Since 1997, the International Bottom Trawl Fishing Survey has been conducted in this region (EVHOE, Laffargue *et al*., 2022). Species Abundance per Unit of Effort (unit) was extracted from FISHGLOB from 1997 to 2020. The survey utilizes a GOV (Grande Ouverture Verticale) demersal trawl, towed for 30 minutes at a mean speed of 3.5 knots by the R/V Thalassa. The survey employed a stratified semi-random sample scheme from 1997 to 2016 and a non-random stratified scheme plan from 2018 to 2020 (Laffargue *et al*., 2021). To improve the coverage of the niche and thus abundance-based SDMs for hindcasting in the Celtic Sea we used a larger geographic area to fit our models. Indeed, EVHOE survey encompasses not only the Celtic

Sea but also extends southward to the Bay of Biscay which might improve the coverage of past environmental variables combinations.

The framework was applied to three species: *Callionymus lyra, Melanogrammus aeglefinus*, and *Squalus acanthias* that differed in their spatial distribution, from ubiquitous to non-ubiquitous in the study area, in their abundance range, from large to small variability in abundance, and in their life history parameters from *r*- to *K*-strategist species. In accordance with the guidelines established by Araújo and Guisan (2006) and Austin and Van Niel (2011) on the selection of meaningful environmental variables, a preliminary selection of environmental variables was conducted. As the species were bentho-demersal, the temperature, salinity, oxygen and pH levels at the bottom, as well as primary production over the water column and three types of benthic production (deposit feeders, macrobenthos; suspension filter feeders, macrobenthos; and meiobenthos) were selected as environmental variables. The environmental data were extracted from the POLCOMS ERSEM database at 7 km² spatial resolution (see Appendix 3) Then, three metrics—minimum, maximum, and mean—of each of these environmental variables were estimated at two time scales.

Climate variables were incorporated at different temporal scales to better reflect the timelines of life-history response, including long-term climate effects over a species' entire life span as well as the immediate response of a particular species to environmental variability. The first time scale was designed to capture the environmental variables experienced by the species over its lifespan until they were sampled. We used EVHOE survey to calculate the species' average age at the time of sampling. This value was divided by the longevity of the species from Fishbase (Froese 2005) yielding an average relative lifespan at the sampling time of 22% of fish longevity. This averaged relative lifespan was multiplied by species-specific longevity extracted from Fishbase for each species and used to define our long-term environmental variables proxies. The second time scale was an immediate snapshot at the time the species were sampled, which was the fourth quarter of the year.

Substrate information was extracted from the EMODNET database at a scale of 4 km² (Vasquez *et al*., 2023). Finally, non-spatialized fishing mortality proxies were estimated to account for potential impacts of fishing as a temporal driver of species abundance. Fishing mortality data were extracted from Ecosystemic models of the Celtic Sea and the Bay of Biscay (Potier *et al*., 2025, Appendix 4).

A second selection between all previous environmental variables at the two time scales was made on a species-by-species basis to identify the best combination of variables based on their individual contribution to abundance, while removing correlated explanatory variables by selecting the more relevant explanatory variables between couples of variables that scored over 0.7 for Spearman correlation test (Zurell *et al*., 2012, Zurell *et al*., 2018). Thereby, relevance was defined by univariate variable importance in terms of AIC.

2.3 - Model fitting

All analysis were conducted in R (R Core Team, 2020) with package performance (Lüdecke *et al*., 2021), sdmTMB (Anderson *et al*., 2022), gbm.auto (Dedman *et al*., 2017), glmmTMB (Brooks *et al*., 2017) and randomForest (Breiman, 2001). First, as abundance data typically contain many zeros, zero inflation in data was tested for each species (Lüdecke *et al*., 2021). When the zero-inflation test was negative, a non-zero inflated framework was used. The non-zero inflated framework was composed of four models: boosted regression trees (hereafter BRT), random forest (hereafter RF), generalized linear models (hereafter GLM), and spatiotemporal generalized linear mixed effect models (hereafter sdmTMB). The same framework was used for zero-inflated species, but a delta boosted regression tree was used and zero-inflated distributions were included for all models except random forests.

This set of algorithms was selected to cover an important range of abundance relations to environmental variables, from linear (GLM and sdmTMB) to complex (BRT and RF), integrating spatial auto-correlation (sdmTMB) or not (GLM, BRT and RF). The BRT models were fitted and

selected based on the lowest predictive deviance, using all environmental variables that had been previously selected (Dedman *et al*., 2017). The optimal hyper-parameter configuration (number of trees, maximum depth, minimum rows, minimum tries, and sample rate) for random forest models was determined based on mean squared error, utilizing all previously selected environmental variables. GLMs using all previously selected environmental variables were fitted with second-order polynomial, and the best model was selected based on AIC. Finally, spatially auto-correlated linear models (sdmTMB) were used, with the two main explanatory variables from the abundance term of delta log-normal boosted regression trees (Anderson *et al*., 2022).

Given the high proportions of zero and low proportions of high value in marine species abundance data, researchers commonly use either the delta log-normal or Tweedie distribution (Dedman *et al*., 2017). These two distributions were used for each algorithm when possible (see Appendix 1 & 2). Finally, two types of ensemble models were used to combine the abundance outputs from the different models, using the arithmetic mean or the geometric mean.

2.4 – Model evaluation

For validation, the data were divided into five time periods: 1997 to 2001, 2002 to 2005, 2006 to 2010, 2011 to 2015, and 2016 to 2020. These subsets were chosen to estimate the impact of auto-correlative time effects on the SDMs and the models' ability to predict future distribution (Ruiz-Diaz *et al*., 2024a). Performance metrics were estimated for these outputs.

A set of 6 performance metrics was used to estimate model accuracy, precision and ability to discriminate low and high values (Waldock *et al*., 2022). This set of performance metric included: a relative absolute error defined as the mean absolute error divided by the mean observed abundance for a species (MAE), Spearman’s rank correlation (Spearman) and Pearson’s correlation (Pearson) between predicted and observed abundance, the slope and intercept of a linear model between predicted and observed abundance (slope, intercept), and standard deviation of the predicted abundance divided by the standard deviation of observed abundance (dispersion).

Rank correlation was added to this set through C-Index, to compare models' ability to discriminate between high and low values to a broader range of SDM approaches (Harrel *et al*., 1982).

For the purpose of our comparison, spatial projections were aggregated on a grid of rectangles (0.625° of latitudinal length and 1.167° of longitudinal length, approximately 5000 km²) that encompassed the entire area of interest (Figure 1). The dimensions of the rectangles have been calculated to ensure that at least a third of the time series is covered by rectangles, and that at least one station is sampled by decade by rectangle.

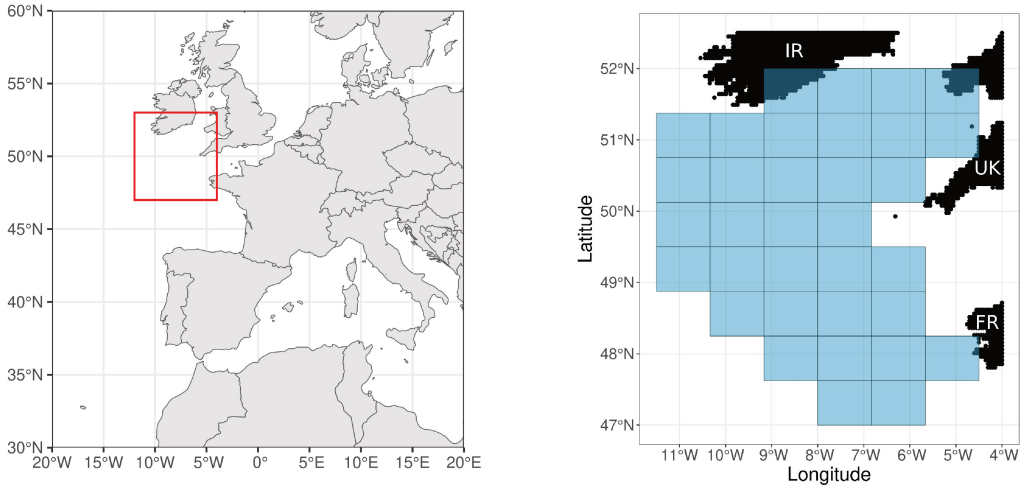


Figure 1 Map of the rectangle grid for hindcast results visualization and country localization with IR , Ireland, UK, United Kingdom and FR, France

To visualize the performance of model fits to identify temporal and spatial patterns in abundance, the relative abundance and total abundance by year were assessed for prediction and observed data (equation 1 to 4).

$$(1)\ rAb^{p}_{t}=mu_{Ab}{}^{p}{}_{t}/mu_{Ab}{}^{p}$$

$$(2)\ rAb^{obs}_{t}=mu_{Ab}{}^{obs}{}_{t}/mu_{Ab}{}^{obs}$$

$$(3)\ rAb^{p}_{r}=mu_{Ab}{}^{p}{}_{r}/mu_{Ab}{}^{p}$$

$$(4)\ rAb^{obs}_{r}=mu_{Ab}{}^{obs}{}_{r}/mu_{Ab}{}^{obs}$$

The relative predicted abundance by year rAb^{p}_{t} is the mean abundance of a given year $mu_{Ab}{}^{p}{}_{t}$, over all rectangle sampled that year, divided by the mean abundance over the time period, $mu_{Ab}{}^{p}$ (equation 1). The relative observed abundance by year rAb^{obs}_{t} is calculate analogously (equation 2). The relative predicted abundance by rectangle rAb^{p}_{r} is the mean abundance in a given rectangle over all the year sampled, $mu_{Ab}{}^{p}{}_{r}$, divided by the mean abundance over all rectangles $mu_{Ab}{}^{p}$ (equation 3). Again, the same applied for the relative observed abundance by rectangle rAb^{obs}_{r} (equation 4).

For ensemble model we had to estimate *a posteriori* the relative contribution of environmental variables to the explanatory power of the model. This was explored by running a random forest model on the prediction against all environmental variables and examining the relative contribution of each environmental variable to this final model.

Response curves were explored using wireframe plots by visualizing the predicted response along the gradients of two environmental variables while fixing all other environmental variables at their mean (GLM, RF, BRT or sdmTMB).

3 - Results

3.1 – Algorithm selection

All species were tested positive for zero-inflation, while testing them without zero-inflated distribution. When zero-inflated distribution was used, then zero-inflation tested again, only *Callionymus lyra* was negative to zero-inflation. In the temporal block cross-validation, no trends in performance metric values were evidenced although model performance varied across the different time periods (Appendix 5). All performance metrics are available in Appendix 6, but only MAE, C-Index, Spearman and Pearson are presented here as precision and discrimination performance were the most important criterion for hindcast validation in our case. Best individual

240 models were sdmTMB according to MAE performance metric for all species. sdmTMB ranked
241 first for *Squalus acanthias* and *Melanogrammus aeglefinus* C-Index but worse for *C. lyra*, the best
242 individual model for *C.lyra* C-index was generalized linear model. Geometric mean ensemble
243 were outperforming sdmTMB for *M. aeglefinus* and *C. lyra* (Table 2, Appendix 6). Overall, the
244 best performance in terms of C-index were obtained for *M. aeglefinus*, then *C. lyra*, then *Squalus*
245 *acanthias* (Table 2, Appendix 6). As such, sdmTMB algorithm was selected for *S. acanthias*
246 projection while geometric mean ensembles were selected for the two other species projections.

