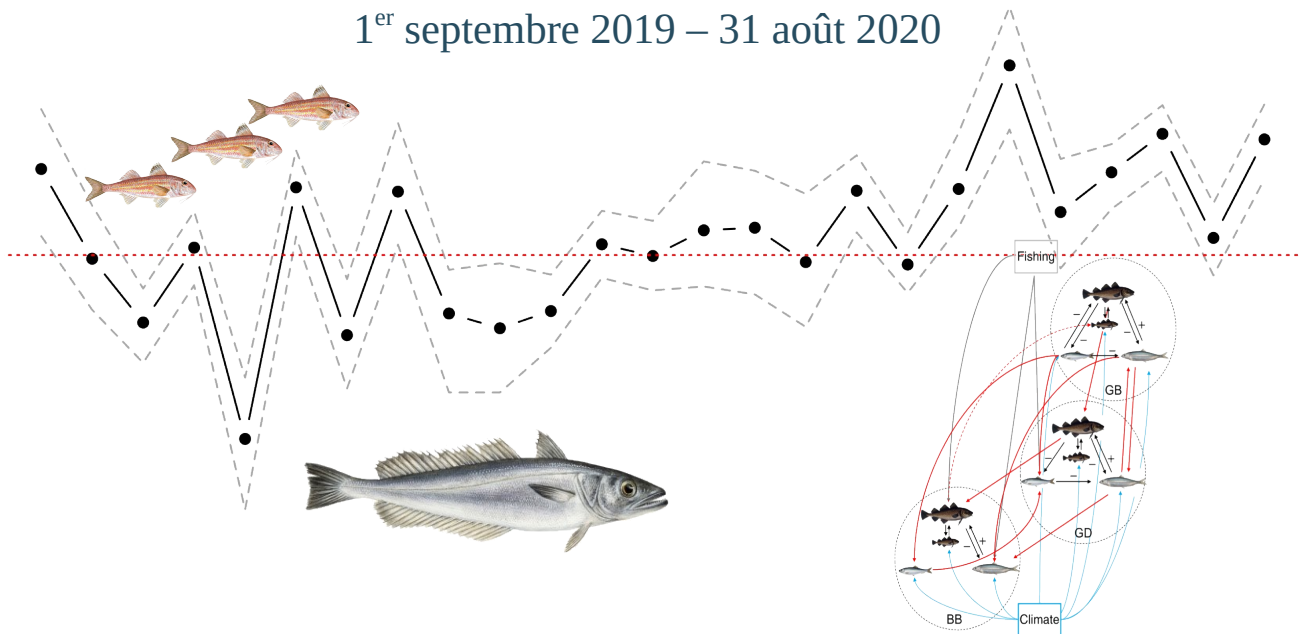


Rapport de fin de projet

DEMER SCAN

Évaluation de la condition corporelle des poissons
démersaux du Golfe du Lion

1^{er} septembre 2019 – 31 août 2020



Bensebaini C.M., Certain G., Wendling B., Segorb C., Cosnard N., Cuvilliers P. 2020.
Rapport de fin de projet. Projet DEMERSCAN. 14p.

Projet financé par France Filière Pêche et porté par l'AMOP (Association Méditerranéenne des Organisations de Producteurs) en partenariat avec IFREMER

SOMMAIRE

Remerciements.....	5
I. Contexte du projet.....	6
II. Les objectifs du projet DEMERSCAN.....	7
III. Les actions menées dans le cadre du projet	8
1. Publication scientifique.....	8
Méthodologie.....	8
Principaux résultats.....	9
2. Workshop.....	12
3. Communication.....	13
IV. Niveaux de réalisation du projet.....	13
V. Conclusion et perspectives.....	14
Références bibliographiques.....	16
Annexe I.....	18
Annexe II.....	45

REMERCIEMENTS

Nous tenons d'abord à remercier l'Association France Filière Pêche (FFP) pour leur soutien financier sur ce projet.

Nous remercions, le Président de l'Association Méditerranéenne des Organisations de Producteurs M. D'Acunto, pour avoir accepté ce projet. M. Wendling, directeur de l'OP SATHOAN, M^{me} Segorb, adjointe de direction à l'OP SATHOAN, M^{me} Cosnard, chargée de mission à l'OP SATHOAN, M^{me} Cuvilliers, secrétaire générale à l'OP du SUD, pour avoir veillé au bon déroulement de ce projet.

Nous remercions également les membres du laboratoire de biologie halieutique d'IFREMER Sète, pour leur accueil, leur collaboration dans le cadre de ce projet.

Nos remerciements vont aussi aux chercheurs, ingénieurs, et stagiaire qui ont participé au workshop organisé au cours du projet, pour leur expertise et leurs précieux conseils.

Nous remercions enfin tous les co-auteurs de la publication faite dans le cadre de ce projet, pour leurs critiques constructives, et leurs recommandations.

I. CONTEXTE DU PROJET

Le golfe du Lion (GDL) est l'une des régions les plus productives de la Méditerranée. Cette zone a fait l'objet d'une exploitation intensive, et les débarquements, en dehors de ceux du thon, se situaient autour de 13604 tonnes en 2018 (STECF, 2019a, 2019b). De nos jours, l'activité de pêche de la région repose principalement sur l'exploitation des stocks démersaux. Ces derniers sont surtout exploités par les chalutiers français (GFCM, 2018). Les captures des chaluts de fond comportent une soixantaine d'espèces, parmi lesquelles le merlu *Merluccius merluccius* et le rouget de vase *Mullus barbatus barbatus* sont les seules espèces évaluées (GFCM, 2018). Ces deux stocks sont considérés comme étant fortement surexploités et si la biomasse du rouget de vase montre des signes de rétablissement ces dernières années, l'état du stock de merlu est alarmant depuis de nombreuses années (GFCM, 2018). En conséquence, la commission européenne propose aujourd'hui la mise en place d'un plan pluriannuel de gestion européen ciblant la pêche chalutière professionnelle qui impose des mesures restrictives pour permettre au stock de merlu de se reconstituer et à la profession de retrouver des niveaux d'exploitation durables. Il s'agit donc d'un secteur à enjeux élevés d'un point de vue écologique, social et économique, dans lequel les conséquences de changements inattendus pourraient être considérables.

En 2008, l'écosystème pélagique du GDL a montré des signes de perturbation. Les deux principales espèces de petits pélagiques (la sardine, *Sardina pilchardus* ; et l'anchois, *Engraulis encrasicolus*) étaient devenues plus petites et plus maigres, entraînant une augmentation de la mortalité des adultes et rendant les stocks inexploitable. Ce bouleversement a eu deux conséquences. D'abord, les débarquements de petits pélagiques se sont effondrés, ensuite, l'effort de pêche aux petits pélagiques s'est reporté vers les stocks démersaux faisant de ces stocks des enjeux stratégiques cruciaux pour la survie de la pêche dans la région. En effet, les captures au cours de la décennie précédant la crise, en dehors des captures de thon, étaient composées d'environ 3/4 de petits pélagiques, principalement sardine et anchois, et d'environ 1/4 d'espèces démersales, tandis qu'au cours de la décennie post-crise, la tendance s'est inversée, passant à 1/3 pour les petits pélagiques et à près de 2/3 pour les espèces démersales (FAO, 2018). Selon Van Beveren *et al.* (2014), cette "crise des petits pélagiques" dans le GDL était principalement due à une croissance plus lente et à une mortalité naturelle importante des classes d'âge avancées. Cela pourrait être le résultat d'un contrôle « bottom up » induit par un changement dans la composition ou la concentration du plancton (Brosset *et al.*, 2015 ; Feuilloley *et al.*, 2020). En effet, l'étude de Brosset *et al.* (2015) a montré que la concentration de mésozooplancton provenant de modèles biogéochimiques était la seule variable

environnementale (parmi 10 autres variables) qui avait un effet positif sur la condition corporelle des deux espèces (sardine et anchois).

Suite à cette crise, plusieurs études résumées par Saraux *et al.* (2019) ont permis de bien caractériser la condition corporelle des petits pélagiques dans le GDL. Cependant, la question reste sans réponse pour les stocks démersaux, sachant que beaucoup d'entre eux dépendent également du mésozooplancton pour se nourrir aux stades larvaires ou juvéniles, et aussi des petits pélagiques au stade adulte (Mellon-Duval *et al.*, 2017). Il est donc possible que le changement de régime observé chez les petits pélagiques se soit répercuté en cascade sur les stocks démersaux à travers la chaîne trophique.

Aujourd'hui, et depuis près de 25 ans, beaucoup de données collectées en routine lors des campagnes MEDITS menées par l'IFREMER sur les stocks démersaux sont disponibles. Une synthèse exhaustive de ces données est donc nécessaire pour faire le point sur l'évolution de la condition corporelle des espèces démersales et identifier les stocks en moins bonne condition.

II. LES OBJECTIFS DU PROJET DEMERSCAN

Le projet DEMERSCAN est financé par France Filière Pêche, porté par l'AMOP et en partenariat avec Ifremer. Il a pour objectif de caractériser la condition corporelle des espèces démersales. Pour cela, les recherches entreprises sont axées autour de trois sous-objectifs :

- (1) Mettre en évidence les changements de condition corporelle ayant eu lieu ces 25 dernières années sur la majorité des stocks démersaux exploités, via la production d'indices morphométriques obtenus à partir des données collectées en routine via les campagnes MEDITS.
- (2) Identifier, par le biais de l'analyse statistique de séries temporelles si l'évolution des tendances observées présente des patrons similaires pour plusieurs espèces, et dans quelles proportions celles-ci sont concomitantes aux bouleversements observés chez les petits pélagiques.
- (3) Étant donné que la mortalité naturelle est l'un des paramètres les plus influents dans l'évaluation des stocks (Beverton and Holt, 1957), de déterminer dans quelle mesure les changements observés dans la condition corporelle des espèces démersales pourraient déterminer l'abondance de leur population, et ce dans le but d'anticiper au mieux, de manière qualitative, les effets de mesures de gestion envisagées pour la flottille chalutière en Méditerranée.

III. LES ACTIONS MENÉES DANS LE CADRE DU PROJET

Les actions menées au cours du projet DEMERSCAN sont décrites ci-dessous et comprennent la méthodologie de travail, les difficultés rencontrées lors de la mise en œuvre, ainsi que les principaux résultats obtenus.

1. Publication scientifique

Les recherches ont donné lieu à la rédaction d'une publication de synthèse dans une revue de rang A. Ci-dessous sont résumés la méthodologie, et les principaux résultats obtenus. La publication en question est consultable en annexe de ce rapport ([Annexe I](#)).

➤ Méthodologie

Les données utilisées ont été récoltées lors de la campagne internationale de chalutage de fond en Méditerranée (MEDITS) dans le GDL, qui se déroule entre mai et juin depuis 1994. La base de données MEDITS contient les paramètres biologiques de 400 espèces méditerranéennes collectées sur 25 ans d'échantillonnage. Pour de nombreuses raisons, telles que le manque de données ou de mesures appropriées tout au long de la série chronologique, nous avons limité notre analyse aux 22 espèces qui ont été régulièrement capturées au cours de la campagne et pour lesquelles une mesure de longueur a été minutieusement effectuée pendant toute la période. Pour avoir une mesure de la condition corporelle, un indice résiduel (Gould, 1975) a été utilisé. Cet indice est le résidu de la relation taille-poids. Les résidus positifs indiquent que la condition corporelle est supérieure à la moyenne, tandis que les résidus négatifs indiquent que la condition corporelle est inférieure à la moyenne.

La première partie de l'étude avait pour but de faire ressortir des tendances communes sous-jacentes entre les 22 séries temporelles de condition corporelle extraites en appliquant une analyse factorielle dynamique (DFA). Toute tendance identifiée par l'analyse DFA a ensuite été comparée à la série temporelle de condition corporelle de la sardine extraite de l'étude de Saraux *et al.* (2019), dans le but de relier ces tendances cachées au changement de régime observé chez les petits pélagiques du GDL. Pour ce faire, un test de corrélation croisée décalée dans le temps (TLCC) a été effectué pour identifier une éventuelle synchronie entre les deux signaux.

La deuxième partie de l'étude s'est concentrée sur la recherche de la causalité entre la condition corporelle et l'abondance. Cela a été vérifié par un test basique de causalité de Granger (Granger, 1969), qui peut être facilement dérivé des modèles autorégressifs multivariés (MAR). Un premier

test a été effectué en utilisant l'abondance et la condition physique comme variables (adultes et juvéniles combinés). Par la suite, la condition corporelle et l'abondance de chaque espèce ont été divisées en stades juvénile et adulte, car la maturité implique des modifications des processus physiologiques conduisant à des changements dans la gestion des ressources énergétiques dans le corps (Gatti, 2016). De plus, la mortalité naturelle est plus élevée chez les juvéniles, qui sont plus vulnérables à la prédation que les adultes (Vetter, 1988). Certaines espèces dont la structure des tailles n'était pas complète (pas assez d'adultes, ou pas assez de juvéniles) ont été exclues. Ainsi, cette analyse a été effectuée sur 6 espèces seulement (*Eutrigla gurnardus*, *Lepidorhombus boscii*, *Lophius budegassa*, *Merluccius merluccius*, *Trachurus trachurus*, *Trisopterus capelanus*).

Principaux résultats

Les séries temporelles de condition corporelle extraites sont représentées dans la figure 1 ci-dessous. L'analyse DFA appliquée aux séries temporelles de condition corporelle a montré qu'il y a en effet 2 tendances communes entre les 22 séries (Fig. 2). La première tendance présente un changement progressif de la condition corporelle au cours de ces 25 dernières années avec une accélération sur la fin de la série temporelle, alors que la deuxième tendance est caractérisée par un changement rapide de la condition corporelle concomitant au changement de régime observé chez la sardine. Le test de synchronisation entre la tendance 2 et la série chronologique de la condition corporelle de la sardine a montré que le changement brutal de la condition corporelle de la tendance 2 s'est produit un an avant celui de la sardine. Cela exclut la possibilité que le changement de régime des petits pélagiques se soit propagée au compartiment démersal par la chaîne trophique, et soutient plutôt l'hypothèse selon laquelle il pourrait y avoir eu un changement dans les niveaux trophiques inférieurs de l'écosystème du GDL responsable de toutes ces tendances (tendances 1 et 2, et celle observée chez les petits poissons pélagiques), entraînant des réponses variables avec des temps de réponses différents d'un groupe d'espèces à l'autre.

La synthèse des résultats de l'analyse DFA est une tâche difficile. En regroupant tous les résultats obtenus, il semble y avoir eu trois phases successives et bien distinctes. Une phase "stable" (1994 - 2005), au cours de laquelle aucune tendance nette n'a pu être constatée dans les conditions corporelles. Cette phase semble être avantageuse pour certaines espèces (perciformes et *Zeus faber*), et désavantageuse pour d'autres (gadiformes, pleuronectiformes, scorpéniformes, céphalopodes). Puis, une phase de "changements rapides" (2006 - 2011), au cours de laquelle les plus fortes modifications de la condition corporelle ont pu être mises en évidence. Dans cette phase, les espèces ayant une bonne condition corporelle pendant la 1ère phase (perciformes et *Zeus faber*) ont vu leur condition corporelle chuter au plus bas. Alors que les espèces en mauvaise condition durant

la première phase (gadiformes, pleuronectiformes, scorpaeniformes, céphalopodes) ont vu leur condition corporelle, soit augmenter comme *M. merluccius*, les céphalopodes et les pleuronectiformes, ou stagner comme les trois gadiformes : *M. poutassou*, *P. blennoides*, *T. capelanus*, et deux espèces de scorpaeniformes.