247 **Table 2** Algorithms performance by species for the four main performance metrics selected with
248 MAE (Mean Absolute error), Pearson and Spearman discrimination test and C-Index for each
249 species and model: BRT (boosted regression, tree), RF (random forest), GLM (generalized linear
250 model), sdmTMB (spatialized linear mixed model), E1 (arithmetic mean), E2 (geometric mean).
251 We provide the median value of the performance metric over the validation subsets and the
252 minimal and maximal value between brackets.

		MAE	Pearson	Spearman	C-index
Callionymus lyra	BRT	1.07 [1.02-1.23]	**0.18** [-0.02-0.21]	**0.59** [0.11-0.64]	0.64 [0.54-0.66]
	RF	1.17 [1.07-2.35]	0.06 [0.02-0.18]	0.35 [0.08-0.47]	0.58 [0.52-0.63]
	GLM	1.08 [0.98-1.31]	0.13 [0.00-0.18]	**0.59** [0.02-0.64]	**0.66** [0.49-0.69]
	sdmTMB	1.06 [0.98-1.14]	0.01 [-0.01-0.10]	0.02 [-0.06-0.46]	0.50 [0.47-0.62]
	E1	1.07 [1.02-1.35]	0.14 [-0.01-0.21]	0.50 [0.11-0.60]	0.63 [0.52-0.66]
	E2	**1.04** [1.00-1.26]	0.17 [-00.44.02-0.21]	0.55 [0.01-0.64]	0.64 [0.49-0.67]
Melanogrammus aeglefinus	BRT	1.38 [1.11-2.59]	0.27 [0.22-0.40]	0.57 [0.49-0.61]	0.72 [0.69-0.73]
	RF	1.71 [1.06-4.34]	0.38 [0.01-0.46]	0.56 [0.21-0.65]	0.69 [0.54-0.71]
	GLM	1.30 [1.06-2.05]	0.28 [0.25-0.32]	0.51 [0.45-0.60]	0.70 [0.68-0.71]
	sdmTMB	1.16 [0.94-1.62]	0.39 [-0.01-0.53]	**0.72** [0.00-0.75]	**0.74** [0.52-0.74]
	E1	1.60 [1.13-2.07]	0.41 [0.17-0.50]	0.61 [0.33-0.67]	0.72 [0.65-0.74]
	E2	**1.07** [0.98-1.59]	**0.44** [0.18-0.50]	**0.72** [0.63-0.75]	**0.74** [0.70-0.74]
Squalus acanthias	BRT	1.68 [1.07-3.45]	0.15 [-0.03-0.31]	0.31 [0.02-0.0.56]	0.55 [0.51-0.60]
	RF	2.32 [1.47-3.52]	0.07 [-0.01-0.17]	0.25 [0.04-0.34]	0.54 [0.50-0.58]
	GLM	1.72 [0.99-5.10]	0.14 [-0.05-0.31]	0.36 [-0.01-0.54]	0.55 [0.50-0.59]
	sdmTMB	**1.19** [0.99-2.21]	0.12 [-0.01-0.24]	0.34 [-0.02-0.67]	**0.56** [0.49-0.63]
	E1	1.62 [1.30-3.53]	0.18 [0.01-0.25]	0.35 [0.00-0.47]	0.55 [0.50-0.60]

	E2	1.44 [0.98-2.91]	**0.20** [-0.01-0.31]	**0.38** [-0.00-0.61]	0.55 [0.50-0.60]

3.2. Models' performances to reconstruct temporal and spatial patterns

Temporal and spatial trends in species biomass were reproduced for all species. The models detected a decreasing abundance trend across time for *Callionymus lyra* and an increasing abundance trend for *Melanogrammus aeglefinus* and *Squalus acanthias* (Figure 2). For all three species, the predicted time series was much smoother than the observed abundance time series and did not capture the full variability in abundance between years. *C. lyra* showed a general north-west to south-east decreasing abundance gradient for both observed and predicted relative abundances (Figure 2). *M. aeglefinus* demonstrated a very clear and contrasting north-south decreasing abundance gradient for both observed and predicted relative abundance. The predicted relative abundance for *S. acanthias* showed a north-east to south-west decreasing abundance gradient, while observed data were more heterogeneous with no clear spatial distribution.

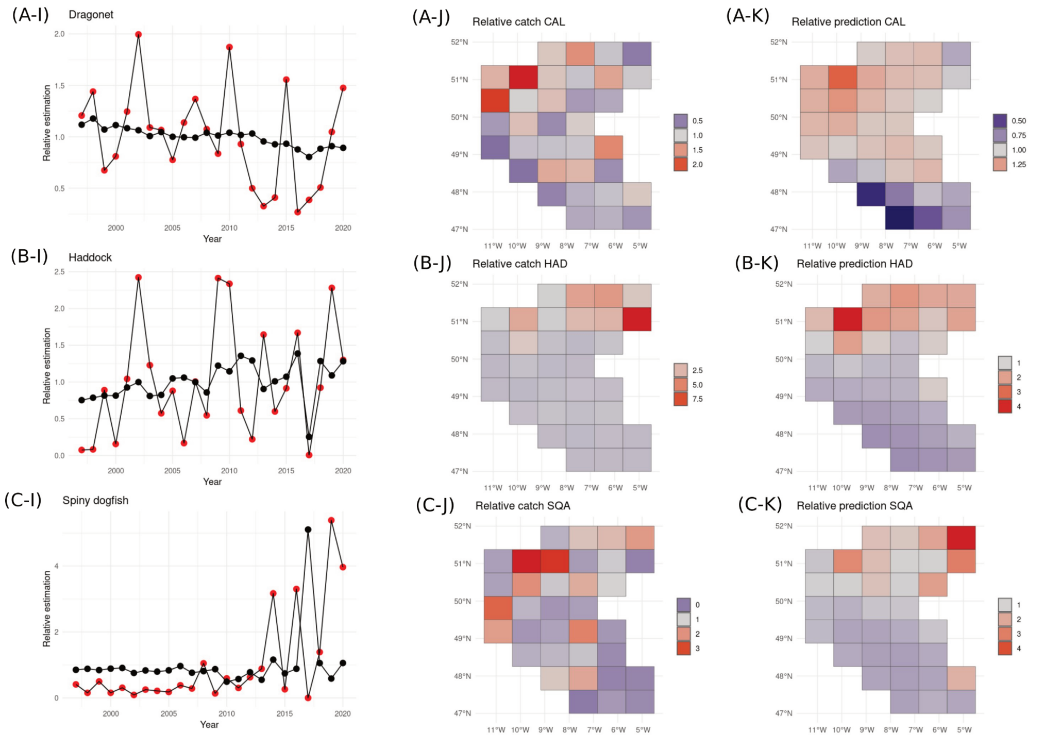


Figure 2 Relative abundance observed (red) and predicted (black) across time (A-I, B-I, C-I) and relative abundance observed (A-J, B-J, C-J) and predicted (A-K, B-K, C-K) across space for

Callionymus lyra (A-I, A-J, A-K), *Melanogrammus aeglefinus* (B-I, B-J, B-K) and *Squalus acanthias* (C-I, C-J, C-K)

3.3. The relative contribution of biotic and abiotic variables at various temporal scales

For each species, a specific set of environmental variables was selected in the best performing model (Table 3). *Squalus acanthias* only depended on a single environmental variable since the selected model for this species was sdmTMB. Results revealed clear differences in the relevant time scale for each predictor variable. At the short time scale, the main contributing variables were benthic production for all species (mean, meiobenthos production for *Callionymus lyra*, mean, deposit feeders macrobenthos production, for *Melanogrammus aeglefinus* and mean filter-suspension feeders production, for *Squalus acanthias*). At the long time scale, the most relevant variables were salinity (mean) and O^2 for *M. aeglefinus*. Substrate was also selected for *C. lyra* (Table 3, Appendix 6).

Table 3 Environmental variable score according to the Random Forest (RF) approach. In the RF approach, a higher relative contribution indicates higher importance of the variable. Environmental variables are dissolved oxygen: O_2, bottom temperature (T°C), pH, Salinity (Sal), Substrate (Sub) and benthic production (B), Fishing mortality (F). Environmental predictors were either estimated as short term X_s, for the sampled semester or long term X_l while estimated during the fourth of the species longevity from Fishbase.

Species									
Callionymus lyra	Environmental variable	O^2_l	$T°C_l$	pH_l	Sal_l	Sub	B_l	B_s	
	Relative importance [%]	15.4	13.7	10.5	8.7	21.1	10.0	20.6	
Melanogrammus aeglefinus	Environmental variable	O^2_l	$T°C_l$	pH_s	Sal_l	Sub	B_l	B_s	F_s
	Relative importance [%]	23.0	14.2	11.9	10.0	13.9	7.2	16.3	3.5

Response surfaces were examined using wireframe plots visualizing the predicted response along the gradients of selected environmental variable pairs for *Melanogrammus aeglefinus* and *Callionymus lyra* (Appendix 8). Similar shapes were observed for both *M. aeglefinus* and *C. lyra*, with a bell-shaped response for temperature and an increase in abundance associated with an increase in oxygen. Furthermore, the response surfaces seemed to show a threshold effect between oxygen concentration and most other environmental variables. Short-term benthic production was selected for all species, although not the same component: meiobenthos for *C. lyra*, macrobenthic deposit feeders for *M. aeglefinus* and macrobenthic suspension/filter feeders for *S. acanthias*. The relationship between these food resources and abundance was also positive.

4 - Discussion

In this study, we used abundance-based SDMs to reconstruct spatial and temporal abundance patterns of functionally distinct marine fish species in the Celtic Sea. As environmental variables may affect species survival across different time scales, we explicitly tested short-term effects and lifetime-effects on species abundance patterns. Although predictive performance varied across species, our models well reconstructed the main temporal trends in abundance. Importantly, our models reveal that biotic variables related to food resources mainly determine short-term abundance patterns while abiotic variables related *e.g.* to temperature and oxygen concentration are more relevant over longer time scales.

Abundance-based SDMs typically employ a single time scale for environmental variable estimates, mostly representing long-term climate (Mellin *et al.*, 2010, Ruiz-Diaz *et al.*, 2024a, 2024b). Our temporally explicit approach showed that a combination of long-term abiotic predictor variables and short-term biotic predictor variables may offer valuable insights into the mechanisms underlying species' responses to these environmental factors. The long-term impact of abiotic variables is likely to be related to growth or survival processes that condition a species'

311 sensitivity to climate change (Pörtner & Peck, 2010). This hypothesis could also explain why no
312 long-term abiotic variable has been selected for the species that could undergo the larger
313 displacement during its lifetime, such as the long-lived shark species *Squalus acanthias*. However,
314 the short-term effects of biotic variables may be attributable to feeding processes that influence
315 species' immediate mobility (Sagarese *et al*., 2014).