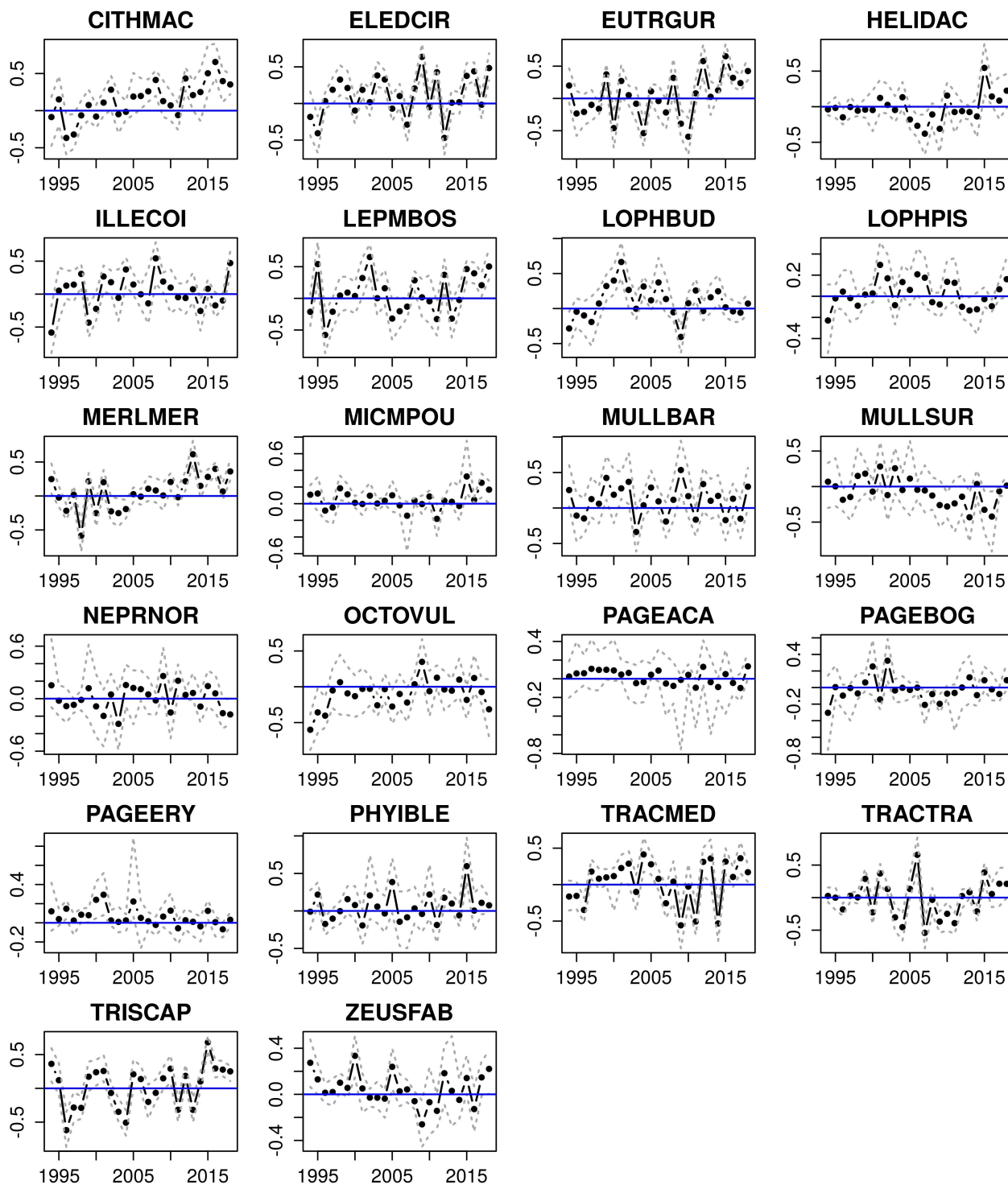


Figure 1 - Variation de l'indice de condition corporelle chez les 22 espèces démersales étudiées dans le Golfe du Lion.

Enfin, une phase de "retour à l'équilibre" (2012-2018), durant laquelle certains changements dans la

condition corporelle sont encore observables, mais pas avec la même intensité que dans la phase de "changements rapides". Cette période semble avoir eu un effet positif plus ou moins important selon les espèces. Outre la distinction des phases mentionnées plus haut, nos résultats sont également caractérisés par une forte variabilité interspécifique. En effet, les espèces réagissent différemment aux changements de facteurs abiotiques. Les communautés démersales se caractérisent par une plus grande complexité, modularité, avec de nombreuses interactions par rapport aux communautés pélagiques, et ces éléments apportent une plus grande stabilité et inertie à leur dynamique (MacArthur, 1955 ; Paine, 1969 ; Möllmann and Diekmann, 2012). Il n'est donc pas surprenant que le "regime shift" observée chez les petites pélagiques du GDL ne se reflète que faiblement au sein de la communauté démersale.

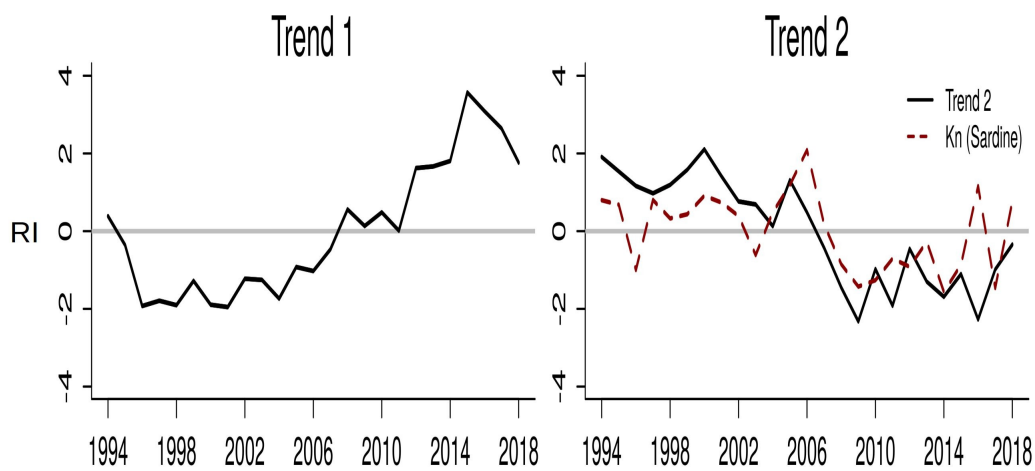


Figure 2 - Les deux tendances communes sous-jacentes obtenues par l'analyse DFA. La tendance deux est comparée à la série temporelle de condition corporelle de la sardine (en rouge) extraite de l'étude de Saraux et al. (2019)

Au-delà des informations apportées sur la santé des poissons, la condition corporelle peut avoir un impact majeur sur la mortalité naturelle (Martinez *et al.*, 2003), qui à son tour peut affecter la dynamique de la population. Dans la deuxième partie de cette étude, les résultats (Fig. 3) montrent que le contrôle de la dynamique des populations par la condition corporelle semble plutôt rare chez les populations démersales, mais a été mis en évidence pour deux espèces. Un effet positif de la condition corporelle des adultes sur l'abondance des juvéniles pour le merlu *M. merluccius* et un effet négatif pour la limande *L. boscii*. Dans les deux cas, les effets ont été parmi les plus forts mis en évidence par notre analyse. L'effet positif sur l'abondance du merlu est particulièrement intéressant, car il fait partie d'une boucle de rétroaction : la condition corporelle des adultes favorise l'abondance des juvéniles à $t+1$, qui se transforment en adultes dont l'abondance affecte

négativement l'état corporel des adultes. De plus, la condition corporelle des adultes est également légèrement autocorrélée. Ces effets contribuent à expliquer la variabilité d'une année sur l'autre de la dynamique de l'abondance des merlus juvéniles, qui autrement serait uniquement déterminée par l'abondance des adultes. Cet effet pourrait être pris en compte explicitement pour le merlu lors de tentatives de modélisation ultérieures de cet écosystème, en particulier si le contrôle de l'environnement sur la condition corporelle peut être mis en évidence.

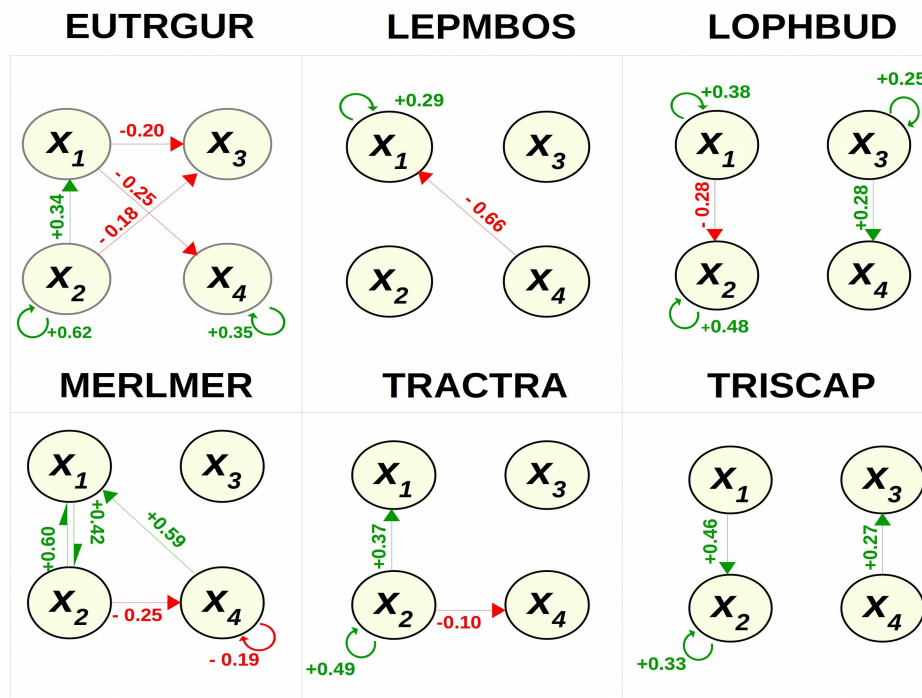


Figure 3 - Une vue schématique des modèles sélectionnés issus de modèles autoregressifs multivariés d'ordre 1 MAR(1) pour les six espèces étudiées. Les flèches rouges représentent les effets négatifs, et les flèches vertes les effets positifs. x_1 : abondance des juvéniles, x_2 : abondance des adultes, x_3 : condition corporelle des juvéniles, x_4 : condition corporelle des adultes.

2. Workshop

Dans le cadre du projet DEMERSCAN, un workshop a été organisé entre le 02 et le 04 mars 2020 à Sète. Cet atelier s'est fait avec la participation de 8 membres Ifremer (dont 5 scientifiques chercheurs, un doctorant, deux ingénieurs, et un stagiaire), en partenariat avec un scientifique chercheur de l'institut de mathématiques de Bordeaux, et un chercheur membre de l'IPHC de Strasbourg. Le but de ce workshop était de faire la synthèse des travaux d'observations menés à l'échelle du GDL, et de promouvoir la réflexion autour de la constitution d'un modèle MICE (Model of Intermediate Complexity for Ecosystem) pour le GDL, qui fera l'objet d'une thèse à venir (2020 – 2023). Pour cela, il a fallu dans un premier temps, passer en revue toutes les séries

temporelles disponibles pour le GDL, ainsi que les travaux effectués jusqu'alors pour comprendre et tenter de modéliser leur dynamiques. Puis dans un second temps, jeter les bases (sur papier) d'une première formulation d'un MICE pour le GDL.

À l'issue de cette rencontre, un inventaire détaillé a été fait regroupant toutes les données temporelles disponibles et nécessaires à la formulation d'un modèle écosystémique dans le GDL : données provenant de campagnes (MEDITS, PELMED, SAMM), données temporelles de paramètres environnementaux, séries temporelles de captures et d'effort de pêche. Ces données ne sont pas toutes disponibles dans l'immédiat, il y aura certainement un travail de fouille dans les archives pour reconstituer des séries de sorte que celles-ci soient à la fois longues et complètes. Aussi, la problématique ainsi que les objectifs de la thèse à venir ont été clairement définis. Une première formulation schématique et mathématique d'un MICE a été établie. Des points faibles ont été identifiés, et des recommandations ont été faites par les experts conviés à cette réunion. Pour plus de détails veuillez consulter le compte rendu du workshop ([Annexe II](#)).

3. Communication

Les résultats du projet ont été diffusés aux professionnels via une fiches synthétiques. Un film d'animation à destination du grand public a été réalisé. Ce dernier présente le projet et une synthèse simplifiée des principaux résultats (lien : <https://vimeo.com/453631102?ref=fb-share>).

IV. NIVEAUX DE RÉALISATION DU PROJET

Au 31 Août 2020, le taux de consommation du projet DEMERSCAN est de 100,5 %: le budget prévisionnel était de 76 143,22 €, les membres du projet ont dépensé 76 515,76 €. Suite à la crise COVID19, le projet a été rallongé de 2 mois (jusqu'au 31 Août 2020) afin de finaliser les analyses et prestations engagées. Cela a notamment permis de réaliser la vidéo d'animation du projet DEMERSCAN.

Tableau 1 : Suivit du budget du projet DEMERSCAN.

SUIVI DU BUDGET (en euros)											
DATE	OBJET	IDENTIFIANT	COÛT RÉALISÉ HT	BUDGET TOTAL PRÉVISIONNEL	% DU TOTAL	CONSOMMÉ	% CONSOMMÉ	MONTANT ELIGIBLE FFP (prévi)	% SOLDE	% INTERVENTION FFP (prévi)	Soutien prévi FFP
DÉPENSES DU PORTEUR DE PROJET : AMOP											
(1) Charges de personnel				38 220,00	50,2%	37 115,25	97,1%	1 104,75	2,9%	77,24 %	29 520,00
	Gestion projet Nolwenn Cosnard	Attestation comptable N	3 920,00 €	3 920,00						0,00 %	
	Gestion projet Perrine Cuvilliers	Attestation comptable	4 780,00 €	4 780,00						0,00 %	
	CDD 9 mois Cyria Bensebaini	Justificatif personnel AM	28 415,25 €	29 520,00						100,00 %	29 520,00
(2) Frais de fonctionnement				5 733,00	7,5%	5733,00	100,0%	0,00	0 %	77,24 %	4 428,00
	Frais indirects	Sans justificatif	5 733,00 €	5 733,00						77,24 %	4 428,00
(3) Frais de communication				4 250,00	5,6%	3 465,00	81,5%	785,00	18,5%	100,00 %	4 250,00
04/08/2020	Video d'animation du projet - Acompte	Justificatif AMOP n°1	1 039,50 €								
28/08/2020	Video d'animation du projet - Solde	Justificatif AMOP n°2	2 425,50 €								
SOUS TOTAL PORTEUR (AMOP)				48 203,00	63,3%	46 313,25	96,1%	1 889,75	4 %		38 198,00
DÉPENSES DU PARTENAIRE: IFREMER											
(1) Charges de personnel				15 300,75	20,1%	17 643,40	115 %	-2 342,65	-15 %	50 %	7 650,38
	Permanent ou titulaire G.CERTAIN	Attestation comptable	12 868,55	7 017,00						50,00 %	3 508,50
	Permanent ou titulaire JM.FROMENTIN	Attestation comptable	1 018,86	3 021,00						50,00 %	1 510,50
	Permanent ou titulaire T.HATTAB	Attestation comptable	1 362,22	1 754,25						50,00 %	877,13
	Permanent ou titulaire N.BILLET	Attestation comptable	1 044,92	0,00							
	Permanent ou titulaire Q.SCHULL	Attestation comptable	1 348,85	3 508,50						50,00 %	1 754,25
(2) Frais de fonctionnement				9 639,47	12,7%	11 291,78	117 %	-1 652,31	-17 %	11,90 %	1 147,56
	Frais indirects	Sans justificatif	11 291,78 €	9 639,47						11,90 %	1 147,56
(3) Frais de déplacement et de mission				3 000,00	3,9%	1 267,24	42,2%	1 732,76	57,76 %	100,00 %	3 000,00
03/03/2020	Dîner clôture Workshop projet	Justificatif Ifremer n°1	351,29 €								
02-03/03/20	Note de frais Workshop JM. FROMENTIN	Justificatif Ifremer n°2	30,50 €								
02-04/03/20	Note de frais Workshop T.HATTAB	Justificatif Ifremer n°3	45,75 €								
02-04/03/20	Note de frais Workshop N.BILLET	Justificatif Ifremer n°4	30,50 €								
02-04/03/20	Note de frais Workshop F.BARRAQUAND	Justificatif Ifremer n°5	314,55 €								
02-04/03/20	Frais Workshop, UGAP, F.BARRAQUAND	Justificatif Ifremer n°6	87,40 €								
02-03/03/20	Note de frais Workshop C.SARRAUX	Justificatif Ifremer n°7	45,75 €								
02-03/03/20	Frais Workshop, UGAP, C.SARRAUX	Justificatif Ifremer n°8	123,50 €								
02-03/03/20	Frais Workshop, UGAP, C.SARRAUX	Justificatif Ifremer n°9	55,00 €								
02-04/03/20	Note de frais Workshop Q.SCHULL	Justificatif Ifremer n°10	45,75 €								
01-06/03/20	Note de frais Workshop C.BENSEBAINI	Justificatif Ifremer n°11	45,75 €								
01-04/03/20	Note de frais Workshop G.CERTAIN	Justificatif Ifremer n°12	45,75 €								
02-04/03/20	Note de frais Workshop A.BEAUVIEUX	Justificatif Ifremer n°13	45,75 €								
SOUS TOTAL PARTENAIRE (IFREMER)				27 940,22	36,7%	30 202,42	108,1%	-2 262,20	-8 %		11 797,94
TOTAL BUDGET				76 143,22	100 %	76 515,67	100,5%	-372,45	-0,5%	65,7%	49 996

V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le projet DEMERSCAN a permis d'exploiter une bibliothèque exhaustive de séries temporelles de paramètres individuels collectés depuis plus de 25 ans par la campagne MEDITS. Des séries chronologiques d'indice de condition corporelle ont été extraites pour 22 espèces démersales. Cet indice fournit une information précieuse sur l'état de santé des stocks démersaux du GDL. L'étude menée dans le cadre du projet DEMERSCAN est la première étude qui porte sur l'état corporel des poissons démersaux suite à l'avènement de la crise des petits pélagiques en 2008. Cela a permis dans un premier temps de mettre en évidence les fluctuations de condition corporelle ayant eu lieu ces 25 dernières années, et d'identifier certains stocks en difficultés tel que le rouget de roche *Mullus surmuletus*. L'un des objectifs du projet était aussi de voir dans quelles proportions les tendances extraites chez les stocks démersaux pouvaient être concomitantes aux bouleversements

observés chez les petits pélagiques. Sur ce point, les résultats ont montré que les séries temporelles de condition corporelle chez certains poissons démersaux portent la signature du changement de condition observé chez les petits pélagiques, même si cette signature ne se reflète que faiblement au sein de la communauté démersale. Cette étude a permis aussi de mettre en évidence l'effet que peut avoir la condition corporelle des adultes sur l'abondance des juvéniles l'année suivante pour deux espèces dont une qui présente un intérêt commercial capital (le merlu, *Merluccius merluccius*).

Aujourd'hui, un [plan de gestion pluriannuel européen](#) (UE,2019) pour la Méditerranée Occidentale est mis en vigueur, dont les objectifs sont d'atteindre et de maintenir le Rendement Maximal Durable (RMD) pour les stocks cible (tel que le merlu, le rouget de vase), et plus généralement de mettre en œuvre l'approche écosystémique des pêches. Dans ce cadre là, les informations acquises durant ce projet sont aujourd'hui cruciales à la fois pour mieux anticiper les conséquences à moyen terme de ce plan (ex : capacité de reconstitution des stocks), mais aussi pour renforcer notre compréhension de la dynamique de l'écosystème du Golfe du Lion. Les résultats du projet DEMERSCAN serviront de support pour la thèse Ifremer à venir qui consistera en l'élaboration d'un modèle écosystémique opérationnel de type MICE dans le GDL et dont une première formulation a été établie durant le workshop organisé au cours du projet.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. H.M. Stationery Off, London. 533 pp.
- Brosset, P., Menard, F., Fromentin, J.-M., Bonhommeau, S., Ulses, C., Bourdeix, J.-H., Bigot, J.-L., *et al.* 2015. Influence of environmental variability and age on the body condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions. *Marine Ecology Progress Series*, 529: 219–231.
- FAO. 2018. FISHSTAT database. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/fr>
- Feuilleley, G., Fromentin, J.-M., Stemmann, L., Demarcq, H., Estournel, C., and Saraux, C. 2020. Concomitant changes in the environment and small pelagic fish community of the Gulf of Lions. *Progress in Oceanography*, 186: 102375.
- Gatti, P. 2016, December 16. Une approche bioénergétique pour la comparaison des traits d’histoire de vie de l’anchois et de la sardine du golfe de Gascogne, A bioenergetics approach to compare life history traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay. Université de Rennes.
- GFCM. 2018. Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD). FAO, Rome.
- Gould, S. J. 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contributions to Primatology*, 5: 244–292.
- Granger, C. W. J. 1969. Investigating Causal Relations by Econometric Models and Cross-spectral Methods. *Econometrica*, 37: 424–438.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36: 533–536.
- Martinez, M., Guderley, H., Dutil, J. D., Winger, P. D., He, P., and Walsh, S. J. 2003. Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*. *In Journal of Experimental Biology*, pp. 503–511.
- Mellon-Duval, C., Harmelin-Vivien, M., Métral, L., Loizeau, V., Mortreux, S., Roos, D., and Fromentin, J. M. 2017. Trophic ecology of the European hake in the Gulf of Lions, northwestern Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 81: 7–18.
- Möllmann, C., and Diekmann, R. 2012. Chapter 4 - Marine Ecosystem Regime Shifts Induced by Climate and Overfishing: A Review for the Northern Hemisphere. *In Advances in Ecological Research*, pp. 303–347. Ed. by G. Woodward, U. Jacob, and E. J. O’Gorman. Academic Press.
- Paine, R. T. 1969. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*, 103: 91–93.
- Saraux, C., Van Beveren, E., Brosset, P., Queiros, Q., Bourdeix, J.-H., Dutto, G., Gasset, E., *et al.* 2019. Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 159: 52–61.
- STECF. 2019a. EWG 19-10: Stock assessments in the Mediterranean Sea 2019 - Part 1. European Union, Italy.

- STECF. 2019b. EWG 19-16: Stock assessments in the Mediterranean Sea 2019 - Part 2. European Union, Italy.
- UE. 2019. Regulation (EU) 2019/1022 of the European parliament and of the council establishing a multiannual plan for the fisheries exploiting demersal stocks in the western Mediterranean Sea and amending Regulation (EU) No 508/2014. European Commission. <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000039668169&dateTexte=&categorieLien=id>
- Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Brosset, P., Roos, D., *et al.* 2014. Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Marine Biology*, 161: 1809–1822.
- Vetter, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fishery Bulletin*, 86: 25–43.

ANNEXE I

HOW DID THE DEMERSAL COMMUNITY RESPOND TO THE REGIME SHIFT OBSERVED IN THE GULF OF LION ECOSYSTEM?

Authors : Bensebaini C.M., Certain G., Billet N., Jadaud A., Hattab T., Fromentin JM.

Abstract

Around 2008, an ecosystem shift occurred in the Gulf of Lions (GOL). The two main small pelagic species (european sardine; european anchovy) have shown a lasting decrease in body condition. Several studies characterized the shift in small pelagic body condition, however there has been no investigation on the demersal fish community. This is the first study examining body condition of demersal fish post-disturbance of the GOL pelagic ecosystem. 22 body condition time series were analyzed using dynamic factor analysis (DFA) to search for common trends between them. Then, multivariate autoregressive models (MAR) were used to search for any interplay between body condition and population dynamics. DFA results showed three temporal phases. A "stable" phase from 1994-2005, followed by a "shift" phase between 2006-2011, and a "readjustment" phase between 2012-2018. The "shift" phase was a period of fast changes concomitant with what was observed for sardines. These changes were not unequivocally oriented towards degrading body condition, and were detected one year prior to the pelagic shift suggesting a response to environmental changes at lower trophic level. MAR results showed that body condition had no effect on abundance except for two species, one of which is of crucial commercial interest (*Merluccius merluccius*).

Introduction

Within the Mediterranean sea, the Gulf of Lion (GOL) is one of the most productive regions, due to its wide continental shelf and a combination of large inflows from the Rhone river and small-scale coastal upwelling (Millot, 1982, 1990; Feuilleley *et al.*, 2020). This area has been intensively exploited, with landings, outside of tuna, hovering around 13604 tonnes in 2018 (STECF, 2019a, 2019b). Today, fish stocks of commercial interest are heavily overharvested according to the report of the state of Mediterranean and Black Sea fisheries (FAO, 2018b). It is accordingly a high-stake sector from an ecological, social and economic perspective, in which the consequences of unexpected changes could be considerable (Barange *et al.*, 2018).

Around 2008, the pelagic ecosystem of the GOL has shown signs of disruption, inducing considerable changes in biomass, fish size and condition of its two main small pelagic fish stocks

(european sardine, *Sardina pilchardus*; european anchovy, *Engraulis encrasicolus*). This upheaval firstly induced a crash in small pelagic landings, followed by an historical collapse of the fishing activity in this area (Van Beveren *et al.*, 2016a). According to Van Beveren *et al.* (2014), this “small pelagic crisis” in the GOL was mainly due to slower growth and significant natural mortality in the older age groups. These changes in population dynamics were neither mediated by environmentally-driven changes in recruitment or overfishing (as often documented in small pelagic fish; see e.g. Lindegren *et al.*, 2009). The hypotheses of natural predation (from bluefin tuna or dolphin), emigration of largest individuals, or diseases have all been also refuted (Van Beveren *et al.*, 2016a, 2016b; Van beveren *et al.*, 2017; Queiros *et al.*, 2018), so that these changes could result from a bottom-up control induced by a change in plankton composition or concentration (Saraux *et al.* 2019). Indeed, Brosset *et al.* (2015) showed that concentration of mesozooplankton from biogeochemical models was the only environmental variable (amongst 10) that had a positive effect on the body condition of both species (sardine and anchovy). Mesozooplankton and especially copepods are indeed a major dietary component for many fish species and especially for small pelagic fishes (Le Bourg *et al.*, 2015).

If this crisis in small pelagics fish results from an ecosystemic change of the GOL, as advocated by Saraux *et al.* (2019) and other past studies, one may then ask how this change in GOL ecosystem has affected the demersal stocks. Many of them also rely on mesozooplankton for feeding at larval or juvenile stages, and also on small pelagic fishes at older age (Banaru *et al.*, 2013; Mellon-Duval *et al.*, 2017). Therefore, it is possible that the regime shift observed in small pelagics cascaded through the demersal stocks. Demersal stocks are mainly exploited by French trawlers (GFCM, 2018). Bottom trawl catches are multi-specific and targets european hake *Merluccius merluccius* and red mullet *Mullus barbatus barbatus* but catching about sixty species in all. However, european hake and red mullet are the only demersal species assessed (GFCM, 2018). Both stocks are considered in high over-exploitation, and while the red mullet biomass shows sign of recovery in the recent years, the status of the stock of european hake has been particularly grim for many years (GFCM, 2018). In particular, this situation has worsened with the advent of the small pelagic crisis, since major part of the pelagic fleet re-directed their effort on demersal stocks, increasing even more an already unsustainable fishing pressure, while the demersal stocks became crucial for the survival of the trawl and small scale fishery in the region. Indeed, the captures during the decade preceding the crisis, outside of tuna catches, were composed of around 3/4 of small pelagic species, mainly sardine and anchovy, and around 1/4 of demersal species, while post-crisis the pattern

reversed to 1/3 for small pelagic species and almost 2/3 for demersal species (FAO, 2018a), resulting in an increase of the overexploitation of those stocks.

In this paper, our aims are to (1) examine whether the body condition of demersal species also decrease since 2008, as observed in small pelagic fish, and (2), as natural mortality is one of the most influential parameters in stock assessment (Beverton and Holt, 1957), to determine to which extent observed changes in the body condition of demersal species might drive their population dynamics. In the first part of this study, time series of body condition were extracted for 22 demersal species, and analyzed using a dynamic factor analysis (DFA) to search for common trends between them. These common trends were then compared to the time series of sardine body condition, as the sardine stock was the most affected by this ecosystem shift in the GOL (Saraux *et al.*, 2019). If some discontinuities are identified in these trends, their shape and their timing might help to determine whether the change in environmental conditions that caused the disruption of the pelagic ecosystem directly affected the demersal community, or if the demersal species rather responded to the change in the pelagic community. Then, in the second part, we focused on understanding the interplay between changes in body condition and population dynamics within each demersal stocks, using multivariate autoregressive models (MAR), to better understand the possible consequences of changes in body condition on stock dynamics. We hope to bring crucial elements to better understand the dynamics of the demersal stocks in the GOL, ultimately contributing to the establishment of a more ecosystem-oriented approach to fisheries management in this area.

Materials and methods

Data description : The MEDITS survey.

Data was collected from annual international bottom trawl surveys performed in May-July since 1994 over the continental shelf (10 m to 200 m depth) and the continental slope (200 m to 800 m) of the Mediterranean Sea within the MEDITS scientific program (Bertrand *et al.*, 2002) The sampling procedures were standardized according to a common protocol over countries and years. The MEDITS survey (Jadaud, 1994) aims to estimate and monitor annually the demersal fish stocks in the GOL and eastern Corsica. For the current analysis, the study area was restricted to the GOL. The fishing gear is a bottom trawl GOC-73 with 20 mm of stretched cod-end mesh size. The average vertical opening of the gear was 2 m and its wing-span 18 m. All the tows were performed during daylight hours, 30 min for shelf stations, and 60 min for continental slope. MEDITS database contains the biological parameters of 400 Mediterranean species collected over 25 years of sampling. For many reasons, such as lack of data or appropriate measurements throughout the time series, we restricted our analysis to 22 species that were regularly caught during the survey and for which length measurement was thoroughly taken during the whole time period (see Table 1).

Body condition index

To measure body condition, residual index (Gould, 1975) was used, which is simply the residual of the length-weight log-linear relationship. Positive residuals indicate that body condition is above average, while negative residuals indicate that body condition is below average. This index is convenient as it allows to separate the body condition from the body size effect (Jakob *et al.*, 1996). The MEDITS protocol includes systematic measures of individual size for many demersal stocks, but only few of them undergo individual weight measurements. As a result, for a given trawl sample, the data available for one species consists of total biomass and an associated size spectrum. It is however still possible to estimate a length-weight relationship from these data. With individual weight, the length-weight relationship is written as follows:

$$w_i = a l_i^b \dots\dots\dots(1)$$

The w_i and l_i are respectively the individual weight and length. For a given species, the total biomass in one haul, thereafter denoted B_h , is equal to the sum of the n individuals weight (w_i) contained into the capture. Hence, the length-weight relationship at the trawl level becomes:

$$B_h = a \sum_{i=1}^n l_{ih}^b \dots\dots\dots(2)$$

Where B_h is the observed biomass, a and b are the classical constants of the length-weight relationship, and l_{ih} is the length of the i^{th} fish in the h^{th} haul. This method hence computes an average body condition for each species in each trawl.

For each species, 40 hauls were randomly selected each year. The trawl-specific length-weight relationship (eq. 2) was fitted over the 25 years of sampling. The residuals were recovered, and the final body condition index was calculated as a mean residual per year. Confidence intervals were obtained from 100 non-parametric bootstrap, in which the trawls were randomly selected (without replacement). The mean residual time series were scaled between -1 and 1 and centered around 0, to avoid that the variability of the body condition index depends on species abundance, since most abundant species tend to show larger residuals. Finally, the median and the 0.025 and 0.975 quantiles for the confidence intervals were recovered from the set of bootstrapped residuals. Body-condition time series can be consulted in the Supplementary Figure S1.

Dynamic Factor Analysis

DFA is a dimension reduction technique that aims to identify common trends between different time series and relationships between these series and explanatory variables (Zuur *et al.*, 2003). The MARSS package developed in R (Holmes *et al.*, 2018; R Core Team, 2020) was used to perform the analysis. It fits linear multivariate autoregressive state-space models with Gaussian errors (Holmes *et al.*, 2018). The model is written as follows:

$$y_t = Z x_t + a + v_t \quad \text{where } v_t \sim MVN(0, R) \dots\dots\dots(3a)$$

$$x_t = x_{t-1} + w_t \quad \text{where } w_t \sim MVN(0, Q) \dots\dots\dots(3b)$$

The y equation represents the observation process, and the x equation is termed the state process. The matrix y_t of n time series of body condition index (corresponding to the number of analyzed species, $n=22$) is modeled as a linear combination of m hidden common trends (x_t matrix) and the factor loadings matrix Z , plus an intercept vector a , and observation errors vector v_t which were distributed as a multivariate normal distribution with mean vector 0 and variance–covariance matrix R . The m hidden common trends at time t (x_t) follow random walks with process error matrix w_t which was distributed as a multivariate normal distribution with mean vector 0 and variance-covariance matrix Q (Holmes *et al.*, 2018).