316 We expected higher climate sensitivity in *K*-like boreal species compared to *r*-like lusitanian
317 species. However, no long-term abiotic variable has been selected for the most *K*-like species,
318 *Squalus acanthias*. The lack of abiotic variable selection for this species might relate to its
319 important longevity (24 years) in comparison to climate change effects experienced in the Celtic
320 Sea. As noted in other studies, the Celtic Sea is an area that has experienced comparably low levels
321 of climate change since the end of the 20th century (Mérillet *et al*., 2020). The relatively low level
322 of past variability may restrict our capacity to assess *S. acanthias*' response to climate change. It
323 is anticipated that both the environmental variable values and their variable velocity will have an
324 impact on the species' response. The timeframe for observing the impact of climate change on
325 demographic processes is likely to be too short for long-living species such as *Squalus acanthias*
326 at this point. Therefore, it is reasonable to expect that SDMs will perform better for *K*-like species
327 with moderate longevity. The time series required to accurately predict range shift phenomena
328 will also depend on the level of environmental variability that has already occurred. According to
329 climate change model projections, significant changes in temperature and primary production are
330 expected in the Celtic Sea area in the future (the projected increase in bottom temperature is 3.01°C
331 between 2069-2098 and 1960-1989, Tinker *et al*., 2016). As such, we expect future redistribution
332 in species to occur at faster rates in the following decades. To gain a deeper understanding of
333 climate sensitivity of *r*/*K* strategists, it would be useful to extend our temporally explicit analyses
334 to a larger number of species with varying life history characteristics.

335 Overall, model performances were average in comparison to other abundance-based SDM models
336 (fish and crustaceans from Grand Banks of Newfoundland Ruiz-Díaz *et al*., 2024b, or tropical fish

species ,Waldock *et al*., 2022). In comparison to the common performance metric for occurrence models (Vaughan & Ormerod, 2005), the estimated C-Index values ranged between 0.55 for *Squalus acanthias*, 0.64 for *Callionymus lyra* and 0.72 for *Melanogrammus aeglefinus*, when a threshold of 0.7 is considered acceptable for occurrence model performance (Jiménez-Valverde *et al*., 2012). Discussions might arise on setting lower thresholds (< 0.7) for abundance-based SDM as the risk of classification error is likely to be higher than for occurrence-based models.

Two data characteristics were identified in literature as key contributors to the performance of the abundance model: prevalence and abundance range. Prevalence is a primary driver of presence–absence SDM performance (Lawson *et al*., 2014). It has been tested and found that intermediate prevalence, lead to optimal model performances (Santika, 2011, Sor *et al*., 2017). This prevalence ranges have been tested using a simulation framework in a controlled numeric environment (Santika, 2011, Fukuda & de Baets, 2016). A comparable approach should be explored in the context of abundance-based SDM. Indeed, the low prevalence of some species, such as *Squalus acanthias*, appeared to affect model performance. Another key feature of the abundance-based model stems from a data characteristic not present in presence-absence or presence-only models: the range of abundance. This range appears to affect the model's performance as *Melanogrammus aeglefinus* demonstrates the widest abundance range and the highest model performance.

In the context of abundance-based framework, we hypothesized that the index we produced reflects the probability of abundance, which we consider potentially time-dependent due to possible temporal variability in catchability. Indeed, one of the key hypotheses underlying these models is the temporal stability of species catchability. Two patterns may lead to a change in catchability over time. (1) Since the Bottom Trawl Survey only sampled species at a given time of the year, any species that has seasonal abundance fluctuation and is subject to phenologic shifts is likely to undergo changes in catchability over time (Ponti & Sonnolo, 2023). (2) Species catchability is influenced by factors such as individual size and behavioral patterns, change in

population size distribution over time, due to environmental change or fisheries pressure, could for exemple modify it (Harley & Myers, 2001, Villegas-Rios *et al*., 2014). As such the index produced based on this modelling approach is fit for spatial management purposes (Guillera-Arroita *et al*., 2015). Several ways to introduce this type of index in spatial management have been explored in the past (Zurell *et al*., 2022). The SDM modelling framework we proposed has the potential to be applied to any species and areas for which relative abundance data have been collected over time. The aim of this application would be to produce spatialized index of probability of abundance resulting from environmental filtering.

In marine realm, various applied management actions can be proposed, ranging from localized temporal fisheries restrictions to protect specific stages of depleted stock (reproductive aggregation, nursery grounds *etc*.) to broader protected status such as permanent Marine Protected Areas (MPAs) ensuring higher level of biodiversity protection (Srivastava *et al*., 2019, Karp *et al*., 2025). As an example, seasonal closure of nursery grounds to fisheries can benefit from spatialized index of habitat suitability informed by species life history. The purpose of this type of management measure is to ensure the protection of juvenile fish (Ragonese *et al*., 2017, Murawski *et al*., 2000). Phenological shifts, driven by environmental filtering, can result in delays to these seasonal patterns, potentially leading to obsolete protections. As juvenile fish only spent a relatively short time in the nursery ground, the timing of the environmental variable integrated to estimate range shifts caused by phenological delays is crucial. Our temporally explicit modelling framework that integrates environmental variable at life-history informed time scales, would facilitate the implementation of timely, adaptive management measures. More broadly, MPA are areas designed to protect a particular species or a set of species against one or several pressures (fishing mortality, anthropisation, *etc*.). MPAs may become outdated if the species or community concerned has undergone a range shift as a result of climate change (Cashion *et al*., 2020, Whitney *et al*., 2023). As such, the efficiency of Marine Protected Areas (MPAs) has been brought into question in view of the repercussions of climate change (Wilson *et al*., 2020, O'Regan *et al*., 2021).

389 In order to adapt to the challenges posed by climate change, it may be necessary to periodically
390 reconsider the boundaries of Marine Protected Areas (MPAs). However, it is important to note
391 that such revision would benefit from accurate knowledge of the timeline of range shifts conducted
392 by the species targeted by the protection measure. The framework proposed in this paper provides
393 habitat suitability indices that are at the same time easily transferable and still acknowledging
394 species specific life-history and as such might be a pertinent tool to inform this type of adaptative
395 management actions.

396

397

398

References

Álvarez-Noriega, M., White, C. R., Kozłowski, J., Day, T., & Marshall, D. J. (2023). Life history optimisation drives latitudinal gradients and responses to global change in marine fishes. *PLoS Biology*, *21*(5), e3002114.

Anderson, S. C., Ward, E. J., English, P. A., & Barnett, L. A. (2022). sdmTMB: An R package for fast, flexible, and user-friendly generalized linear mixed effects models with spatial and spatiotemporal random fields. *BioRxiv*, 2022–03.

Araújo, M. B., Anderson, R. P., Márcia Barbosa, A., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R., Garcia, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B., Zimmermann, N. E., & Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, *5*(1), eaat4858. https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858

Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, *33*(10), 1677–1688. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x

Auber, A., Baldo, F., Bielli, A., Bland, B., Burns, F., Chaves, C., Cresson, P., De Groote, A., Denechaud, C., & Drewery, J. (2023). International bottom trawl survey working group (IBTSWG).

Austin, M. P., & Van Niel, K. P. (2011). Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale: Species distribution models for climate change studies. *Journal of Biogeography*, *38*(1), 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x

Bailey, L. D., & Van De Pol, M. (2016). Tackling extremes: Challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 85–96. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12451

Bates, A. E., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Wernberg, T., Smale, D. A., Sunday, J. M., Hill, N. A., Dulvy, N. K., & Colwell, R. K. (2014). Defining and observing stages of climate-mediated range shifts in marine systems. *Global Environmental Change*, *26*, 27–38.

Beauvieux, A., Queiros, Q., Metral, L., Dutto, G., Gasset, E., Criscuolo, F., Fromentin, J.-M., Saraux, C., & Schull, Q. (2022). Energy allocation trade-offs between life-history traits in the Mediterranean sardine: An ecophysiological approach. *Marine Ecology Progress Series*, *701*, 99–118.

Bjørkvoll, E., Grøtan, V., Aanes, S., Sæther, B.-E., Engen, S., & Aanes, R. (2012). Stochastic Population Dynamics and Life-History Variation in Marine Fish Species. *The American Naturalist*, *180*(3), 372–387. https://doi.org/10.1086/666983

Braun, C. D., Arostegui, M. C., Farchadi, N., Alexander, M., Afonso, P., Allyn, A., Bograd, S. J., Brodie, S., Crear, D. P., Culhane, E. F., Curtis, T. H., Hazen, E. L., Kerney, A., Lezama-Ochoa, N., Mills, K. E., Pugh, D., Queiroz, N., Scott, J. D., Skomal, G. B., … Lewison, R. L. (2023). Building use-inspired species distribution models: Using multiple data types to examine and improve model performance. *Ecological Applications*, *33*(6), e2893. https://doi.org/10.1002/eap.2893

Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning*, *45*(1), 5–32. https://doi.org/10.1023/A:1010933404324

Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling.

Cashion, T., Nguyen, T., Ten Brink, T., Mook, A., Palacios-Abrantes, J., & Roberts, S. M. (2020). Shifting seas, shifting boundaries: Dynamic marine protected area designs for a changing climate. *PLoS One*, *15*(11), e0241771.

Currie, S., & Evans, D. H. (2020). *The physiology of fishes*. CRC Press.

Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., & Duthie, A. B. (2021). The traits of "trait ecologists": An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, *11*(23), 16434–16445. https://doi.org/10.1002/ece3.8321

De Magalhaes, J. P., & Costa, J. (2009). A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits. *Journal of Evolutionary Biology*, *22*(8), 1770–1774.

Dedman, S., Officer, R., Clarke, M., Reid, D. G., & Brophy, D. (2017). Gbm. auto: A software tool to simplify spatial modelling and Marine Protected Area planning. *PLoS One*, *12*(12), e0188955.

Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B., & Singer, A. (2012). Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, *39*(12), 2119–2131. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x

Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(1), 677–697. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Engelhard, G. H., Ellis, J. R., Payne, M. R., Ter Hofstede, R., & Pinnegar, J. K. (2011). Ecotypes as a concept for exploring responses to climate change in fish assemblages. *ICES Journal of Marine Science*, *68*(3), 580–591.

Froese, R. (2005). FishBase. World wide web electronic publication. *Http://Www. Fishbase. Org*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1570291225439044352

Fukuda, S., & De Baets, B. (2016). Data prevalence matters when assessing species' responses using data-driven species distribution models. *Ecological Informatics*, *32*, 69–78.

Garland, T., Downs, C. J., & Ives, A. R. (2022). Trade-Offs (and Constraints) in Organismal Biology. *Physiological and Biochemical Zoology*, *95*(1), 82–112. https://doi.org/10.1086/717897

Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P. E., McCarthy, M. A., Tingley, R., & Wintle, B. A. (2015). Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(3), 276–292. https://doi.org/10.1111/geb.12268

Harley, S. J., & Myers, R. A. (2001). Hierarchical Bayesian models of length-specific catchability of research trawl surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *58*(8), 1569–1584. https://doi.org/10.1139/f01-097

Harrell, F. E., Califf, R. M., Pryor, D. B., Lee, K. L., & Rosati, R. A. (1982). Evaluating the yield of medical tests. *Jama*, *247*(18), 2543–2546.

Hernvann, P.-Y., & Gascuel, D. (2020). Exploring the impacts of fishing and environment on the Celtic Sea ecosystem since 1950. *Fisheries Research*, *225*, 105472.