Beginning with the hypothesis that there is one common trend between the 22 species, several models were fitted having from $m=1$ to $m=10$ latent variables, and a covariance matrix R starting from its simplest form “diagonal and equal” (i.e. the same variance and no covariance) to the most

complex form “unconstrained” (i.e. different variances and covariances). Model selection was based on the small sample Akaike information criterion (AICc; Burnham and Anderson, 2002) in order to identify the most parsimonious model containing the least number of common trends without experiencing much information loss.

In an effort to relate these hidden trends to the pelagic regime shift observed in the GOL, any trend identified by the DFA analysis was then compared to the time series of sardine body condition from the Saraux *et al.* (2019) study. The sardine's body condition was extracted from the PELMED survey data used the LeCren index (Kn) which was centered around 1 unlike the residual index which was centered around 0. To do so, a Time Lagged Cross Correlation (TLCC) was performed to identify the directionality between the two signals. Indeed, we can extract a sense of which signal appears first by looking at the cross-correlations such as a leader-follower relationship. TLCC was measured using ccf function in R. This function incrementally shifting one time series vector and repeatedly calculating the correlation between two signals. In R, ccf function is defined as the set of correlations between x_{t+h} and y_t (x : trend 2, y : sardine body condition) for $h = 0, \pm 1, \pm 2, \pm 3$, and so on. The peak correlation at a given lag indicates that the two time series are most synchronized at that time.

Relationship between body condition and abundance

This part of the study searches for causality between body condition and abundance. This could be checked by a pairwise Granger causality (GC) test (Granger, 1969), which can be easily derived from Multivariate Autoregressive Models (MAR). However, attention should be paid to the number of variables. If this number is more than two, pairwise GC has to be differentiated from conditional GC. The causal relationship between two variables may be influenced by the rest of the variables, but such confounding relationships can be corrected for in the model (Geweke, 1984; Barnett and Seth, 2014). A first test, based on pairwise GC, was done using abundance (Supplementary Figure S2) and body condition as variables (without distinction between adults and juveniles). Subsequently, a second test was done based on conditional GC. Body condition and abundance of each species were split into juvenile and adult stages (Supplementary Material S3), because maturity involves modifications in physiological processes leading to changes in the management of energy resources in the body (Gatti, 2016). Also, natural mortality is higher in juveniles, which are more vulnerable to predation compared to adults (Vetter, 1988). Some species whose size structures were not complete (not enough adults, or not enough juveniles) were excluded. So, this second

analysis was carried out on 6 species (grey gurnard, four-spot megrim, blackbellied angler, european hake, atlantic horse mackerel, capelan).

In matrix form, multivariate autoregressive models with one time lag (MAR (1) models) are written as follows:

$$x_t = B x_{t-1} + u_t + w_t \quad \text{where } w_t \sim MVN(0, Q) \dots \dots \dots (4)$$

So, x_t is a vector with two elements corresponding to the four response variables of the model (x_1 : juvenile log abundance, x_2 : adult log abundance, x_3 : juvenile body condition, x_4 : adult body condition). B is the 4*4 interaction matrix, with b_{ij} the effect of variable j on variable i . The diagonal of the matrix B represents the effect of the variables on themselves. For example, coefficient b_{21} corresponds to the effect of juvenile abundance at time t on adult abundance at time $t+1$ conditional to x_3 and x_4 , while coefficient b_{22} corresponds to the effect of adult abundance on itself from t to $t+1$ conditional to x_1 , x_3 and x_4 . u_t is the intercept vector, and w_t is a multivariate-normally distributed error vector with mean 0 and variance-covariance matrix Q . Matrix B parameters were estimated by maximum-likelihood estimation using a Kalman filter (Harvey, 1989). Each parameter was associated with a 95% confidence interval, and a p-value.

Prior to model reduction, the full model was fitted with the four variables (Supplementary Table S4). Then, both backward elimination, and forward selection were used to penalize model complexity based on the small sample Akaike's information criterion. The next step focused on the species in which an effect of body condition on abundance was observed. To quantify the impact of body condition on the prediction of abundance, we predicted the abundance at $t+1$ from the information available at time t and the both models with and without body condition, with a correlation test between the observed and fitted values.

Results

DFA

The AICc (Supplementary Table S5) selected the model containing two common trends, and an “equalvarcov” covariance matrix R (i.e. a common variance for all series and common covariance between them) as the most parsimonious. The first common trend (Fig. 1) showed a sharp drop in 1994, then a gradual increase from 2006 which became even sharper from 2012 to 2016. The second common trend displayed a typical regime shift pattern: body condition dropped sharply from 2006 to reach a minimum value in 2009, and remained below zero until the end of the series. The factor loadings were illustrated by Figure 1. Species with factor loadings smaller than a threshold of 0.2, in absolute sense, have not been included in results and have been grayed out in the graphic (Zuur *et al.*, 2003). Indeed, according to the model results, the body condition of these species (norway lobster, blackbellied angler, red mullet, blackspot seabream) did not have a particular trend over time. For the remaining species, loadings on the two trends seemed clustered by taxonomic category, suggesting that the body condition of species within a taxonomic group followed a similar temporal dynamics: cephalopods (3 species) showed mainly negative loadings on trend 2. Gadiformes (4 species), pleuronectiformes (2 species), and scorpaeniformes (2 species) were associated positively with trend 1. Lophiiformes represented by angler showed negative loadings on trend 1. Perciformes (5 species) and john dory were positively associated with trend 2.

The combination of the two trends and the loadings provided the overall model fits for each species (Fig. 2). Fitted values indicated that some years of the norway lobster, blackbellied angler, red mullet, and blackspot seabream series were not well fitted. This explained the low values of their factor loadings (below the threshold of 0.2 in absolute value). Some species were associated with both common trends. To see at which moment of the series the model was more driven by trend 1 or 2, the contribution of each common trend to the fitted series was plotted (Fig. 3). Cephalopods, the two *Trachurus* species (mediterranean horse mackerel, atlantic horse mackerel), and john dory were globally impacted by trend 2, but as of 2012 they seemed to be more pulled by trend 1, which is in accordance with their strong association with trend 2 compared to trend 1. The three gadiformes (blue whiting, greater forkbeard, capelan), and the two scorpaeniformes species were mainly impacted by trend 1, however, they were strongly driven by trend 2 between 2008 and 2011, hence their small association with Trend 2 compared to Trend 1.

Trend 2 was characterized by a drop in body condition between 2006 and 2009 concomitant with that observed with sardines (Fig. 1). The TLCC (Supplementary Table S6) showed that the most

dominant cross correlation was at $h=-1$ with a positive value (0.619), indicating that the decline in sardine body condition showed a similar trend than trend 2, but delayed by one year.

Relationship between body condition and abundance

The pairwise GC test revealed that there was no effect of body condition on abundance in any species, and that there was an effect of abundance on body condition for grey gurnard and spotted flounder. We decided to present here the results of the conditional GC test which were more conclusive (for more details concerning the pairwise GC test, see the Supplementary Table S7). Initial analyses to identify the most parsimonious model between the two models obtained by backward elimination and forward selection were summarized in Supplementary Table S8. AICc showed that the best models for grey gurnard, *four-spot megrim*, blackbellied angler, *european hake*, *capelan* were those selected by backward elimination. For atlantic horse mackerel, the best one was selected by forward selection. Results (Fig. 4) showed that effects of the variables on themselves representing autocorrelated dynamics over time were generally positive except b_{44} (effect of adult body condition on itself) for european hake which was negative ($-0.19 \pm 0,33$). Aside from *four-spot megrim*, for which there was no interaction between juvenile and adult abundance, a positive effect of adult abundance on juvenile abundance from time t to $t+1$ was observed for grey gurnard ($0.34 \pm 0,23$), european hake ($0.60 \pm 0,52$), and atlantic horse mackerel ($0.37 \pm 0,31$). Also, the juvenile abundance at time t had an impact on adult abundance at time $t+1$. This impact was positive for european hake ($0.42 \pm 0,21$) and capelan ($0.46 \pm 0,18$), but negative for blackbellied angler ($- 0.28 \pm 0,18$). Also, there seemed to be a negative effect of abundance at time t on body condition at time $t+1$ for grey gurnard ($b_{31}=- 0.20 \pm 0,26$; $b_{32}=- 0.18 \pm 0,18$; $b_{41}=- 0.25 \pm 0,21$), european hake($b_{42}=- 0.25 \pm 0,22$), and atlantic horse mackerel ($b_{42}=- 0.10 \pm 0,06$). However, effects of body condition on abundance were observed only in two cases, for which an effect of adult body condition at time t on juvenile abundance at time $t+1$ was noted. This effect was rather high (greater than 0.5 in absolute value for both cases) and it was negative for four-spot megrim ($- 0.66 \pm 0,64$), and positive for european hake ($0.59 \pm 0,76$). Indeed, a correlation was observed between the adult body condition during 1994-2017 and the juvenile abundance during 1995-2018. That correlation was negative for four-spot megrim, and positive for european hake (See Supplementary Figure S9). Figure 5 showed that for four-spot megrim juvenile abundance was slightly better predicted with the effect of body condition (a correlation of 0.59 between the fitted and observed values) than without (correlation: 0.39). For european hake (Fig. 6), the model predicted juvenile abundance better with the effect of body condition (correlation: 0.58) than

without (correlation: 0.45). Furthermore, the model was able to reproduce the adult abundance dynamics fairly well in both cases.

Discussion

Studies on the demersal fish body condition in the GOL are scarce and longstanding (Lloret *et al.*, 2002; Ferraton *et al.*, 2007). This is the first demersal study conducted post-disturbance of the pelagic ecosystem in the region. Our aim was to detect a decline in body condition affecting demersal species in this area. Dynamic factor analysis of body condition time series for the 22 demersal species highlighted two underlying common trends; the first characterized by an increase in body condition more pronounced from 2012, and the second is characterized by a decline in body condition concomitant with that observed with sardines. The synchrony test between trend 2 and sardine body condition time series showed that the abrupt change in body condition in trend 2 occurred one year prior to that of the sardine. This rules out the possibility that declining body condition of small pelagic fish was propagated to the demersal compartment through the food web, and rather support a possible change in the lower trophic levels of the GOL ecosystem, which would have affected both pelagic compartment (see e.g. Saraux *et al.*, 2019; Feuilloley *et al.*, 2020), and demersal compartment.

Interpreting the common trends and factors loading on them was a rather difficult task, especially since some species were associated with both common trends at the same time. Hence, it was important to determine which trend had the greatest effect on the model and at what time. By examining the results (Figs. 3), there seems to have been three time phases. A “stable” phase (1994 – 2005), during which no notable trends in body conditions could be evidenced. This phase seemed to be advantageous for some species (perciformes and john dory), and disadvantageous for others (gadiformes, pleuronectiformes, scorpaeniformes, cephalopods). Followed by a “shift” phase (2006 – 2011), during which the strongest changes in the body condition time series could be evidenced. In this phase, species with good body condition during the 1st phase (perciformes and john dory) saw their body condition drop to the lowest. While, species with bad condition during the 1st phase (gadiformes, pleuronectiformes, scorpaeniformes, cephalopods) saw an increase in body condition such as european hake, cephalopods, and pleuronectiformes, or stagnate like the three gadiformes: blue whiting, greater forkbeard, capelan, and the two scorpaeniformes species. Lastly, a “readjustment” phase (2012-2018), during which some changes in the body condition time series were still observable, but not with the same intensity than within the shift phase. This period appeared to had a more or less important positive effect depending on the species. Besides the distinction of the above-mentioned phase, our results are also characterized by a strong inter-specific variability in the temporal patterns of body condition. Indeed, species respond at different rates to changes in the abiotic environment, for example, small pelagic fish that have fast turnover

rates will react quickly to an abrupt change (Stenseth *et al.*, 2002). These communities have low species diversity (Angel, 1993), and are known to have short trophic chains, short lifespan, and an explosive demography, which makes them very sensitive to environmental fluctuations (Alheit and Hagen, 2001). Regime shifts were often observed in these communities like sardines in the California Current (Hill *et al.*, 2015), or anchovies in the Humboldt Current (Guiñez *et al.*, 2014). Conversely, demersal fish communities have a greater species diversity (Angel, 1993), they are long-lived and tend to grow more slowly (Pauly, 1998). They have longer trophic chains, and are capable of feeding on both benthic and pelagic resources (Garrison and Link, 2000; Bulman *et al.*, 2001). The demersal community food web is therefore characterized by higher complexity and modularity, numerous interactions, and these elements are thought to provide a greater stability and inertia to their dynamics (MacArthur, 1955; Paine, 1969; Möllmann and Diekmann, 2012). It is therefore not surprising that the strong shift signature observed in the small pelagic species of the GOL is only weakly mirrored within the demersal community.

Beyond providing information on fish health, body condition could have a major impact on life history traits like growth (Ratz and Lloret, 2003), reproduction (Lambert and Dutil, 2000), or natural mortality (Martinez *et al.*, 2003), which in turn could affect population dynamics. Our results only supported such effect for two species, a positive effect of adult body condition on juvenile abundance for european hake and a negative effect for four-spot megrim. In both cases the effects were amongst the strongest evidenced by our analysis. The positive effect on european hake abundance is particularly interesting, because it is part of a feedback loop: adult body condition promotes juvenile abundance at $t+1$, which turns into adults whose abundance slightly negatively affects adult body condition. Moreover, adult body condition is also slightly negatively autocorrelated. These effects contribute to explain the year-to-year variability in the dynamics of the abundance of juvenile hake, which otherwise would be solely driven by adult abundance. Intra-specific competition might be an important process here, decreasing adult body condition and impacting their fecundity. Indeed, Recruit abundance has been shown to be strongly related to the productivity of the spawning stock. The better the quality of the eggs, the faster the development from larval to juvenile stage will occur, thus, ensuring good recruitment for the following year (Grote *et al.*, 2011). The search for prey by larvae and juveniles, as well as predatory escape, is more efficient in more developed individuals assuring them to reach maturity with a better survival rate (Brown and Taylor, 1992; Morgan, 2004). The case of four-spot megrim is less intuitive, but it has already been observed for GOL sardine (Brosset *et al.*, 2016). The author supposes that the decline in body condition forced the population to maintain or even increase its investment in

reproduction, thereby, increasing abundance and recruitment in subsequent years. As we were not able to identify any control on four-spot megrim body condition however, this variable acts as an external covariate in the model and its dynamics is only defined by noise.

Negative effects of abundance on body condition were observed for three species (grey gurnard, european hake and to a lesser extent, atlantic horse mackerel), and may be interpreted as intra-specific competition: the more abundant a species is, the less food will be available per capita, leading to a decrease in condition due to starvation. Except for european hake, where the effect of adult body condition on itself was negative, suggesting negative autocorrelated and overcompensating dynamics over time (Ripa and Ives, 2003) - i.e. a year with a good body condition of the adults lead to a year with a less good body condition (small coefficient -0.19) - the results showed that the effect of the variables on themselves was generally positive showing a positive autocorrelated dynamics over time with low change rates (Ripa and Ives, 2003). Concerning the effect of juvenile abundance on adult abundance, the model was unable to detect this effect in some species such as grey gurnard, four-spot megrim, atlantic horse mackerel, but we know that juveniles necessarily grow up. This could be due to a strong effect of fishing on juveniles; in other words, fishing takes such a large portion of the juveniles that the relationship between juvenile abundance at times t and adult abundance at times $t+1$ was not statistically observable. This is all the more plausible that these species, even if they are not directly targeted, are largely found in the catch. However, one cannot rule out the idea of a low catchability of large individuals. For the rest of the species we could see a positive effect of juvenile abundance on adult abundance reflecting a growth effect exception of blackbellied angler which exhibits a negative effect. This effect, although unusual, may be due to an absence of the spawners after breeding. Indeed, an absence of females whose sizes were larger than the size at first maturity has already been observed by Duarte *et al.* (2001), and Landa *et al.* (2014). According to authors this was due to breeding migration of adult females to inaccessible areas. Subsequently, for some species such as grey gurnard, european hake and atlantic horse mackerel, the model indicated that the adult abundance had a positive effect on juvenile abundance; that is, the spawning stock abundance determines to some extent the abundance of recruitment in the following year, but, recruitment abundance is most often independent of spawning stock abundance. The low survival rate of recruits is unrelated to the fishing activity, since mortality is considered in a pre-fishery phase. The effect of the fishery focuses primarily on the spawning stock and not on recruitment. It is only when fishing effort is increased beyond a certain threshold that recruitment is affected (Pauly, 1984; Sparre and Venema, 1992). This stock-recruitment relationship reflects perfectly the state of

European hake stock in GSA 7 (Geographical Sub Areas 7), which has overexploited (GFCM, 2018). Such an assessment is not available for the two other species though, but the fact that they follow a similar pattern might be an indication of strong harvesting pressure.