Huang, M., Chen, Y., Zhou, W., & Wei, F. (2024). Assessing the response of marine fish communities to climate change and fishing. *Conservation Biology*, *38*(6), e14291. https://doi.org/10.1111/cobi.14291

Huang, M., Ding, L., Wang, J., Ding, C., & Tao, J. (2021). The impacts of climate change on fish growth: A summary of conducted studies and current knowledge. *Ecological Indicators*, *121*, 106976.

Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(4), 498–507. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x

Karp, M. A., Cimino, M., Craig, J. K., Crear, D. P., Haak, C., Hazen, E. L., Kaplan, I., Kobayashi, D. R., Moustahfid, H., & Muhling, B. (2025). Applications of species distribution modeling and future needs to support marine resource management. *ICES Journal of Marine Science*, *82*(3), fsaf024.

Kelley, J. L., Grierson, P. F., Collin, S. P., & Davies, P. M. (2018). Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. *Fish and Fisheries*, *19*(4), 716–728. https://doi.org/10.1111/faf.12284

Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., … Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, *96*(6), 1266–1274. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x

Laffargue, P., Delaunay, D., Badts, V., Berthele, O., Cornou, A.-S., & Garren, F. (2021). Fish and cephalopods monitoring on the Bay of Biscay and Celtic Sea continental shelves. *Earth System Science Data Discussions*, *2021*, 1–21.

Laffargue, P., Garren, F., & Duhamel, E. (2022). EVHOE 2022 cruise, RV Thalassa.

Lawson, C. R., Hodgson, J. A., Wilson, R. J., & Richards, S. A. (2014). Prevalence, thresholds and the performance of presence–absence models. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(1), 54–64. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12123

Leroy, B. (2022). Choosing presence-only species distribution models. *Journal of Biogeography*. https://hal.science/hal-03813698/

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, *6*(60). https://pure.mpg.de/rest/items/item_3316363/component/file_3316364/content

Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp‐Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaut, E., Usseglio‐Polatera, P., Vogt, M., … Ayata, S. (2021). Functional trait‐based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, *66*(3), 965–994. https://doi.org/10.1002/lno.11655

Maureaud, A. A., Palacios-Abrantes, J., Kitchel, Z., Mannocci, L., Pinsky, M. L., Fredston, A., Beukhof, E., Forrest, D. L., Frelat, R., & Palomares, M. L. (2024). FISHGLOB_data: An integrated dataset of fish biodiversity sampled with scientific bottom-trawl surveys. *Scientific Data*, *11*(1), 24.

Mellin, C., Bradshaw, C. J. A., Meekan, M. G., & Caley, M. J. (2010). Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Global Ecology and Biogeography*, *19*(2), 212–222. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00513.x

Mérillet, L., Kopp, D., Robert, M., Mouchet, M., & Pavoine, S. (2020). Environment outweighs the effects of fishing in regulating demersal community structure in an exploited marine ecosystem. *Global Change Biology*, *26*(4), 2106–2119. https://doi.org/10.1111/gcb.14969

Mollet, H. F., & Cailliet, G. M. (2002). Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research*, *53*(2), 503–515.

Murawski, S. A., Brown, R., Lai, H.-L., Rago, P. J., & Hendrickson, L. (2000). Large-scale closed areas as a fishery-management tool in temperate marine systems: The Georges Bank experience. *Bulletin of Marine Science*, *66*(3), 775–798.

O'Regan, S. M., Archer, S. K., Friesen, S. K., & Hunter, K. L. (2021). A global assessment of climate change adaptation in marine protected area management plans. *Frontiers in Marine Science*, *8*, 711085.

Pang, S. E. H., Fenollosa, E., Merow, C., Guisan, A., Svenning, J.-C., & Salguero-Gómez, R. (2024). From niche theory to demographic realities: The demographic niche concept for understanding range-wide population dynamics.

Ponti, R., & Sannolo, M. (2023). The importance of including phenology when modelling species ecological niche. *Ecography*, *2023*(4), e06143. https://doi.org/10.1111/ecog.06143

Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, *77*(8), 1745–1779. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x

Potier, M., Savina-Rolland, M., Belloeil, P., Gascuel, D., & Robert, M. (2025). How will the cumulative effects of fishing and climate change affect the health and resilience of the Celtic Sea ecosystem? *Science of the Total Environment*, *969*, 178942.

R. Core Team. (2020). RA language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical. *Computing*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1370298755636824325

Ragonese, S., Cannizzaro, L., Norrito, G., & Jereb, P. (2017). Discrete nurseries closure as a management tool for demersal fisheries: The case of the Mediterranean Sea. *NTR ITPP*, *78*, 65.

Rincón-Díaz, M. P., Svendsen, G. M., Venerus, L. A., Villanueva-Gomila, L., Lattuca, M. E., Vanella, F. A., Cuesta Núñez, J., & Galván, D. E. (2025). Traits related to distributional range

shifts of marine fishes. *Journal of Fish Biology*, *106*(2), 157–172. https://doi.org/10.1111/jfb.15970

Römer, G., Dahlgren, J. P., Salguero-Gómez, R., Stott, I. M., & Jones, O. R. (2024). Plant demographic knowledge is biased towards short-term studies of temperate-region herbaceous perennials. *Oikos*, *2024*(1), e10250. https://doi.org/10.1111/oik.10250

Ruiz-Diaz, R., Koen-Alonso, M., Cyr, F., Fisher, J. A., Rowe, S., Fennel, K., Garcia-Suarez, L., & Eddy, T. D. (2024). Climate models drive variation in projections of species distribution on the Grand Banks of Newfoundland. *PLOS Climate*, *3*(11), e0000520.

Ruiz-Diaz, R., Pennino, M. G., Fisher, J. A., & Eddy, T. D. (2024). Decadal changes in biomass and distribution of key fisheries species on Newfoundland's Grand Banks. *Plos One*, *19*(4), e0300311.

Rytwinski, T., & Fahrig, L. (2012). Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biological Conservation*, *147*(1), 87–98.

Sagarese, S. R., Frisk, M. G., Cerrato, R. M., Sosebee, K. A., Musick, J. A., & Rago, P. J. (2014). Application of generalized additive models to examine ontogenetic and seasonal distributions of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Northeast (US) shelf large marine ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *71*(6), 847–877. https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0342

Santika, T. (2011). Assessing the effect of prevalence on the predictive performance of species distribution models using simulated data. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(1), 181–192. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00581.x

Sor, R., Park, Y.-S., Boets, P., Goethals, P. L., & Lek, S. (2017). Effects of species prevalence on the performance of predictive models. *Ecological Modelling*, *354*, 11–19.

Srivastava, V., Lafond, V., & Griess, V. C. (2019). Species distribution models (SDM): Applications, benefits and challenges in invasive species management. *CABI Reviews*, 1–13. https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914020

Swab, R. M., Regan, H. M., Matthies, D., Becker, U., & Bruun, H. H. (2015). The role of demography, intra‐species variation, and species distribution models in species' projections under climate change. *Ecography*, *38*(3), 221–230. https://doi.org/10.1111/ecog.00585

Tavşanoğlu, Ç., & Pausas, J. G. (2018). A functional trait database for Mediterranean Basin plants. *Scientific Data*, *5*(1), 1–18.

Tinker, J., Lowe, J., Pardaens, A., Holt, J., & Barciela, R. (2016). Uncertainty in climate projections for the 21st century northwest European shelf seas. *Progress in Oceanography*, *148*, 56–73.

Vasquez, M., Ségeat, B., Cordingley, A., Tilby, E., Wikström, S., Ehrnsten, E., Al Hamdani, Z., Agnesi, S., Andersen, M. S., & Annunziatellis, A. (2023). EUSeaMap 2023, A European broad-scale seabed habitat map, Technical Report.

Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2005). The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, *42*(4), 720–730. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01052.x

Villegas-Ríos, D., Alós, J., Palmer, M., Lowerre-Barbieri, S. K., Bañón, R., Alonso-Fernández, A., & Saborido-Rey, F. (2014). Life-history and activity shape catchability in a sedentary fish. *Marine Ecology Progress Series*, *515*, 239–250.

Waldock, C., Stuart‐Smith, R. D., Albouy, C., Cheung, W. W. L., Edgar, G. J., Mouillot, D., Tjiputra, J., & Pellissier, L. (2022). A quantitative review of abundance‐based species distribution models. *Ecography*, *2022*(1), ecog.05694. https://doi.org/10.1111/ecog.05694

603 Whitney, C. K., Cheung, W. W. L., & Ban, N. C. (2023). Considering the implications of climate-
604 induced species range shifts in marine protected areas planning. *FACETS*, *8*, 1–10.
605 https://doi.org/10.1139/facets-2022-0041

606 Wilson, K. L., Tittensor, D. P., Worm, B., & Lotze, H. K. (2020). Incorporating climate change
607 adaptation into marine protected area planning. *Global Change Biology*, *26*(6), 3251–3267.
608 https://doi.org/10.1111/gcb.15094

609 Yalcin, S., & Leroux, S. J. (2017). Diversity and suitability of existing methods and metrics for
610 quantifying species range shifts. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(6), 609–624.
611 https://doi.org/10.1111/geb.12579

612 Zurell, D. (2017). Integrating demography, dispersal and interspecific interactions into bird
613 distribution models. *Journal of Avian Biology*, *48*(12), 1505–1516.
614 https://doi.org/10.1111/jav.01225

615 Zurell, D., Elith, J., & Schröder, B. (2012). Predicting to new environments: Tools for visualizing
616 model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions*, *18*(6),
617 628–634. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x

618 Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P. J., Dormann, C. F., Elith, J., Fandos, G., Feng, X.,
619 Guillera-Arroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J. J., Leitão, P. J., Park, D. S., Peterson, A. T.,
620 Rapacciuolo, G., Schmatz, D. R., Schröder, B., Serra-Diaz, J. M., Thuiller, W., … Merow, C.
621 (2020). A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, *43*(9),
622 1261–1277. https://doi.org/10.1111/ecog.04960

623 Zurell, D., Gallien, L., Graham, C. H., & Zimmermann, N. E. (2018). Do long-distance migratory
624 birds track their niche through seasons? *Journal of Biogeography*, *45*(7), 1459–1468.
625 https://doi.org/10.1111/jbi.13351

626 Zurell, D., König, C., Malchow, A., Kapitza, S., Bocedi, G., Travis, J., & Fandos, G. (2022).
627 Spatially explicit models for decision‐making in animal conservation and restoration. *Ecography*,
628 *2022*(4), ecog.05787. https://doi.org/10.1111/ecog.05787

629 Zurell, D., Zimmermann, N. E., Gross, H., Baltensweiler, A., Sattler, T., & Wüest, R. O. (2020).
630 Testing species assemblage predictions from stacked and joint species distribution models. *Journal*
631 *of Biogeography*, *47*(1), 101–113. https://doi.org/10.1111/jbi.13608

632

Appendix 1 ODMAP

section	subsection	element	Value
Overview	Authorship	Study title	Reconstructing spatiotemporal abundance patterns of marine species under past climate conditions
Overview	Model objective	Model objective	Inference and explanation
Overview	Focal Taxon	Focal Taxon	Fish: Melannogrammus aeglefinus (haddock), Squalus acanthias (spiny dogfish), Callionymus lyra (dragonet)
Overview	Location	Location	Celtic Sea
Overview	Scale of Analysis	Spatial extent	-15, 10, 45, 60 (xmin, xmax, ymin, ymax)
Overview	Scale of Analysis	Spatial resolution	11
Overview	Scale of Analysis	Temporal extent	1997 to 2020 for past data projection from 2021 to 2099
Overview	Scale of Analysis	Temporal resolution	yearly abundance data
Overview	Scale of Analysis	Boundary	rectangle
Overview	Biodiversity data	Observation type	standardised monitoring data
Overview	Biodiversity data	Response data type	counts
Overview	Predictors	Predictor types	climatic; habitat; fishing pressure
Overview	Hypotheses	Hypotheses	Presence/absence should be conditionned by structural environmental variables such as substrate or depth while abundance should be conditionned by less constant variables such as temperature, primary production, pH, and trophic components. These environmental variables should have direct impact on species abundance (short term time scale) but also impact on their entire life (long term time scale).
Overview	Assumptions	Model assumptions	No adaptations of the species to the environmental conditions along this time period, no change in catchability over time.
Overview	Algorithms	Modelling techniques	brt; randomForest; sdmTMB; glm
Overview	Algorithms	Model complexity	"Simple" models that should allow for zero-inflated data and deal with the number of covariates.
Overview	Algorithms	Model averaging	Arithmetic and geometric mean
Overview	Workflow	Model workflow	(1) extraction of abundance data for the species of interest (2) extraction of the environmental variable corresponding to this species (3) Selection of environmental variable (4) Data split for models validation (5) Selection of a framework depending on zero inflation of data distribution or not (6) Run the corresponding framework (7) Extract estimation and compare it to "observed" data for each data split (cross-validation) (8) Run performance metrics (9) Select best model/models (9) Run forecast
Overview	Software	Software	R, randomForest, gbm.auto, glmm.TMB, sdmTMB
Overview	Software	Code availability	
Overview	Software	Data availability	
Data	Biodiversity data	Taxon names	Melannogrammus aeglefinus (haddock) ; Squalus acanthias (spiny dogfish); Callionymus lyra (common dragonet)
Data	Biodiversity data	Taxonomic reference system	Melanogrammus aeglefinus Froese, R. and D. Pauly. Editors. (2024). FishBase. Melanogrammus aeglefinus (Linnaeus, 1758). Accessed through: World Register of Marine Species

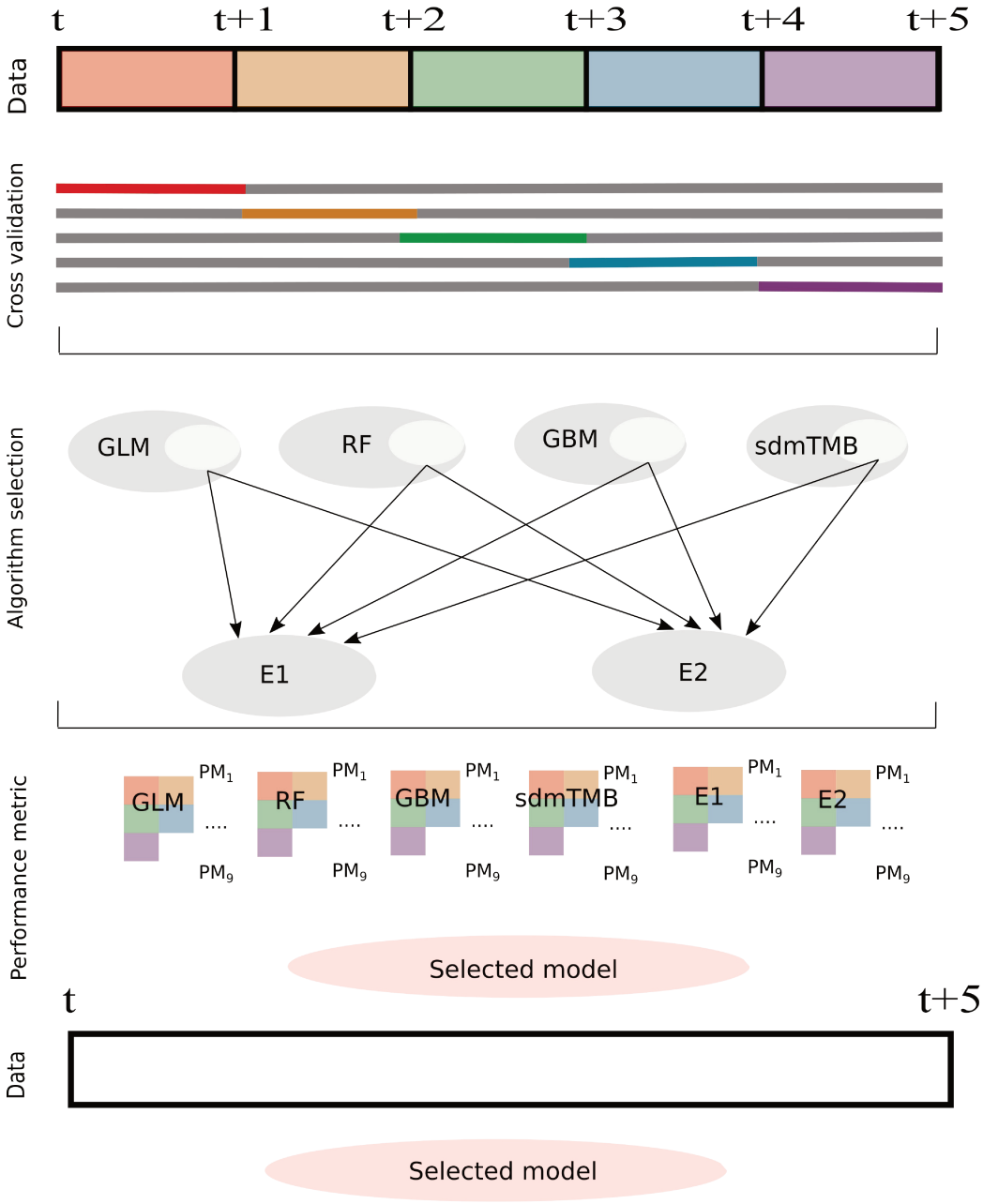
			at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=126437 on 2024-05-22 Squalus acanthias : Froese, R. and D. Pauly. Editors. (2024). FishBase. Squalus acanthias Linnaeus, 1758. Accessed through: World Register of Marine Species at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=105923 on 2024-05-22 Callionymus lyra : Froese, R. and D. Pauly. Editors. (2024). FishBase. Callionymus lyra Linnaeus, 1758. Accessed through: World Register of Marine Species at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=126792 on 2024-05-22 Taxonomic edit history
Data	Biodiversity data	Ecological level	populations; communities
Data	Biodiversity data	Data sources	https://doi.org/10.5281/zenodo.10218308 v2.0.1
Data	Biodiversity data	Sampling design	semi-random stratified from 1997 to the 2017, non randomised stratified after
Data	Biodiversity data	Sample size	Sample size: Melanogrammus aeglefinus: 1427 locations with abundance > 0(44% prevalence) ; Squalus acanthias: 390 locations with abundance > 0 (12%) prevalence ; Callionymus lyra: 2270 locations with abundance > 0 (69% prevalence)
Data	Biodiversity data	Clipping	Bay of Biscay and Celtic Sea
Data	Biodiversity data	Scaling	Data were used at the "hauls" level with referenced localisation reported at 10^-4 detail level.
Data	Biodiversity data	Cleaning	Cleaning filtering steps were implemented by Maureaud et al., on the fishGlob data set. The following step were executed: Survey data processing steps Data processing and cleaning is done on a per survey basis unless formats are similar across a group of surveys. The current repository can process 29 scientific bottom-trawl surveys, according to the following steps. Steps Merge the data files for one survey Clean & homogenize column names following the format described in standard_formats/fishglob_data_columns.xlsx Create missing columns and standardize units using the standard format standard_formats/fishglob_data_columns.xlsx Integrate the cleaned taxonomy by applying the function clean_taxa() and apply expert knowledge on taxonomic treatments Perform quality checks, including the output in the summary folder and specific QAQC for other surveys detailed in the QAQC folder
Data	Biodiversity data	Absence data	Abundance data based on bottom trawl sampling, abundance by swept area should reflect "real zero"
Data	Biodiversity data	Background data	No background data applied
Data	Biodiversity data	Errors and biases	Detection probability ("catchability") might vary between species. However, it should stay relatively consistent along time by species
Data	Predictor variables	Predictor variables	A set of 188 variables were extracted from POLCOM ERSEM database (part of the data are directly available online, others are available on request) for past and future environmental condition. It include Depth, Mixed Layer Depth (density variation), Temperature, Salinity, Oxygen, pH,

			Diatoms (carbon or chlorophyll), Nanophytoplankton (carbon or chlorophyll), Picophytoplankton (carbon or chlorophyll), Microphytoplankton (carbon or chlorophyll), Gross Primary Production, Phytoplankton respiration, Mesozooplankton C, Microzooplankton C, Heterotrophic Nanoflagellates C, Zooplankton respiration, Bacteria C, Bacterial production, Bacterial respiration, Macrobenthos-Deposit Feeders C, Macrobenthos-Suspension-Filter Feeders C, Meiobenthos C. For all this environmental data mean, median, minimal and maximal values over two time scale were extracted. One intermediate and immediate: the value over the last quarter of the year when the survey took place. One long term and delayed: the value over the last years, the number of year corresponding to a third of the species lifespan.
Data	Predictor variables	Data sources	INFO: :source = "PolcomsErsem model on combined European GCOMS domains. POLCOMS-AMM v6.3 and ERSEM 15.06."; :references = "For info about ERSEM see Butenschon et al. 2016, Geosci. Model Dev., 9, 1293-1339. For GCOMS see Holt et al. 2009, Phil. Trans. R. Soc. 367,939-951.";
Data	Predictor variables	Spatial extent	-15, 10, 45, 60 (xmin, xmax, ymin, ymax)
Data	Predictor variables	Spatial resolution	11km²
Data	Predictor variables	Coordinate reference system	"GEOGCRS[\"WGS 84 (CRS84)\",\n DATUM[\"World Geodetic System 1984\",\n ELLIPSOID[\"WGS 84\",6378137,298.257223563,\n LENGTHUNIT[\"metre\",1]]],\n PRIMEM[\"Greenwich\",0,\n ANGLEUNIT[\"degree\",0.0174532925199433]],\n CS[ellipsoidal,2],\n AXIS[\"geodetic longitude (Lon)\",east,\n ORDER[1],\n ANGLEUNIT[\"degree\",0.0174532925199433]],\n AXIS[\"geodetic latitude (Lat)\",north,\n ORDER[2],\n ANGLEUNIT[\"degree\",0.0174532925199433]],\n USAGE[\n SCOPE[\"unknown\"],\n AREA[\"World\"],\n BBOX[-90,-180,90,180]],\n ID[\"OGC\",\"CRS84\"]]"
Data	Predictor variables	Temporal extent	1985-2099
Data	Predictor variables	Temporal resolution	daily and monthly data
Data	Predictor variables	Data processing	Past data were associated to sampling points. We kept only past data that were "sampled" by the survey. To do so, we associated each specific sampling point to its nearest environmental data neighbour. Environmental data distribution was explored to check the range of the past data over a larger area (Celtic Sea and Bay of Biscay) in comparison to future distribution in a smaller area (the Celtic Sea). The distribution of the environmental data were checked and transformed if necessary (squewed distribution: log or exponantiel transformation)
Data	Predictor variables	Errors and biases	The data come from a re-analysis model from 1985 to 2015, while the data from 2016 to 1099 are only model based.
Data	Predictor variables	Dimension reduction	The environmental variable were first selected in function of their ecological meaning for the species based on literacy, then transformed. Then, a correlation test was applied to select uncorrelated envrionmental variables. When variables were corraleted we selected the most ecologicaly meaningfull. Finally, we did a first model run, on occurrence data, to estimate environmental variable participation to species