To summarize, our study indicated that (1) the body condition of 11 demersal species presented a shift between 2006 and 2011; (2) these rapid changes occurred at the same period as the small pelagic crisis, and were not unequivocally oriented towards degrading body condition, as it was for the pelagics. In total, out of 11 species, 5 exhibited positive changes, and 6 exhibited negative changes; (3) the shift could be detected one year prior to the pelagic shift, suggesting a response to environmental changes at lower (planktonic) trophic level, rather than a consequence of the pelagic shift; and (4) the interdependence between body condition and population dynamics, rather scarce across demersal populations, was evidenced for two species, one of which is of crucial commercial interest (European hake). Hence, such effect could be considered explicitly for some selected species in further modelling attempts for this ecosystem, especially if environmental control on body condition can be evidenced. Regarding possible environmental control on the dynamics of the demersal community, it is undoubtedly a question that deserves more attention and should be explicitly considered in further studies.

Acknowledgements

The authors would like to thank the association France Filière Pêche (FFP) for their financial support for the DEMERSCAN project. We also thank the AMOP, OP du SUD, and Ifremer members for ensuring the successful completion of this project.

References

- Alheit, J., and Hagen, E. 2001. The Effect of Climatic Variation on Pelagic Fish and Fisheries. *In* History and Climate: Memories of the Future?, pp. 247–265. Ed. by P. D. Jones, A. E. J. Ogilvie, T. D. Davies, and K. R. Briffa. Springer US, Boston, MA.
- Angel, M. V. 1993. Biodiversity of the Pelagic Ocean. *Conservation Biology*, 7: 760–772.
- Banaru, D., Mellon-Duval, C., Roos, D., Bigot, J.-L., Souplet, A., Jadaud, A., Beaubrun, P., *et al.* 2013. Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *Journal of Marine Systems*, 111: 45–68.
- Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M. C. ., Cochrane, K. ., Funge-Smith, S., and Poulain, F. 2018. Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: Synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No, Rome. 628 pp.
- Barnett, L., and Seth, A. K. 2014. The MVGC multivariate Granger causality toolbox: A new approach to Granger-causal inference. *Journal of Neuroscience Methods*, 223: 50–68.
- Bertrand, J. A., Gil de Sola, L., Papaconstantinou, C., Relini, G., and Souplet, A. 2002. The general specifications of MEDITS surveys. *Scientia Marina*, 66.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. H.M. Stationery Off, London. 533 pp.
- Brosset, P., Menard, F., Fromentin, J.-M., Bonhommeau, S., Ulses, C., Bourdeix, J.-H., Bigot, J.-L., *et al.* 2015. Influence of environmental variability and age on the body condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions. *Marine Ecology Progress Series*, 529: 219–231.
- Brosset, P., Lloret, J., Munoz, M., Fauvel, C., Van Beveren, E., Marques, V., Fromentin, J.-M., *et al.* 2016. Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science*, 3: 160202.
- Brown, R. W., and Taylor, W. W. 1992. Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell). *Journal of Fish Biology*, 40: 381–394.
- Bulman, C., Althaus, F., He, X., Bax, N. J., and Williams, A. 2001. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Marine and Freshwater Research*, 52: 537–548.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York. 488 pp.

- Duarte, R., Azevedo, M., Landa, J., and Pereda, P. 2001. Reproduction of anglerfish (*Lophius budegassa* Spinola and *Lophius piscatorius* Linnaeus) from the Atlantic Iberian coast. *Fisheries Research*, 51: 349–361.
- FAO. 2018a. FISHSTAT database.
- FAO. 2018b. STATE OF MEDITERRANEAN AND BLACK SEA FISHERIES 2018. General Fisheries Commission for the Mediterranean, Rome. 172 pp.
- Ferraton, F., Harmelin-Vivien, M., Mellon-Duval, C., and Souplet, A. 2007. Spatio-temporal variation in diet may affect condition and abundance of juvenile European hake in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 337: 197–208.
- Feuilletoy, G., Fromentin, J.-M., Stemmann, L., Demarcq, H., Estournel, C., and Saraux, C. 2020. Concomitant changes in the environment and small pelagic fish community of the Gulf of Lions. *Progress in Oceanography*, 186: 102375.
- Garrison, L. P., and Link, J. S. 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 231–240.
- Gatti, P. 2016, December 16. A bioenergetics approach to compare life history traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay. Rennes University.
- Geweke, J. F. 1984. Measures of Conditional Linear Dependence and Feedback between Time Series. *Journal of the American Statistical Association*, 79: 907–915.
- GFCM. 2018. Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD). FAO, Rome.
- Gould, S. J. 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contributions to Primatology*, 5: 244–292.
- Granger, C. W. J. 1969. Investigating Causal Relations by Econometric Models and Cross-spectral Methods. *Econometrica*, 37: 424–438.
- Grote, B., Hagen, W., Lipinski, M. R., Verheye, H. M., Stenevik, E. K., and Ekau, W. 2011. Lipids and fatty acids as indicators of egg condition, larval feeding and maternal effects in Cape hakes (*Merluccius paradoxus* and *M. capensis*). *Marine Biology*, 158: 1005–1017.
- Guiñez, M., Valdés, J., Sifeddine, A., Boussafir, M., and Dávila, P. M. 2014. Anchovy population and ocean-climatic fluctuations in the Humboldt Current System during the last 700 years and their implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 415: 210–224.
- Harvey, A. C. 1989. *Forecasting, Structural Time Series Models and the Kalman Filter*. Cambridge University Press. 574 pp.
- Hill, K. T., R., 1958-, C., Paul, Dorval, E., and Macewicz, B. J. 2015. Assessment of the Pacific sardine resource in 2015 for U.S.A. management in 2015-16.

- Holmes, E. E., Ward, E. J., and Scheuerell, M. D. 2018. Analysis of multivariate time- series using the MARSS package. Technical report, version 3.10.12. Northwest Fisheries Science Center, NOAA, Seattle, WA, USA.
- Jadaud A. 1994. MEDITS, <https://doi.org/10.18142/7>
- Jakob, E. M., Marshall, S. D., and Uetz, G. W. 1996. Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos*, 77: 61–67.
- Lambert, Y., and Dutil, J. D. 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 815–825.
- Landa, J., Antolínez, A., Ámez, M. A., Barrado, J., Castro, B., Cañas, L., Autón, U., *et al.* 2014. Preliminary observation on sexual maturity of black anglerfish (*Lophius budegassa*) in north-eastern Atlantic waters. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 106: 225–231.
- Le Bourg, B., Banaru, D., Nowaczyk, A., Le Luherne, E., Jadaud, A., Bigot, J.-L., and Richard, P. 2015. Trophic niche overlap of sprat and commercial small pelagic teleosts in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Journal of Sea Research*, 103: 138–146.
- Lindgren, M., Möllmann, C., Nielsen, A., and Stenseth, N. C. 2009. Preventing the collapse of the Baltic cod stock through an ecosystem-based management approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 14722–14727.
- Lloret, J., Gil de Sola, L., Souplet, A., and Galzin, R. 2002. Effects of large-scale habitat variability on condition of demersal exploited fish in the north-western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 1215–1227.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36: 533–536.
- Martinez, M., Guderley, H., Dutil, J. D., Winger, P. D., He, P., and Walsh, S. J. 2003. Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*. *In Journal of Experimental Biology*, pp. 503–511.
- Mellon-Duval, C., Harmelin-Vivien, M., Métral, L., Loizeau, V., Mortreux, S., Roos, D., and Fromentin, J. M. 2017. Trophic ecology of the European hake in the Gulf of Lions, northwestern Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 81: 7–18.
- Millot, C. 1982. Analysis of Upwelling in the Gulf of Lions. *In Elsevier Oceanography Series*, pp. 143–153. Ed. by J. C. J. Nihoul. Elsevier.
- Millot, C. 1990. The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research*, 10: 885–894.

- Möllmann, C., and Diekmann, R. 2012. Chapter 4 - Marine Ecosystem Regime Shifts Induced by Climate and Overfishing: A Review for the Northern Hemisphere. *In Advances in Ecological Research*, pp. 303–347. Ed. by G. Woodward, U. Jacob, and E. J. O’Gorman. Academic Press.
- Morgan, M. J. 2004. The relationship between fish condition and the probability of being mature in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *Ices Journal of Marine Science*, 61: 64–70.
- Paine, R. T. 1969. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*, 103: 91–93.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews. 325 pp.
- Pauly, D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities*. *Journal of Fish Biology*, 53: 1–17.
- Queiros, Q., Fromentin, J.-M., Astruc, G., Bauer, R. K., and Saraux, C. 2018. Dolphin predation pressure on pelagic and demersal fish in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 603: 13–27.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ratz, H. J., and Lloret, J. 2003. Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fisheries Research*, 60: 369–380.
- Ripa, J., and Ives, A. R. 2003. Food web dynamics in correlated and autocorrelated environments. *Theoretical Population Biology*, 64: 369–384.
- Saraux, C., Van Beveren, E., Brosset, P., Queiros, Q., Bourdeix, J.-H., Dutto, G., Gasset, E., *et al.* 2019. Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 159: 52–61.
- Sparre, P., and Venema, S. C. 1992. Introduction to tropical fish stock assessment. FAO, Rome. 514 pp.
- STECF. 2019a. EWG 19-10: Stock assessments in the Mediterranean Sea 2019 - Part 1. European Union, Italy.
- STECF. 2019b. EWG 19-16: Stock assessments in the Mediterranean Sea 2019 - Part 2. European Union, Italy.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S., and Lima, M. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, 297: 1292–1296.

- Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Brosset, P., Roos, D., *et al.* 2014. Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Marine Biology*, 161: 1809–1822.
- Van Beveren, E., Fromentin, J.-M., Rouyer, T., Bonhommeau, S., Brosset, P., and Saraux, C. 2016a. The fisheries history of small pelagics in the Northern Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 73: 1474–1484.
- Van Beveren, E., Keck, N., Fromentin, J.-M., Laurence, S., Boulet, H., Labrut, S., Baud, M., *et al.* 2016b. Can pathogens alter the population dynamics of sardine in the NW Mediterranean? *Marine Biology*, 163: 240.
- Van beveren, E., Fromentin, J., Bonhommeau, S., Nieblas, A.-E., Métral, L., Brisset, B., Jusup, M., *et al.* 2017. Predator–prey interactions in the face of management regulations: changes in Mediterranean small pelagic species are not due to increased tuna predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74: 1422–1430.
- Vetter, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fishery Bulletin*, 86: 25–43.
- Zuur, A. F., Tuck, I. D., and Bailey, N. 2003. Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 542–552.

Table 1. Proportion of studied species in landings, and MEDITS catches (study area: Gulf of Lion).

Figure 1. Common trends for the residual index series obtained by the model with two common trends and an “equalvarcov” covariance matrix R, and the factor loadings on these trends. The trend 2 is compared with sardine body condition time series from the study of Saraux *et al.* (2019). The Kn index is centered around 1 unlike the residual index which is centered around 0.

Figure 2. Model fits (solid line) versus observed body condition time series (dashed line), and the dotted lines indicate 95% confidence intervals of the model fits.

Figure 3. The dotted line represents the effect of the first common trend on each body condition time series ($z_{i1}x_{1t}$). The dashed line represents the effect of the second common trend ($z_{i2}x_{2t}$). And the solid line is the model fit ($z_{i1}x_{1t} + z_{i2}x_{2t}$). Points color represents the proportion of contribution of each trend to the model fit (red for trend 1, and blue for trend 2). **(a)** is the “stable” phase (2000-2005), **(b)** is the “shift” phase (2006-2011), **(c)** is the “readjustment” phase (2012-2018).

Figure 4. A schematic view of the models selected for the six studied species. Red arrows represent negative effects, and green arrows represent positive effects. x_1 : juvenile log abundance, x_2 : adult log abundance, x_3 : juvenile body condition, x_4 : adult body condition.

Figure 5. Model fits (black line) versus observed dynamics (grey line) and the correlation test between them for four-spot megrim (*L. boscii*). The dashed lines indicate 95% confidence intervals of the model fits. The left side of the figure shows the model with body condition effect (b_{14}), and the right side shows model without body condition effect.

Figure 6. Model fits (black line) versus observed dynamics (grey line) and the correlation test between them for european hake (*M. merluccius*). The dashed lines indicate 95% confidence intervals of the model fits. The left side of the figure shows the model with body condition effect (b_{14}), and the right side shows model without body condition effect.

Table 1.

Species	Scientific name	Relative abundance (%)	Landings (%)
Horned octopus	<i>Eledone cirrhosa</i>	1,38	16.81
Shortfin squid	<i>Illex coindetii</i>	1,54	4.23
Common octopus	<i>Octopus vulgaris</i>	0,19	8.96
Norway lobster	<i>Nephrops norvegicus</i>	0,65	0.13
European hake	<i>Merluccius merluccius</i>	5,62	18.13
Blue whiting	<i>Micromesistius poutassou</i>	2,69	0.11
Greater forkbeard	<i>Phycis blennoides</i>	0,83	0.43
Capelan	<i>Trisopterus capelanus</i>	22,88	10.7
Blackbellied angler	<i>Lophius budegassa</i>	0,72	11.1
Angler	<i>Lophius piscatorius</i>	0,07	1.94
Red mullet	<i>Mullus barbatus barbatus</i>	4,78	7.11
Surmullet	<i>Mullus surmuletus</i>	0,09	1.93
Axillary seabream	<i>Pagellus acarne</i>	0,05	3.95
Blackspot seabream	<i>Pagellus bogaraveo</i>	0,43	0.7
Common pandora	<i>Pagellus erythrinus</i>	0,37	3.6
Mediterranean horse mackerel	<i>Trachurus mediterraneus</i>	0,35	9.03
Atlantic horse mackerel	<i>Trachurus trachurus</i>	50,63	
Spotted flounder	<i>Citharus linguatula</i>	0,20	0.09
Four-spot megrim	<i>Lepidorhombus boscii</i>	0,32	0.04
Grey gurnard	<i>Eutrigla gurnardus</i>	5,84	0.73
Blackbelly rosefish	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	0,35	0.04
John dory	<i>Zeus faber</i>	0,01	0.24

Figure 1.

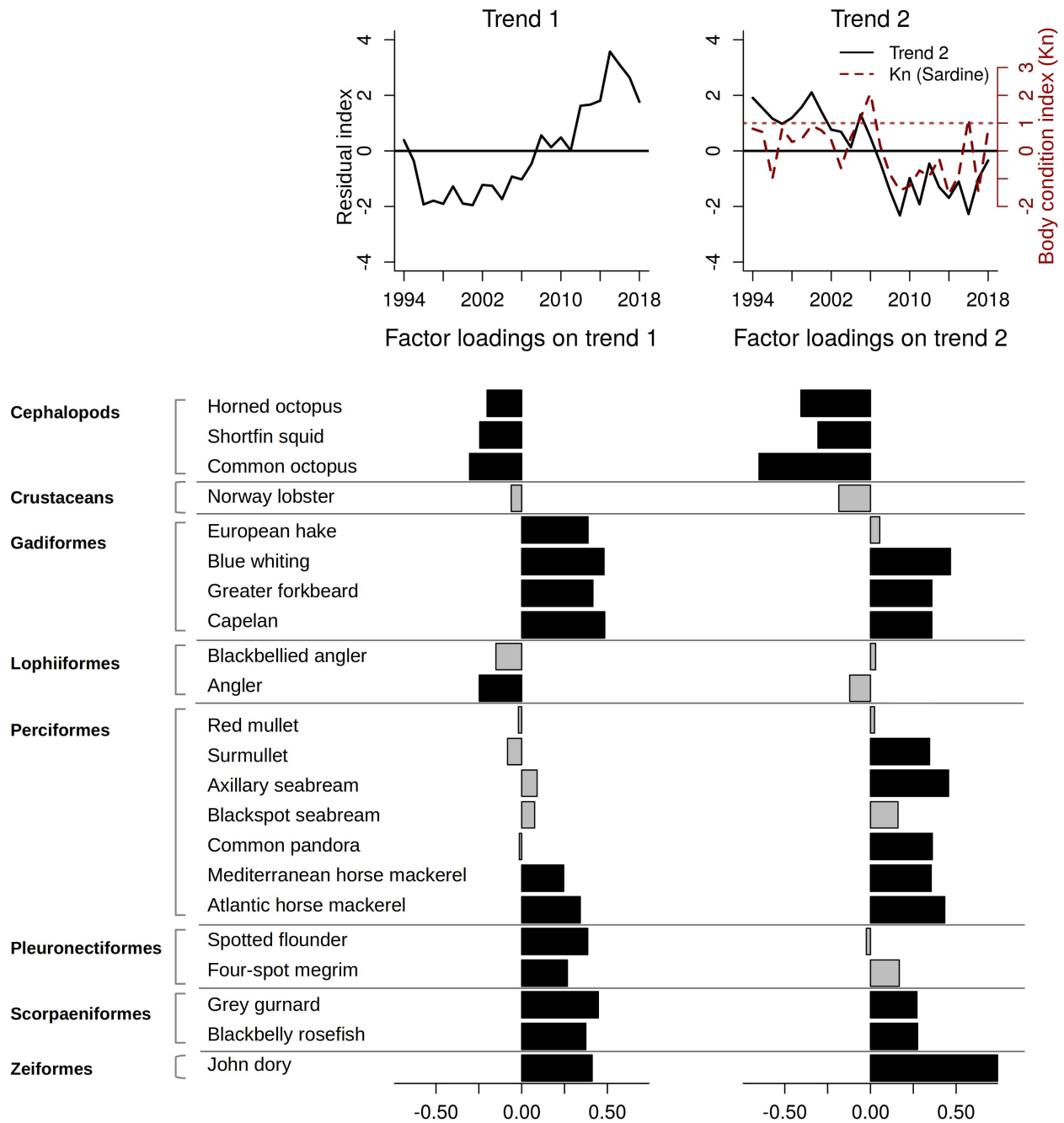


Figure 2.

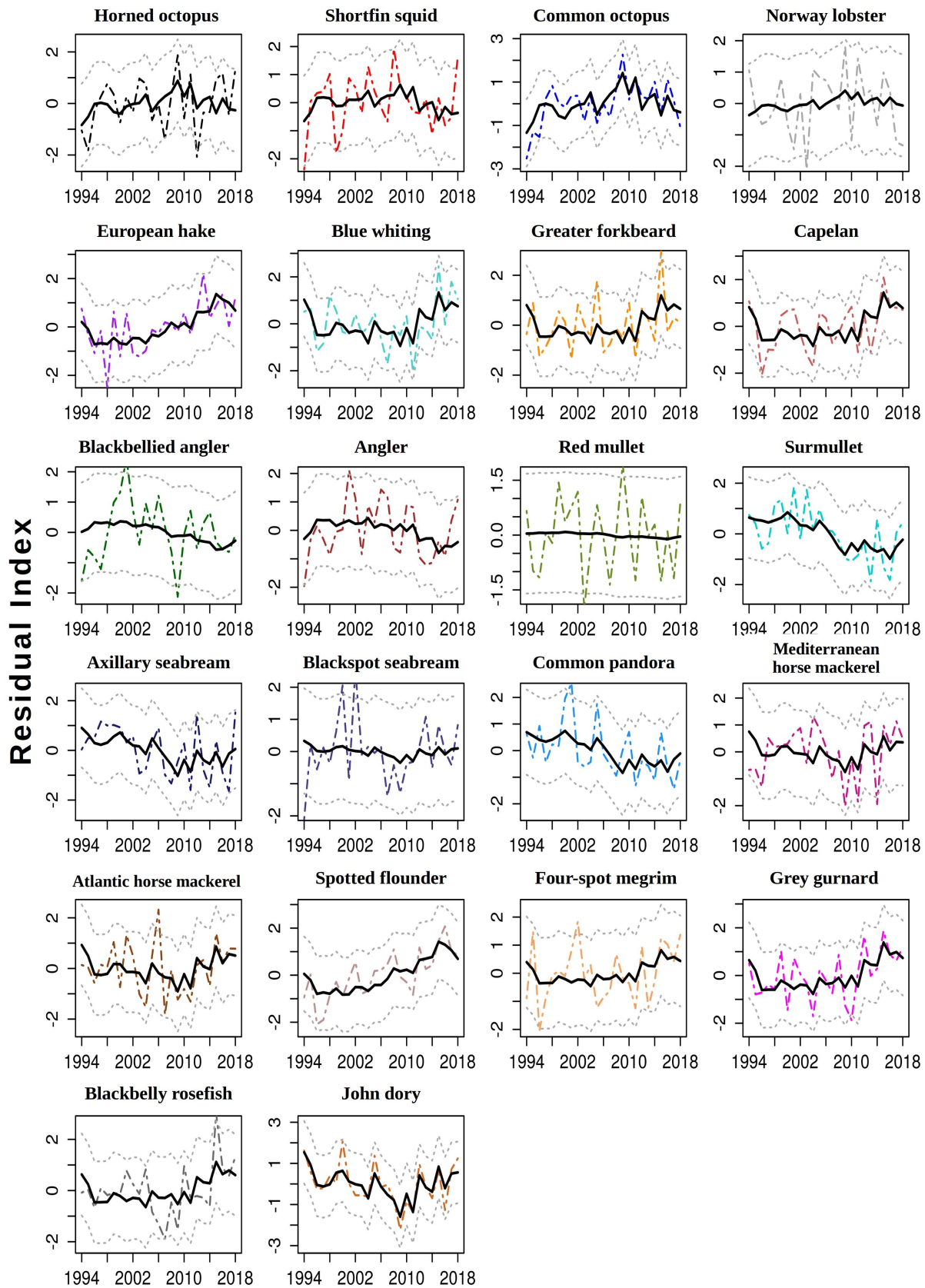


Figure 3.

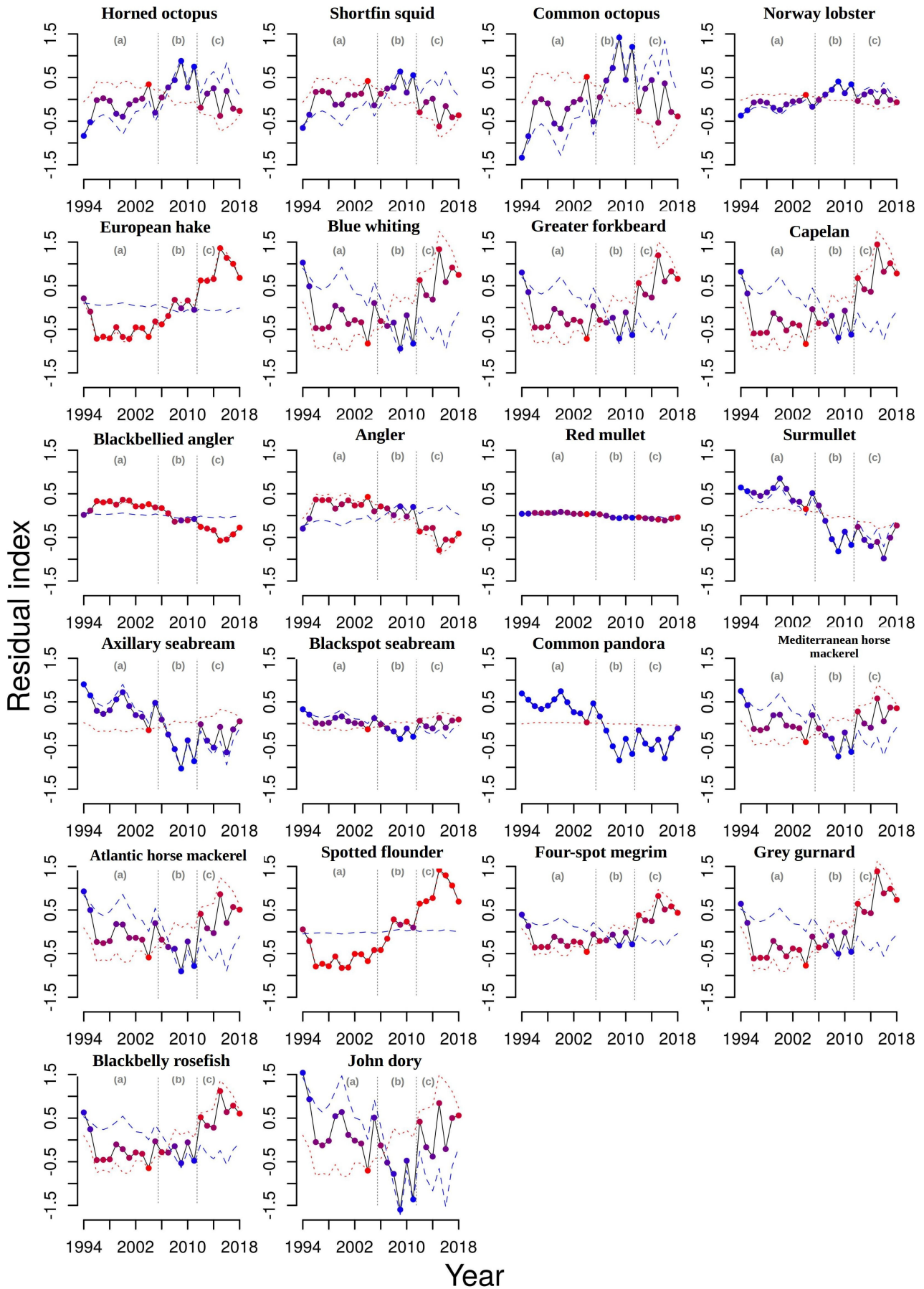


Figure 4.

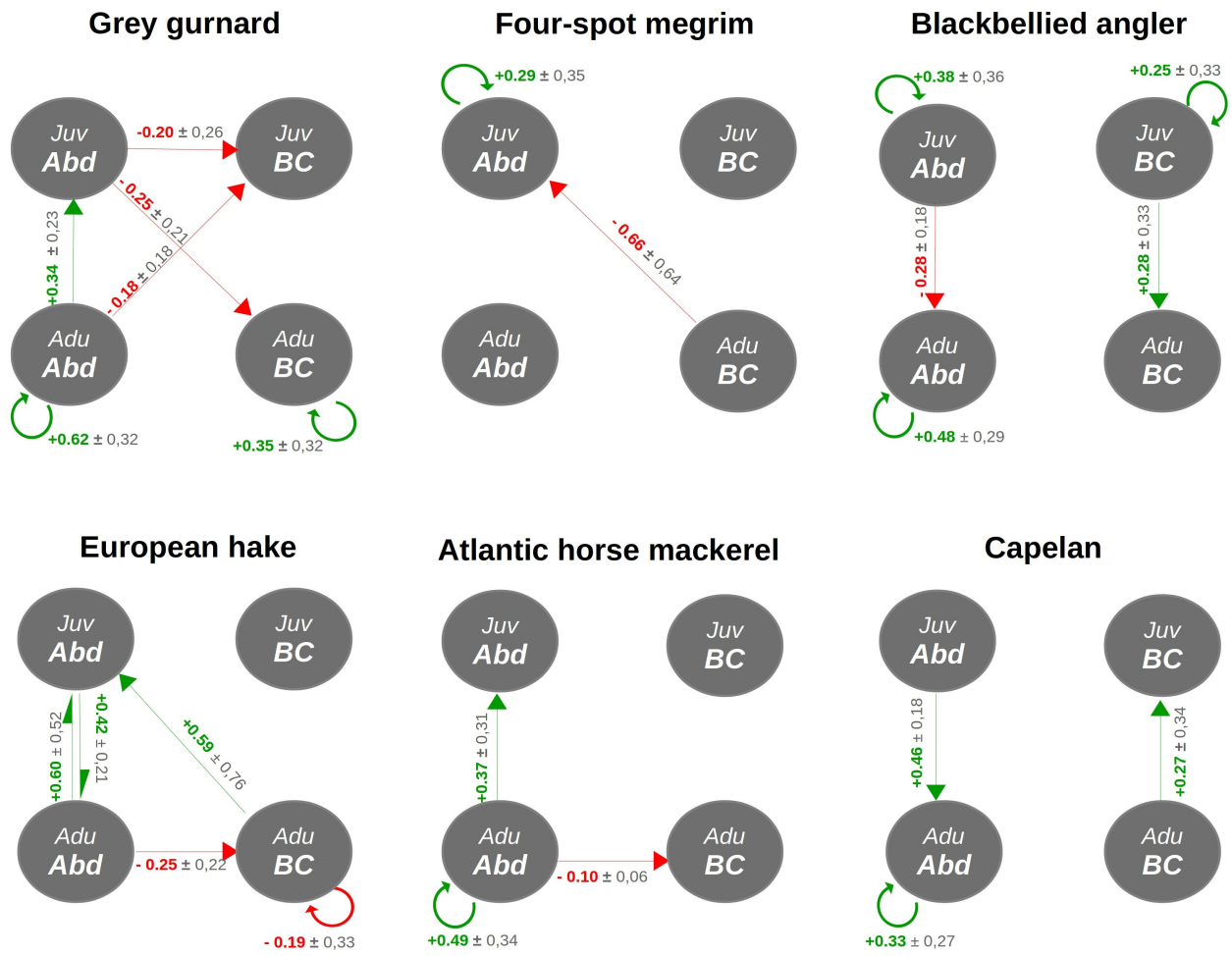


Figure 5.