			presence/absence. Only environmental variables that significatively participate to the model were kept.
Data	Transfer data	Spatial extent	-15, 10, 45, 60 (xmin, xmax, ymin, ymax)
Data	Transfer data	Spatial resolution	11km²
Data	Transfer data	Temporal extent	1985-2099
Data	Transfer data	Temporal resolution	Yearly
Model	Variable pre-selection	Variable pre-selection	Spearman correlation test between variable, only most relevant variable (AIC on one by one occurrence glm) were kept when positive to auto-correlation (> 0.7)
Model	Multicollinearity	Multicollinearity	Correlation analysis
Model	Model settings	Model settings (fitting)	brt: formula (num_cpua~all variables previously selected, the number of variable should vary depending on the species), distribution (bernoulli//poisson), nTrees (50 to 25000), interactionDepth (2 to 5 by 1), bagFraction (0.2 to 0.8 by 0.1), trainFraction (70/30), notes (combination bernoulli// poisson from gbm.auto fo rzero inflated data ZI=TRUE else ZI=FALSE and family is poisson); randomForest: ntree (500 to 1000 use ranger for tuning0 to 5000), mtry (from 2 to 5 based on ranger), maxnodes (from 2 to 5 based on ranger), notes (selection of best model parametrization based on OOB RMSE); sdmTMB: formula (num_cpua~all variables previously selected, the number of variable should vary depending on the species), distribution (Tweedie and delta log-normal), autocorrelation (only spatial); glm: family (poisson negative bionomial, conway maxweel poisson), formula (num_cpua~all variables previously selected, the number of variable should vary depending on the species. Second order polynomial were used.), notes (dredge use for selection between variable combination and distribution . Substrate and/or depth could be used for zero inflated combiantion)
Model	Model estimates	Coefficients	None
Model	Model estimates	Parameter uncertainty	None
Model	Model estimates	Variable importance	A posteriori random forest on ensemble model or direct extrection from individual model otherwise.
Model	Model selection - model averaging - ensembles	Model selection	A priori selection based on collinearity and relevance, within model selection based on each algorithm metric.
Model	Model selection - model averaging - ensembles	Model averaging	None
Model	Model selection - model averaging - ensembles	Model ensembles	Using the outputs of individual algorithms by subset
Model	Analysis and Correction of non-independence	Spatial autocorrelation	Spatial auto-correlation was explicitly modeled for sdmTMB
Model	Analysis and Correction of non-	Temporal autocorrelation	The validation subset were designed by time period to test the impact of temporal autocorrelation in model prediction abilities

	independence		
Model	Analysis and Correction of non-independence	Nested data	Hierarchic when possible between presence absence and abundance. No random terms were specifically added.
Assessment	Performance statistics	Performance on training data	AIC (GLM); AIC (sdmTMB) OOB (brt); RMSE OOB (RF)
Assessment	Plausibility check	Response shapes	Response plots and partial response plot

Appendix 2 Schematic representation of the SDM framework used



Appendix 3 Ecologically meaningfull environmental variables extracted from POLCOM ERSEM database

ID	Variable	Depth	Proxy
ETW	Temperature	40	min
ETW	Temperature	40	max
ETW	Temperature	40	mean
x1X	Salinity	40	min
x1X	Salinity	40	max
x1X	Salinity	40	mean
O2o	Oxygen	40	min
O2o	Oxygen	40	max
O2o	Oxygen	40	mean
pHx	pH	40	min
pHx	pH	40	max
pHx	pH	40	mean
PResp	Phytoplankton respiration	40	min
PResp	Phytoplankton respiration	40	max
PResp	Phytoplankton respiration	40	mean
ZResp	Zooplankton respiration	40	min
ZResp	Zooplankton respiration	40	max
ZResp	Zooplankton respiration	40	mean
pdepth	Cell depth	40	max
Y3c	Suspension/Filter Feeders, Macrobenthos C	1	mean
Y4c	Meiobenthos	1	mean
Y2c	Deposit Feeders, Macrobenthos C	1	mean

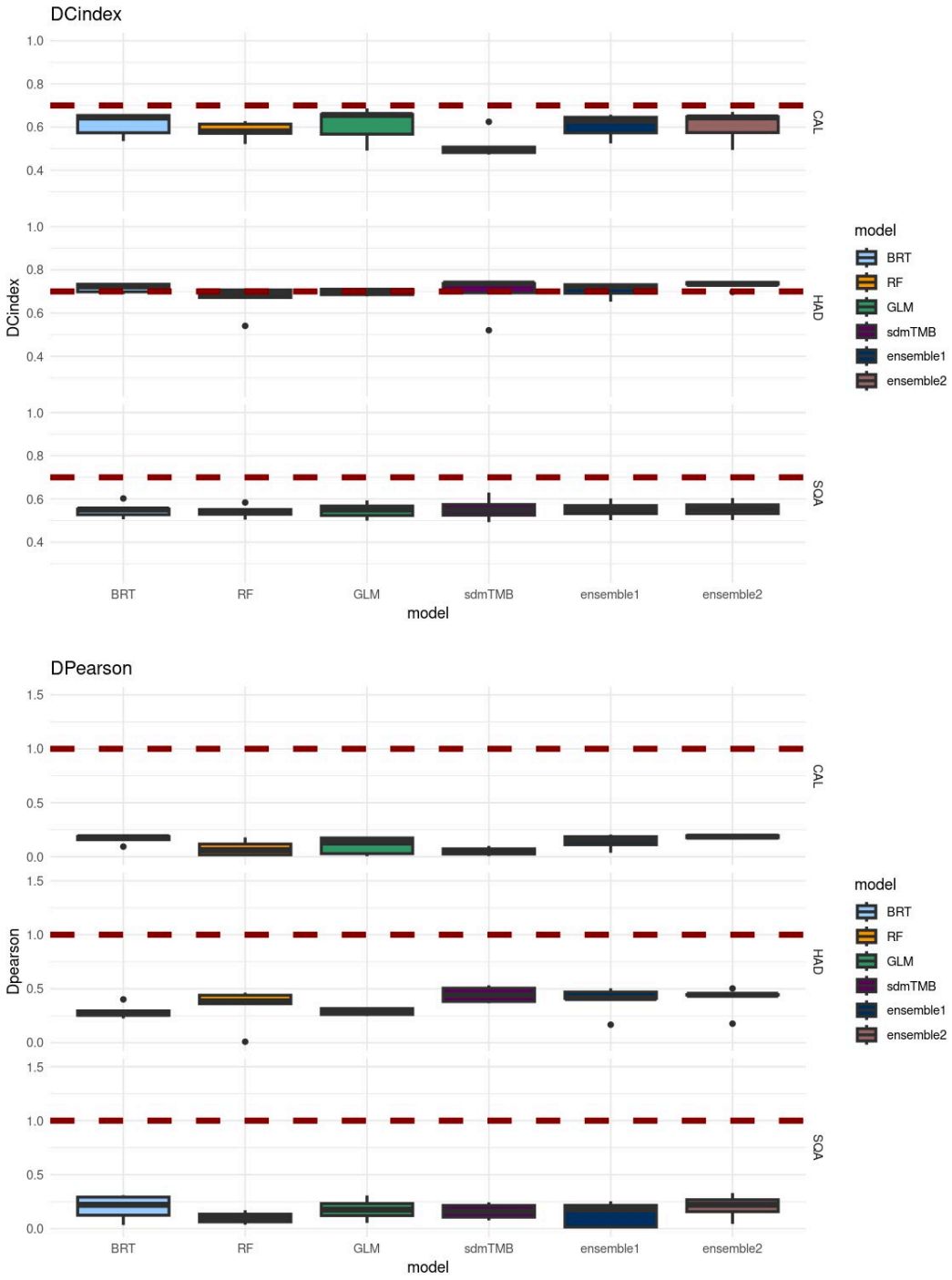
Appendix 4 Fishing mortality proxies based on Potier *et al*., 2025 and Hernvann, unpublished Ecopath models

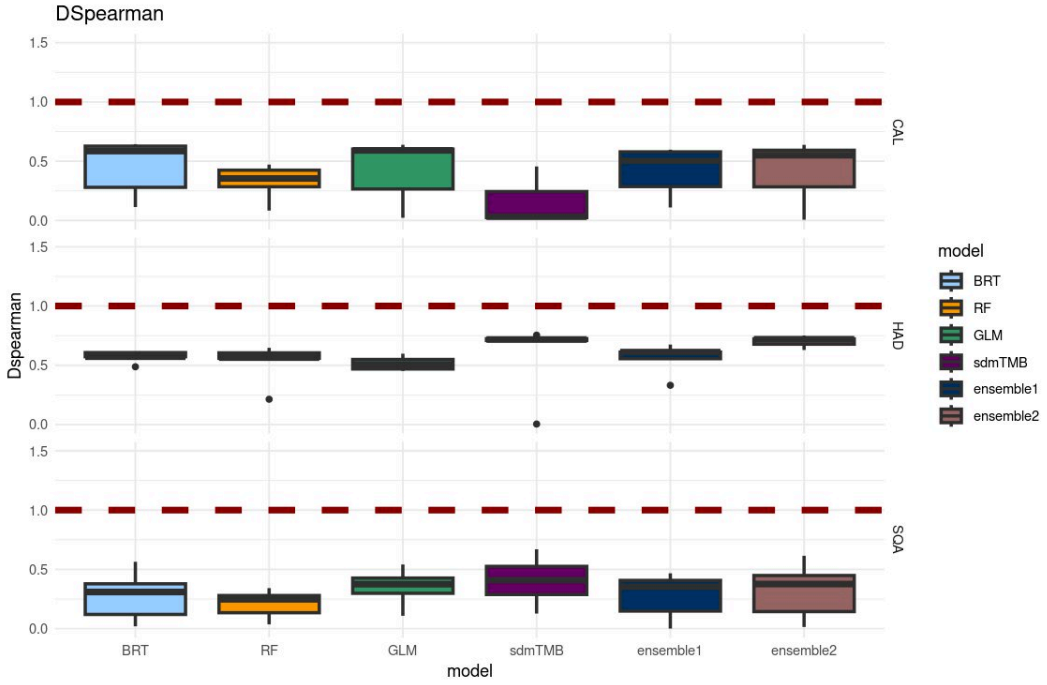
Year	*Callionymus lyra*		*Melanogrammus aeglefinus*		*Squalus acanthias*	
	F_shorterm	F_longterm	F_shorterm	F_longterm	F_shorterm	F_longterm
1993	0.008	0.008	0.574	NA	0,28	0,28
1994	0.008	0.008	0.538	NA	0,28	0,28
1995	0.008	0.008	0.533	NA	0,28	0,28
1996	0.008	0.008	0.537	NA	0,28	0,28
1997	0.008	0.008	0.613	0.5455	0,28	0,28
1998	0.008	0.008	0.637	0.55525	0,28	0,28
1999	0.008	0.008	0.605	0.58	0,28	0,28
2000	0.008	0.008	0.69	0.598	0,28	0,28
2001	0.008	0.008	0.734	0.63625	0,28	0,28
2002	0.008	0.008	0.733	0.6665	0,28	0,28
2003	0.001	0.001	0.742	0.6905	0,28	0,28
2004	0.001	0.001	0.739	0.72475	0,28	0,28
2005	0.001	0.001	0.628	0.737	0,28	0,28
2006	0.001	0.001	0.504	0.7105	0,28	0,28
2007	0.001	0.001	0.473	0.65325	0,28	0,28
2008	0.001	0.001	0.508	0.586	0,28	0,28
2009	0.001	0.001	0.519	0.52825	0,28	0,28
2010	0.001	0.001	0.519	0.501	0,28	0,28
2011	0.001	0.001	0.527	0.50475	0,28	0,28
2012	0.001	0.001	0.536	0.51825	0,28	0,28
2013	0.001	0.001	0.498	0.52525	0,28	0,28
2014	0.001	0.001	0.47	0.52	0,28	0,28
2015	0.001	0.001	0.45	0.50775	0,28	0,28
2016	0.001	0.001	0.459	0.4885	0,28	0,28
2017	0.001	0.001	0.481	0.46925	0,28	0,28
2018	0.001	0.001	0.477	0.465	0,28	0,28
2019	0.001	0.001	0.454	0.46675	0,28	0,28
2020	0.001	0.001	0.421	0.46775	0,28	0,28
2021	0.001	0.001	0.446	0.45825	0,28	0,28
2022	0.001	0.001	0.417	0.4495	0,28	0,28