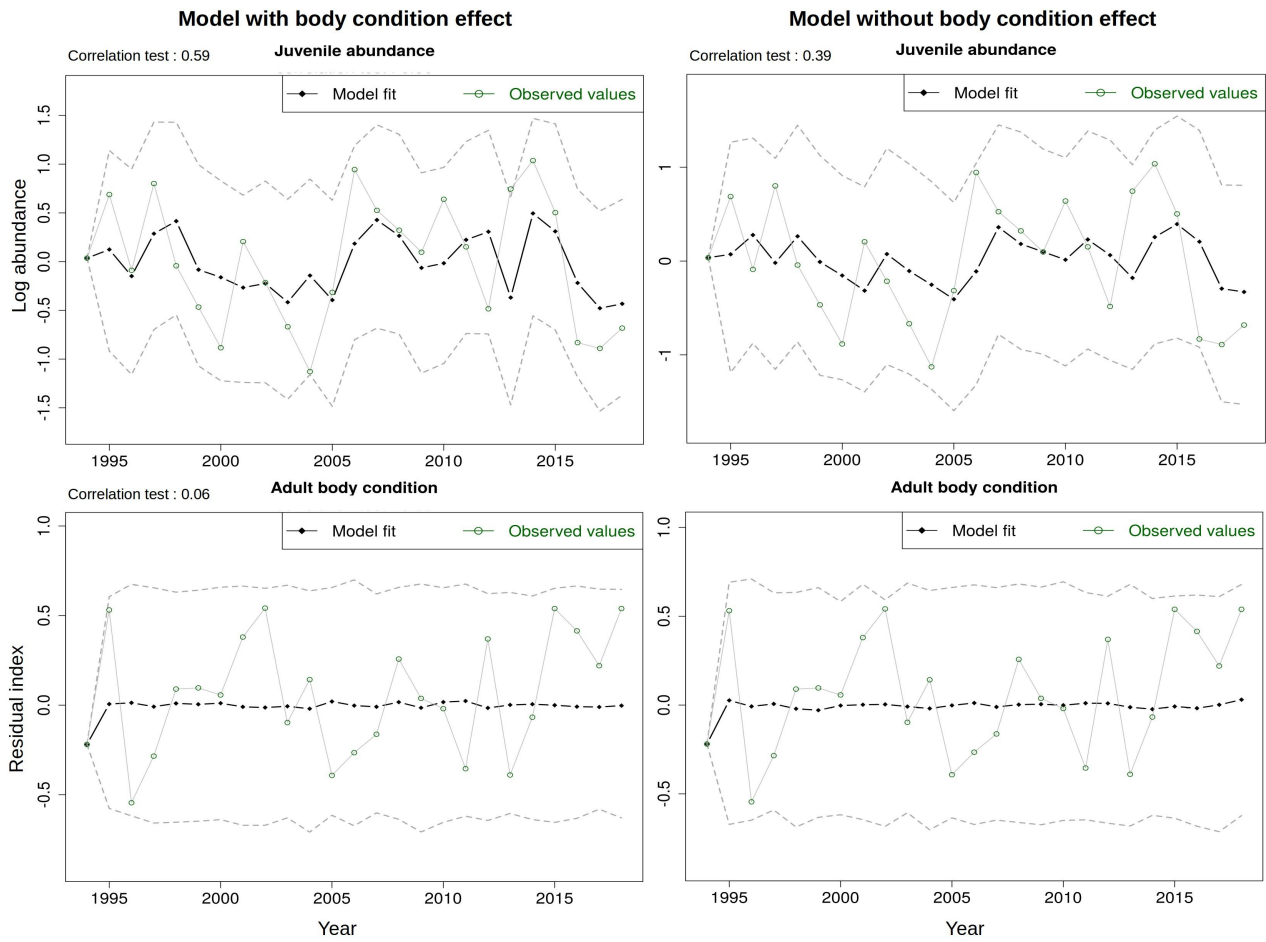
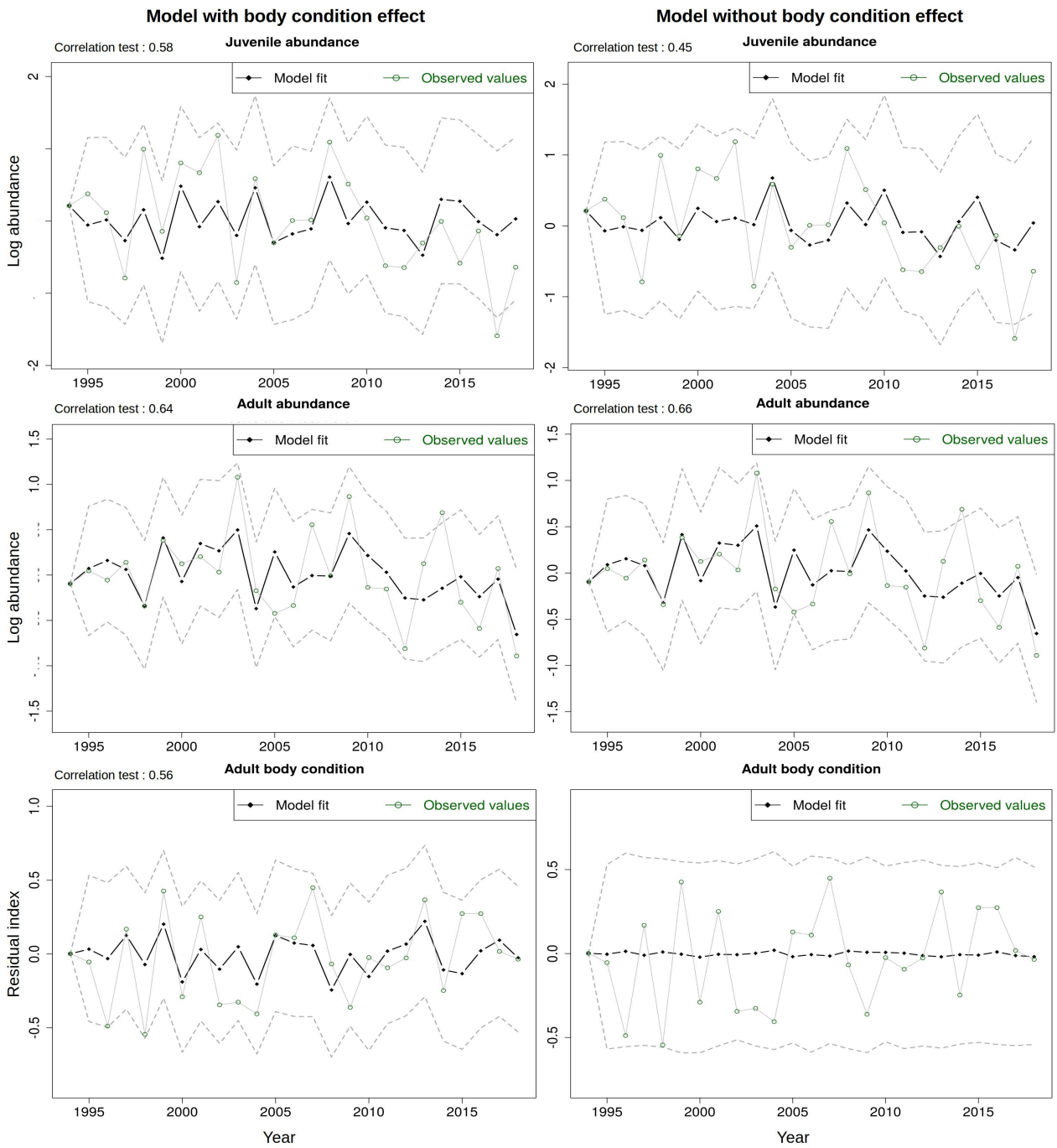


Figure 6.



ANNEXE II

COMPTE RENDU WORKSHOP

INTRODUCTION

Cette rencontre a été organisée dans le cadre du projet DEMERSCAN (projet financé par France Filière Pêche, porté par l'AMOP et en partenariat avec Ifremer), Elle vise à réunir différents spécialistes ayant travaillé sur l'écosystème du Golfe du Lion, mais aussi des spécialistes d'analyse de séries temporelles. Le workshop s'est tenu à la maison régional de la mer à Sète entre le 02 et le 04 mars 2020.

PARTICIPANTS

Cette réunion c'est faite avec 8 membres Ifremer (dont 5 scientifiques chercheurs, un doctorant, deux ingénieur, et un stagiaire), en partenariat avec un scientifiques chercheurs de l'institut de mathématiques de Bordeaux, et un membre de l'IPHC de Strasbourg. La liste des participants avec leurs contacts se trouvent à l'annexe I de ce rapport.

CONTEXTE

Le Golfe du Lion est un système très productif en Méditerranée. Il représente une zone d'alimentation importante pour beaucoup d'espèce de poissons, d'oiseaux et de mammifères marins (Agostini and Bakun, 2002; Hu et al., 2009; Lefevre et al., 1997). Cette productivité est due à un large plateau continental et une combinaison des apports importants par le Rhône et les petits up_welling (Milot, 1990, 1982; Petrenko et al., 2005). Cette région est exploitée depuis plusieurs siècles, et les débarquements y sont plutôt importants. Les stocks de poissons d'intérêt commercial y sont fortement surexploités (FAO, 2018). C'est donc un secteur à forts enjeux des points de vues écologiques, sociaux et économiques (Barange et al., 2018).

Dans le Golfe du Lion un modèle de réseau trophique Ecopath a été mis en place (Banaru et al., 2013) suivi d'un modèle Osmose couplé à un modèle biogéochimique (Banaru et al., 2019; Diaz et al., 2019) qui fait aujourd'hui l'objet de développements supplémentaires éco-évolutifs et économiques au sein du projet SOMBEE (Shin et al., 2019). Ces modèles proposent une représentation exhaustive du réseau trophique du Golfe du Lion. Cette grande complexité leur permet d'explorer des hypothèses concernant la structuration et la dynamique de ce réseau trophique, mais engendre de fortes incertitudes concernant leur utilisation pour répondre à des

question de gestion, comme par exemple l'impact de mesures de réduction d'effort de pêche (Plaganyi et al., 2014).

L'histoire récente de l'exploitation du Golfe du Lion est marquée par deux événements majeurs : La crise des petits pélagiques (présentation Claire), survenue en 2007, et la mise en place en 2019 du plan de gestion pour la Méditerranée occidentale, ciblant la flottille chalutière démersale (UE, 2019). La crise des poissons petits pélagiques (anchois, sardine) s'est traduite par une chute des captures, suite à une baisse des tailles et conditions des poissons, a marqué les esprits autant qu'elle a façonné le paysage socio-économique de la flottille chalutière française en Méditerranée. Les chalutiers pélagiques ont en effet été contraints de se reporter sur le chalutage de fond, qui cible une soixantaine d'espèces démersales. L'effort de pêche alors trop important sur cette ressource a conduit à un premier plan de sortie de flotte pour les chalutiers démersaux. Ce premier plan de sortie de flotte n'a malheureusement pas permis au stock de merlu de retrouver des niveaux d'exploitation satisfaisant, ce qui a conduit la commission Européenne à proposer un plan de gestion en 2019 prévoyant une réduction d'effort significative (de l'ordre de 40 % d'ici 2024) pour les chalutiers démersaux.

Cet historique d'exploitation fournit un contexte idéal pour l'élaboration d'un modèle écosystémique de complexité intermédiaire (MICE) dont les objectifs seraient (1) d'être capable de retracer au mieux la crise des petits pélagiques, et les changements d'efforts de pêche qui en ont découlé, et (2) de fournir des prévisions concernant les conséquences de réduction d'effort sur les principaux stocks exploités du Golfe du Lion. La force d'un tel modèle réside dans sa capacité à s'appuyer au maximum sur l'ensemble des séries temporelles d'observations disponibles, qui sont nombreuses dans le Golfe du Lion, notamment grâce aux suivis des campagnes PELMED et MEDITS.

Dans ce contexte, le projet DEMERSCAN s'intéresse aux conséquences potentielles de la crise des petits pélagiques pour les espèces démersales, afin de fournir des premiers éléments de réflexion pour la mise en place d'un modèle écosystémique opérationnel pouvant servir de soutien à la gestion des stocks du Golfe du Lion. Plus précisément, DEMERSCAN s'intéresse à la signature potentielle, chez les poissons démersaux, de la crise des petits pélagiques. Nous avons ainsi construit, pour une vingtaine d'espèces démersales, une bibliothèque de séries temporelles d'abondance et de condition corporelle afin de savoir si le changement de régime observé chez les petits pélagiques a pu se répercuter chez les poissons démersaux. Nos résultats à ce jour montrent que les séries temporelles de condition corporelle chez les poissons démersaux portent la signature

du changement de condition observé chez les sardines, même si cette signature s'exprime différemment en fonction des espèces.

D'autres séries temporelles ont été construites et analysées, par exemple lors du projet MONALISA dont un des objectifs était de comprendre les impacts environnementaux sur la crise des petits poissons pélagiques, toujours sur la base d'analyses de séries temporelles (présentation Guillaume). Plus généralement, au travers des deux campagnes MEDITS et PELMED, un grand nombre de séries temporelles sont aujourd'hui disponibles dans le Golfe du Lion, couvrant les abondances, conditions corporelles, structures en âge et maturité de nombreuses espèces pélagiques et démersales, mais également des séries temporelles de descripteurs environnementaux majeurs pour le Golfe du Lion, qui ont déjà donné lieu à des analyses dans leur rôle dans la crise des petits pélagiques. Le présent workshop a donc pour ambition de faire la synthèse des travaux d'observations menés à l'échelle du Golfe du Lion, et de promouvoir la réflexion autour de la constitution d'un modèle MICE pour le Golfe du Lion, qui fera l'objet d'une thèse à venir (2020 – 2023).

OBJECTIFS ET DÉROULÉ DU WORKSHOP

Jours (1) : Passer en revue les séries temporelles disponibles pour le Golfe du Lion, ainsi que les travaux effectués jusqu'alors pour comprendre et tenter de modéliser leur dynamique. Grégoire Certain présente 3 exemples de modèles MICE déjà développés.

Points de discussions :

- Y a-t-il d'autres séries importantes qui manquent pour obtenir une description plus exhaustive de la dynamique du système GdL (ex : Pêche)?
- Quelles analyses pour mettre l'ensemble de ces séries en cohérence, et identifier les séries les plus importantes dans le cadre de l'élaboration d'un MICE pour le GdL ?

Jours (2) : Forçages climatiques et anthropiques dans les séries temporelles.

Talks : Fred (09h30), Guillaume (10h), Quentin (14h), Jean-Marc (14h30).

Dans le contexte de l'élaboration d'un MICE pour le GdL, il est important d'identifier quelles variables peuvent forcer la dynamique de certaines espèces ou groupe d'espèces, et de quelles manières. Ce type de forçage peut intervenir par exemple en terme de modification des taux de croissance des populations, ou intervenir par le biais de modification de traits d'histoire de vie ayant un impact sur ces mêmes taux de croissance.

Dans le cadre de l'élaboration d'un MICE, la modélisation de ces processus est forcément contrainte, il s'agit donc d'identifier quelques processus clefs (effets de la température ou de la productivité sur la croissance de certaines populations ; pression de pêche) susceptibles de modifier fortement la dynamique du système, et pour lesquels l'information (prior écologiques, données) est suffisante pour permettre une intégration numérique au sein d'un modèle de type MICE.

Jours (3) : Groupe de travail pour (1) aller plus loin sur l'analyse des séries temporelles du Golfe du Lion, et (2) jeter les bases (sur papier) d'une première formulation d'un MICE pour le GdL.

En fonction des discussions menées durant les deux premières journées, et des priorités identifiées, la troisième journée du workshop pourra être organisée en un ou deux groupes de travail pour avancer sur les questions suscitées. A ce stade, nous préférons laisser le champ libre à la créativité du groupe – ce document a pour vocation d'être largement édité durant le workshop.

DÉTAILS PRATIQUES

Les horaires du workshop sont 09h30 – 18h00, à la maison régionale de la mer : <https://icisete.fr/lieu/sete/culture/maison-regionale-de-la-mer-sete/>. Les déjeuners seront effectués en ville – une brasserie sera réservée à cet effet, chacun paiera ses consommations donc ne dégrevez pas les repas de midi sur votre ordre de Mission. Un repas vous est offert le 3 Mars au Paris Méditerranée, à dégrever sur votre OM pour les agents IFREMER. Merci d'imputer votre OM sur l'EOTP P120-0033-01-DF. Vous pouvez utiliser P120-0033-01-MS pour votre temps dans SIGMA.

DISCUSSION

Séries disponibles dans le Golfe du Lion

- **Campagne PELMED**

Cette campagne se déroule en juillet de chaque année et fournit les séries d'abondance et de biomasse de 3 principales espèces de petits pélagiques (sardine, anchois, et sprat) depuis 1994. L'information spatialisée (biomasse/NM) n'est disponible qu'à partir de 2003. Les structures en taille sont mal échantillonnées pour certaines espèces comme le sprat, le maquereau, et le chinchard certainement en lien avec leurs cycles biologiques (beaucoup de petites tailles dans les captures et pas assez de grands). En plus des abondances et des biomasses des séries temporelles de condition corporelle sont disponibles pour la sardine, l'anchois, et le sprat.

- **Campagne MEDITITS**

Cette campagne faite entre mai et juin depuis 1994 fournit les abondances et les biomasses de 34 espèces démersales (liste en annexe II). L'information spatialisée (position du début et fin de chalutage) est disponible depuis 1994. Les séries de condition corporelle sont disponibles pour 22 espèces (liste en annexe II).

● **Paramètres environnementaux**

Les principaux paramètres environnementaux disponibles pour le Golfe du Lion sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Paramètre	Longueur de la série	Source
Débit du Rhône	1960-2018	Observation Hydro France (station Beaucaire)
Concentration en azote N	1990-2018	Observation Hydro France (station Beaucaire)
Concentration en phosphate P	1990-2018	Observation Hydro France (station Beaucaire)
SST (Sea Surface Temperature)	1982-2018	Satellite AVHRR et modis
Upwelling côtier	1987-2018	Produit de vent CCMP
Fronts thermiques	1982-2018	Satellite AVHRR et MODIS
Stratification	1990-2018	Modèle nemo
Cellules de convection hivernales	1998-2016	(Herrmann et al., 2017)
Intrusion du Northern current	1998-2018	Satellite MODIS aqua
Chl-a sur le plateau	1998-2018	Satellite MODIS aqua
WeMOI	1821-2018	Climatic Research Unit
Salinité (au point de chalutage)	1994-2018	PELMED & MEDITS
Densité de l'eau (au point de chalutage)	1994-2018	PELMED & MEDITS
Température (au point de chalutage)	1994-2018	PELMED & MEDITS

En plus des paramètres disponibles dans le tableau, des données concernant le **zooplancton** sont disponibles. Il existe deux sources de données :

- Station marine de Villefranche-sur-Mer

Ces données proviennent d'échantillonnages hebdomadaires à la station marine de Villefranche-sur-Mer depuis 1995 à 2018. L'échantillon est fractionné, puis scanné par zooscan. Chaque individu de la fraction est pris en photo, ce qui nous donne des informations sur sa taille et sa classification taxonomique.