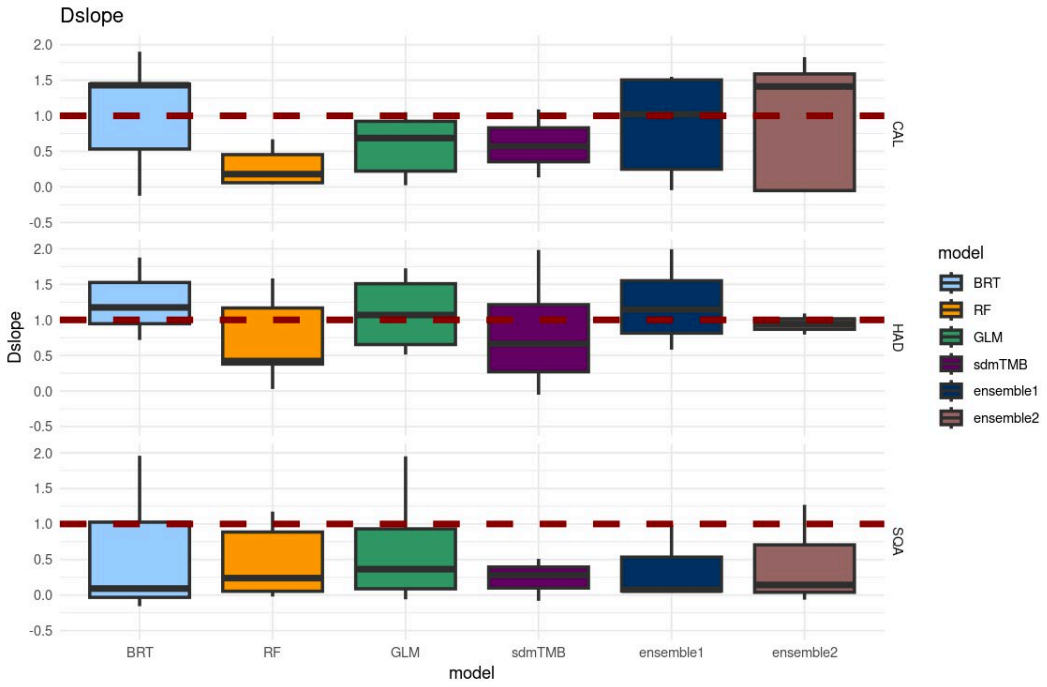
Appendix 5 Performance metric by validation subset

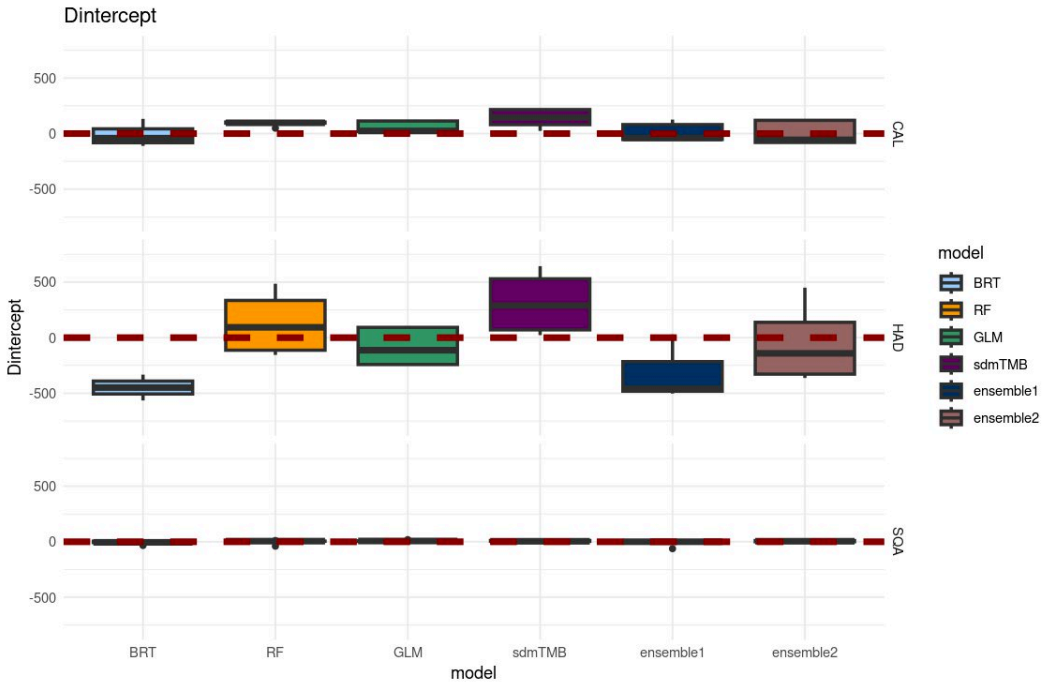
		Accuracy	Discrimination		
		MAE	Pearson	Spearman	Cindex
CAL	1	1.29 [1.14-1.87]	0.13 [0.05-0.18]	0.53 [-0.06-0.63]	0.64 [0.48-0.66]
	2	1.07 [1.03-1.17]	**0.18 [0.10-0.21]**	**0.59 [0.46-0.64]**	**0.65 [0.62-0.69]**
	3	**1.02 [0.99-1.07]**	**0.18 [0.01-0.21]**	**0.59 [0.03-0.64]**	**0.65 [0.51-0.66]**
	4	1.08 [1.04-1.12]	-0.01 [-0.09-0.02]	0.28 [0.02-0.29]	0.57 [0.50-0.58]
	5	1.14 [0.98-2.35]	0.02 [-0.08-0.09]	0.05 [-0.06-0.11]	0.51 [0.47-0.54]
HAD	1	2.06 [1.40-2.59]	0.44 [0.22-0.50]	0.56 [0.45-0.71]	0.69 [0.67-0.70]
	2	1.16 [0.97-1.33]	**0.48 [0.28-0.53]**	**0.66 [0.55-0.75]**	**0.73 [0.71-0.74]**
	3	**1.10 [0.94-1.38]**	0.37 [0.27-0.44]	0.61 [0.51-0.72]	0.72 [0.70-0.74]
	4	1.61 [1.28-1.91]	0.39 [0.26-0.44]	0.61 [0.47-0.72]	**0.73 [0.69-0.74]**
	5	1.14 [0.98-4.34]	0.17 [-0.01-0.32]	0.45 [0.00-0.75]	0.69 [0.52-0.74]
SQA	1	2.32 [1.19-3.17]	-0.01 [-0.03-0.05]	0.13 [0.11-0.15]	0.53 [0.52-0.53]
	2	3.48 [2.21-5.10]	0.03 [-0.05-0.08]	0.01 [-0.02-0.04]	0.50 [0.49-0.51]
	3	1.65 [1.44-1.72]	0.16 [0.07-0.29]	0.36 [0.25-0.39]	0.55 [0.54-0.55]
	4	1.32 [1.12-1.47]	0.21 [0.12-0.25]	0.40 [0.28-0.48]	0.57 [0.55-0.57]
	5	**1.03 [0.98-2.32]**	**0.28 [0.17-0.33]**	**0.55 [0.34-0.69]**	**0.60 [0.58-0.63]**

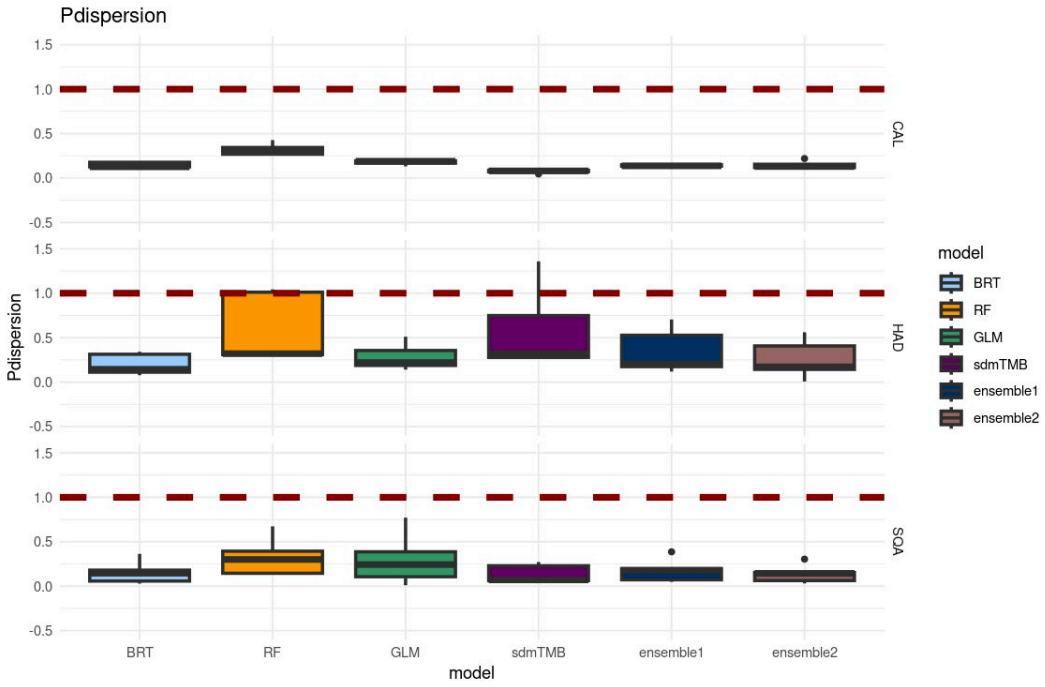
Appendix 6 Performance metric by algorithm

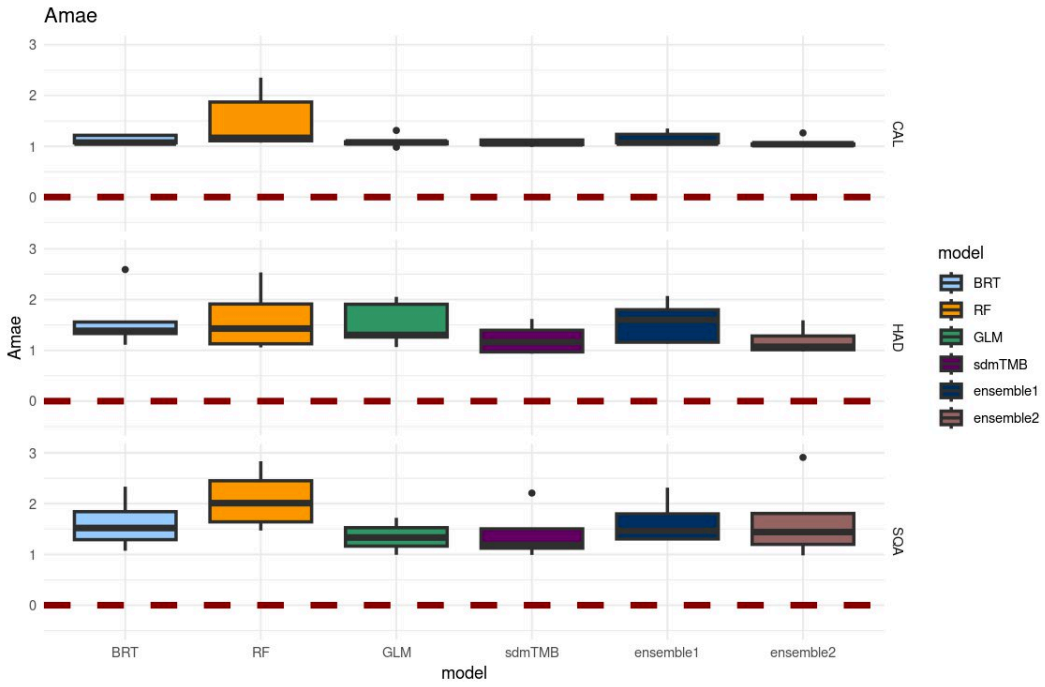



DSpearman
Dspearman
CAL
HAD
SOA
1.5
1.0
0.5
0.0
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2
model
model
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2


Dslope
Dslope
CAL
HAD
SOA
2.0
1.5
1.0
0.5
0.0
-0.5
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2
model
model
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2

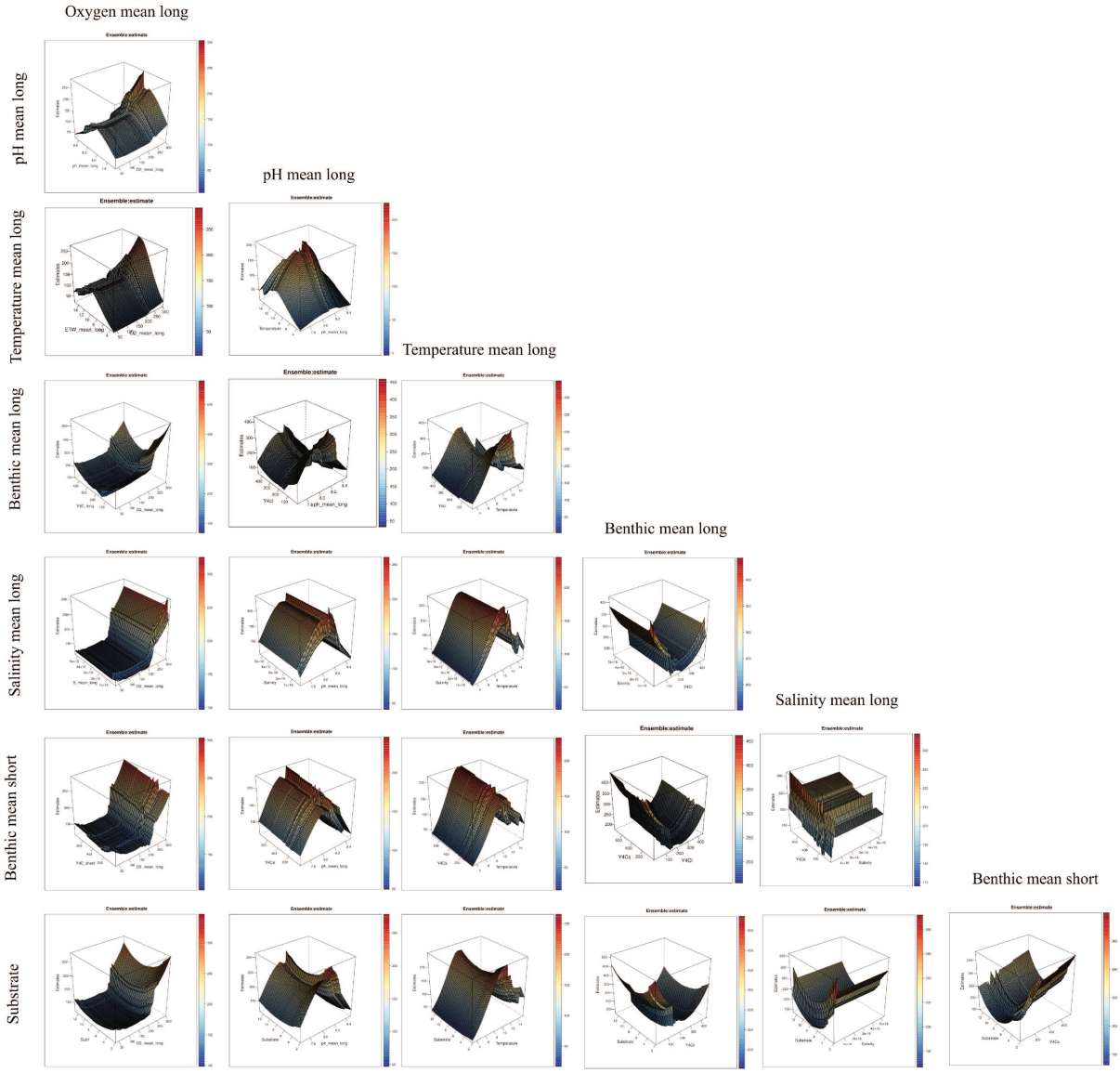

Dintercept
500
0
-500
CAL
HAD
SOA
Dintercept
model
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2

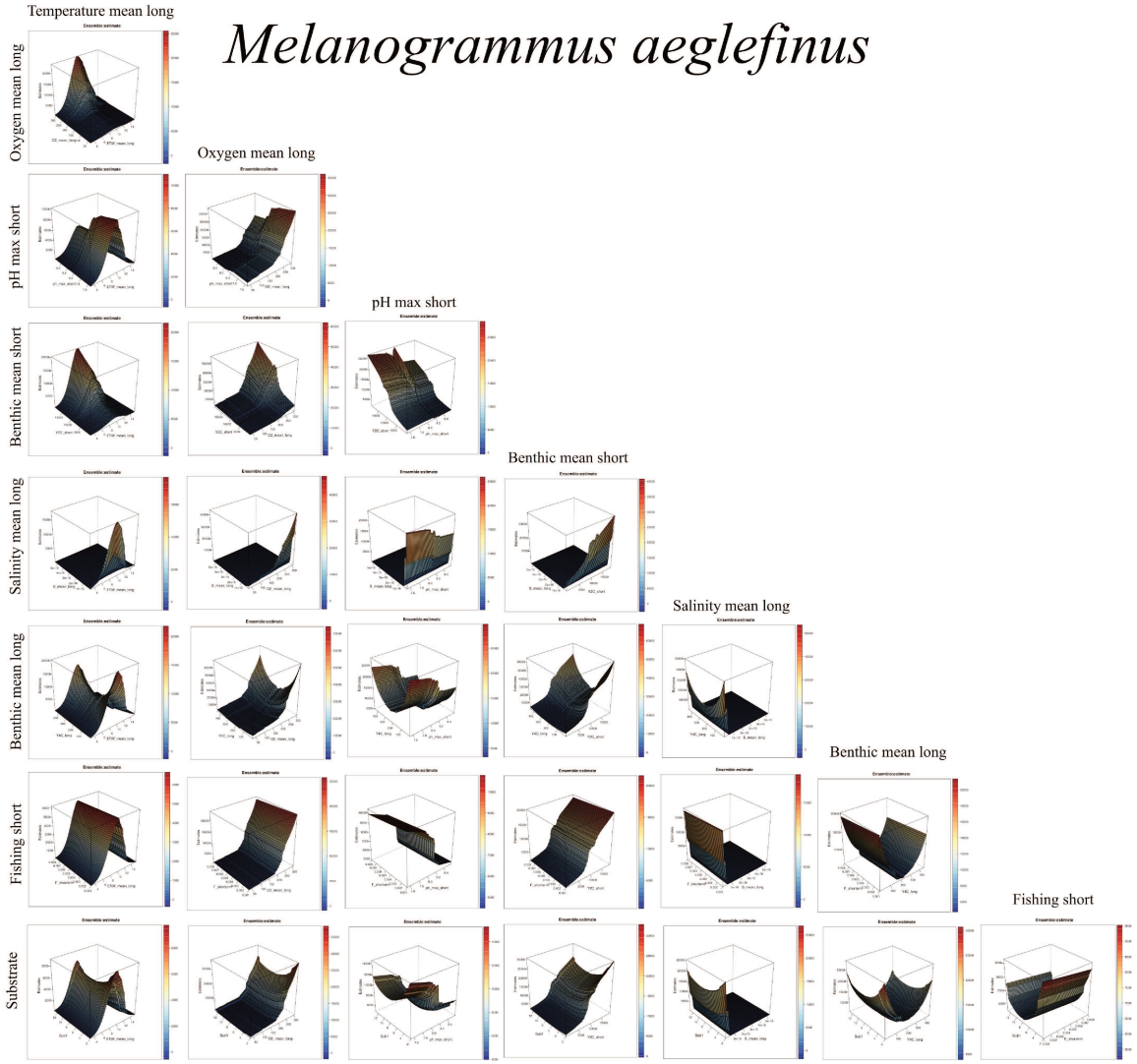

Pdispersion
1.5
1.0
0.5
0.0
-0.5
CAL
HAD
SOA
Pdispersion
model
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2


Amae
3
2
1
0
CAL
HAD
SOA
Amae
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2
model
model
BRT
RF
GLM
sdmTMB
ensemble1
ensemble2

Appendix 7 Reaction curves for the best model by species

Callionymus lyra





Melanogrammus aeglefinus

Squalus acanthias