- Campagne PELMED

Dans les paramètres hydrologiques de la campagne, on retrouve l'échantillonnage de zooplancton à l'aide du filet WP2. Cependant deux prélèvements ponctuellement ont été fait, un en 2007, et un en 2008, puis un prélèvement par an à partir de 2013.

NB : Les deux sources de données peuvent être confrontées. Ainsi, si les mêmes changements sont observés dans les deux séries au mêmes périodes, on peut justifier l'utilisation des données provenant de Villefranche-sur-Mer pour le Golfe du Lion.

Concernant les informations disponibles sur le **benthos**, on a trop peu de données. La série temporelle de benthos commence en 2012 sur MEDITS.

● Effort de Pêche

Les données sur l'activité de pêche dans le Golfe du Lion sont segmentées en plusieurs parties :

- De 2008 à 2018 : un travail fin de reconstitution des séries a été fait par le SIH.

- Avant 2008 : Pour les bateaux ciblant les petits pélagiques, il y a des archives scannées (travail fait par Elizabeth Van Beveren) depuis 1990, et des archives (échantillonnages en criée) en version papier disponibles à Ifremer qui remontent à 1970 (campagnes sardinières). Pour les pêcheries démersales, l'information est disparate et doit être reconstituée, auprès du SIH, des criées, de France Agri-Mer, éventuellement des préfectures.

NB : Beaucoup de bateaux sont inscrits dans la catégorie démersale mais passent en pélagique selon l'abondance des espèces à une période ou une autre de l'année. Les séries de mortalité par pêche de sardine et de merlu pourraient être utilisées pour ventiler entre les deux catégories.

● Capture

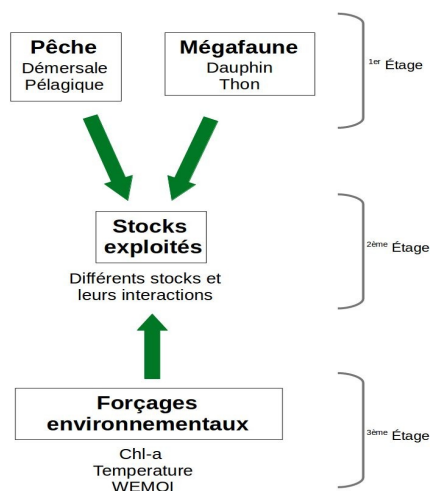
Pour les trois espèces principales de petits pélagiques, des séries longue ont été reconstituées depuis 1865 (travail fait par Elisabeth Van Beveren). En revanche pour les espèces démersales les séries les plus longues disponibles sont celles du rouget et merlu qui commencent à partir de 1998.

NB : Il faut chercher dans les archives de l'Ifremer pour les années ultérieures.

1. Plan pour la mise en place d'un MICE dans le Golfe du Lion

Le modèle MICE proposé par le groupe est un modèle à deux étages, avec forçage : un étage supérieur pour les prédateurs et la pêche, et un étage pour les stocks exploités et les principales

interactions entre eux. Les constituants inférieurs de l'écosystème seront modélisés (productivité, environnement) comme forçages.



● Étage supérieur

Cet étage contient deux compartiments exerçant un contrôle top-down sur les stocks exploités :

- Le compartiment pêche, divisé en deux pêcheries (démersale et pélagique).
- Le compartiment de la mégafaune. Dans ce dernier on retrouve les abondances ponctuelles à des saisons diverses de dauphins et de thons provenant des campagnes de Suivi Aérien de la Mégafaune Marine SAMM.

● Étage intermédiaire

Cet étage va contenir les biomasses des stocks sélectionnés dans le tableau ci-dessous pour leur intérêt commercial, et leur abondance dans le milieu.

Espèces à forte valeur marchande	Espèces abondantes dans les captures
MERLU – ROUGET – SARDINE – ANCHOIS -SOLE – LANGOUSTINE- CREVETTE	TACAUD – CHINCHARD – ELEDONE – ENCORNETS – LOTTE - SPRAT

Pour réduire la complexité du modèle, il faudrait suivre quelques stocks d'intérêts économiques (Ex : sardine et merlu), et regrouper les autres. Plusieurs modalités de regroupement sont possibles. Par exemple les stocks peuvent être regroupés selon leurs niveaux trophiques, selon une dynamique partagée, ou en fonction de leurs caractéristiques écologiques (notamment trophiques : proies et/ou prédateurs similaires).

● Forçages

Pour cet étage il est essentiel de se contenir aux effets environnementaux clefs qui auront un impact considérable sur la dynamique des stocks d'intérêts. Selon les discussions du groupe, l'apport du Rhône (fertilisation, polluant et ses effets potentiels sur le zooplancton) a un effet majeur sur l'écosystème, et serait de loin la variable environnementale la plus importante. Les autres variables pouvant avoir un impact sur la dynamique des stocks seraient: la chlorophylle a, la température, et le WeMOI.

NB : Pour plus de détails sur les équations et la structure du modèle, veuillez consulter le travail fait par Frederic Barraquand : « MICE4LION.pdf », qui se trouve dans le dossier partagé « Workshop séries temporelles Golfe du Lion ».

https://drive.google.com/drive/folders/1RKb9iNaUCt7Xm39yGB3QxB1Z1Yb_l0x7?usp=sharing

RECOMMANDATIONS

1. Il serait préférable et pratique de saisonnaliser le modèle, car (1) les données de capture sont trimestrielles, (2) les abondances des stocks et de la mégafaune sont des données ponctuelles, mais à différentes saisons.
2. L'ajout d'une structuration en taille est envisageable a minima pour permettre le distinguo immature et mature – mais à utiliser avec parcimonie, car cela complexifie le modèle.
3. Pour les modèles MAR, les séries temporelles à notre disposition ne permettent qu'un nombre très réduit de liens entre les différents compartiments. Pour réduire le nombre de liens, il faut chercher les liens les plus forts, et éliminer les autres. Pour identifier plus rigoureusement les interactions biologiques les plus pertinentes, il faut tout d'abord construire une matrice (esp*esp), avec (% Regime alimentaire * biomasse pred) / biomasse proie issue de (Banaru et al., 2013) ou d'autres références. En suite tester les liens entre les stocks un à un avec le test de Granger Causality.
4. Pour réduire au mieux le nombre de variables environnementales, il est important d'abord de tester la corrélation des variables entre elles. En suite, tester ces variables une à une dans un modèle MAR monospécifique, et identifier les variables les plus importantes. Ces effets résultants des modèles MAR peuvent être utilisés comme prior pour le modèle MICE.
5. Question ouverte : de quelle manière pourrait-on envisager d'inclure des effets évolutifs dans ce type de modèle ? Pas envisageable dans un premier temps (il faut se concentrer sur la construction du modèle), à voir une fois la première version terminée.

6. Discuter avec les collègues d'AMURE, Pour réfléchir à comment rajouter la partie économique au modèle. Par exemple convertir les débarquements en argent (a minima : approche NPV, cf. (Lindegren et al., 2009)).

ANNEXES

2. Annexe I. Participants

Nom	e-mail	Institution
Grégoire Certain	Gregoire.certain@ifremer.fr	IFREMER Sète
Cyria Bensebaini	bensebaini.cyria@gmail.com	IFREMER Sète
Jean-Marc Fromentin	Jean.Marc.Fromentin@ifremer.fr	IFREMER Sète
Guillaume Feuilloley	Guillaume.Feuilloley@ifremer.fr	IFREMER Sète
Quentin Schull	quentin.schull@ifremer.fr	IFREMER Sète
Tarek Hattab	Tarek.Hattab@ifremer.fr	IFREMER Sète
Anais Beauvieux	anais.beauvieux@gmail.com	IFREMER Sète
Frederic Barraquand	frederic.barraquand@u-bordeaux.fr	Institut de Mathématiques de Bordeaux
Clair Saraux	Claire.saraux@iphc.cnrs.fr	IPHC- CNRS Strasbourg
Quentin Queiros	quentin.queiros@ifremer.fr	IFREMER Sète
Norbert Billet	norbert.billet@ifremer.fr	IFREMER Sète

3. **Annexe II.** Liste des espèces démersales pour lesquelles les données d'abondance, de biomasse, et de condition corporelle sont disponibles.

Abondance et biomasse	Condition corporelle
<i>Anthropomorphiste foliacea</i>	
<i>Aristeus antennatus</i>	
<i>Chelidonichthys cuculus</i>	
<i>Citharus linguatula</i>	<i>Citharus linguatula</i>
<i>Eledone cirrhosa</i>	<i>Eledone cirrhosa</i>
<i>Eledone moschata</i>	
<i>Eutrigla gurnardus</i>	<i>Eutrigla gurnardus</i>
<i>Galeus melastomus</i>	
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
<i>Illex coindetii</i>	<i>Illex coindetii</i>
<i>Lepidorhombus boscii</i>	<i>Lepidorhombus boscii</i>
<i>Loligo vulgaris</i>	
<i>Lophius budegassa</i>	<i>Lophius budegassa</i>
<i>Lophius piscatorius</i>	<i>Lophius piscatorius</i>
<i>Merluccius merluccius</i>	<i>Merluccius merluccius</i>
<i>Micromesistius poutassou</i>	<i>Micromesistius poutassou</i>
<i>Mullus barbatus barbatus</i>	<i>Mullus barbatus barbatus</i>
<i>Mullus surmuletus</i>	<i>Mullus surmuletus</i>

Abondance et biomasse	Condition corporelle
<i>Nephrops norvegicus</i>	<i>Nephrops norvegicus</i>
<i>Octopus vulgaris</i>	<i>Octopus vulgaris</i>
<i>Pagellus acarne</i>	<i>Pagellus acarne</i>
<i>Pagellus bogaraveo</i>	<i>Pagellus bogaraveo</i>
<i>Pagellus erythrinus</i>	<i>Pagellus erythrinus</i>
<i>Parapenaeus longirostris</i>	
<i>Phycis blennoides</i>	<i>Phycis blennoides</i>
<i>Raja clavata</i>	
<i>Scylliorhinus canicula</i>	
<i>Solea solea</i>	
<i>Spicara smaris</i>	
<i>Trachurus mediterraneus</i>	<i>Trachurus mediterraneus</i>
<i>Trachurus trachurus</i>	<i>Trachurus trachurus</i>
<i>Trigloporus lastoviza</i>	
<i>Trisopterus capelanus</i>	<i>Trisopterus capelanus</i>
<i>Zeus faber</i>	<i>Zeus faber</i>

ANNEXE III. RÉFÉRENCES

- Agostini, V. N., and A. Bakun. 2002. "Ocean Triads' in the Mediterranean Sea: Physical Mechanisms Potentially Structuring Reproductive Habitat Suitability (with Example Application to European Anchovy, *Engraulis encrasicolus*)." *Fisheries Oceanography* 11(3):129–42.
- Banaru, D., C. Mellon-Duval, D. Roos, J. L. Bigot, A. Souplet, A. Jadaud, P. Beaubrun, and J. M. Fromentin. 2013. "Trophic Structure in the Gulf of Lions Marine Ecosystem (North-Western Mediterranean Sea) and Fishing Impacts." *Journal of Marine Systems* 111:45–68.
- Banaru, Daniela, Frederic Diaz, Philippe Verley, Rose Campbell, Jonathan Navarro, Christophe Yohia, Ricardo Oliveros-Ramos, Capucine Mellon-Duval, and Yunne-Jai Shin. 2019. "Implementation of an End-to-End Model of the Gulf of Lions Ecosystem (NW Mediterranean Sea). I. Parameterization, Calibration and Evaluation." *Ecological Modelling* 401:1–19.
- Barange, M., T. Bahri, M. C. .. Beveridge, K. .. Cochrane, S. Funge-Smith, and F. Poulain. 2018. *Impacts of Climate Change on Fisheries and Aquaculture: Synthesis of Current Knowledge, Adaptation and Mitigation Options*. 627th ed. Rome: FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No.
- Diaz, Frederic, Daniela Banaru, Philippe Verley, and Yunne-Jai Shin. 2019. "Implementation of an End-to-End Model of the Gulf of Lions Ecosystem (NW Mediterranean Sea). II. Investigating the Effects of High Trophic Levels on Nutrients and Plankton Dynamics and Associated Feedbacks." *Ecological Modelling* 405:51–68.

- FAO. 2018. *STATE OF MEDITERRANEAN AND BLACK SEA FISHERIES 2018*. Rome: General Fisheries Commission for the Mediterranean.
- Fromentin, J. M., B. Planque, and O. Thébaud. 2007. *L'approche Écosystémique Des Pêche : Quelles Priorités Pour La Recherche ?* Rapport Ifremer.
- Garcia, S. M., A. Zerbi, C. Aliaume, T. Do Chi, and G. Lasserre. 2003. *The Ecosystem Approach to Fisheries: Issues, Terminology, Principles, Institutional Foundations, Implementation and Outlook*. Food & Agriculture Org.
- Herrmann, Marine, Pierre-Amael Auger, Caroline Ulses, and Claude Estournel. 2017. "Long-Term Monitoring of Ocean Deep Convection Using Multisensors Altimetry and Ocean Color Satellite Data." *Journal of Geophysical Research-Oceans* 122(2):1457–75.
- Hu, Z. Y., A. M. Doglioli, A. A. Petrenko, P. Marsaleix, and I. Dekeyser. 2009. "Numerical Simulations of Eddies in the Gulf of Lion (Vol 28, Pg 203, 2009)." *Ocean Modelling* 30(2–3):240–240.
- Lindegren, Martin, Christian Möllmann, Anders Nielsen, and Nils C. Stenseth. 2009. "Preventing the Collapse of the Baltic Cod Stock through an Ecosystem-Based Management Approach." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(34):14722–27.
- Millot, Claude. 1982. "Analysis of Upwelling in the Gulf of Lions." Pp. 143–53 in *Elsevier Oceanography Series*. Vol. 34, *Hydrodynamics of Semi-Enclosed Seas*, edited by J. C. J. Nihoul. Elsevier.
- Millot, Claude. 1990. "The Gulf of Lions' Hydrodynamics." *Continental Shelf Research* 10(9–11):885–94.
- Petrenko, Anne, Yann Leredde, and Patrick Marsaleix. 2005. "Circulation in a Stratified and Wind-Forced Gulf of Lions, NW Mediterranean Sea: In Situ and Modeling Data." *Continental Shelf Research* 25(1):7–27.
- Plaganyi, Eva E., Andre E. Punt, Richard Hillary, Elisabetta B. Morello, Olivier Thebaud, Trevor Hutton, Richard D. Pillans, James T. Thorson, Elizabeth A. Fulton, Anthony D. M. Smith, Franz Smith, Peter Bayliss, Michael Haywood, Vincent Lyne, and Peter C. Rothlisberg. 2014. "Multispecies Fisheries Management and Conservation: Tactical Applications Using Models of Intermediate Complexity." *Fish and Fisheries* 15(1):1–22.
- Shin, Y., M. Peck, B. Ernande, W. Cheung, and M. Quaas. 2019. "SOMBEE : Scenarios of Marine Biodiversity Ans Evolution under Exploitation and Climate Change."
- UE. 2019. *Regulation (EU) 2019/1022 of the European Parliament and of the Council Establishment a Multiannual Plan for the Fisheries Exploiting Demersal Stocks in the Western Mediterranean Sea and Amending Regulation (EU) No 508/2014*. European Commission.
- WGSAD. 2018. "Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD) | General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM) | Food and

Agriculture Organization of the United Nations.” Retrieved August 27, 2019
(<http://www.fao.org/gfcm/reports/technical-meetings/detail/en/c/1190238/>).