

L'impact de l'hypoxie sur les communautés de poissons de la mer Baltique

Juliette SURJUS



Aix-Marseille Université

Master Sciences de la Mer

Parcours Océanographie Biologique et Ecologie Marine

Sous la direction de Dr. Carlos J. Melian (EAWAG, ETH-Domain)

Structure d'accueil : EAWAG

Août 2024

Table des matières

Remerciements.....	2
1. Introduction.....	3
2. Matériel et Méthodes.....	4
2.1. L'oxygène en Mer baltique.....	4
2.2. Espèce étudiées.....	5
2.3. Sources des données utilisées.....	5
2.4. Biais spatio-temporels.....	6
2.4.1. Biais spatial.....	6
2.4.2. Biais temporel.....	6
2.5. Préparation des données.....	6
2.5.1. ICES.....	6
2.5.2. Moyenne annuelle.....	7
2.5.3. Oxygène – Zone de Concentration.....	8
2.6. Sélection des paramètres étudiés.....	10
2.7. Probabilités.....	11
3. Résultats.....	11
3.1. Dynamique temporelle de l'hypoxie.....	11
3.2. Biomasse.....	13
3.2.1. Cabillaud.....	13
3.2.2. Flet.....	14
3.3. Abondance.....	15
3.4. Probabilités.....	16
3.4.1. Cabillaud.....	16
3.4.2. Flet.....	18
3.4.3. Hareng.....	19
3.4.4. Sprat.....	21
4. Discussion.....	23
4.1. Hypoxie.....	23
4.2. Succès de reproduction.....	23
4.3. Limites de l'étude.....	26
4.3.1. Pêche.....	26
4.3.2. Complexité du système.....	27
5. Conclusion.....	28
6. Bibliographie.....	30
7. Annexes.....	32
8. Résumé.....	34
9. Abstract.....	34

Remerciements

Je remercie les nombreuses personnes qui m'ont permis de compléter mon rapport de stage.

En premier lieu, mes remerciements vont à Dr. Carlos J. Melián à EAWAG, ETH-Domain, Suisse, pour la confiance qu'il m'a accordée en m'accueillant au sein de son équipe de recherche dans le département "Fish Ecology and Evolution", et en me confiant la réalisation de la présente étude dans le cadre de mon stage de fin de master; également pour tout le temps qu'il m'a consacré pour répondre à chacune de mes questions depuis la collecte des données, le nettoyage et l'analyse préliminaire jusqu'aux simulations et à l'inférence des données et de la théorie.

Merci à EAWAG pour le soutien financier apporté au cours de mon stage. Merci également à mon équipe suisse, Tara Behnsen et Beatriz Ribeiro de Castro, pour leur soutien émotionnel indéfectible, ainsi qu'à toutes les personnes avec qui j'ai pu échanger au sein d'EAWAG.

Je remercie également Dr. Marco Scotti à GEOMAR, Allemagne, auprès de qui j'ai effectué mon premier stage à l'étranger et qui m'a motivé à poursuivre mes recherches dans le domaine de l'écologie marine et m'a encouragé à élargir mon réseau scientifique international naissant.

Un merci tout particulier à mes superviseurs, Prof. Dr. Jean-Christophe Poggiale, Prof. Dr. David Nerini et Prof. Dr. Mathias Gauduchon, à Aix-Marseille Université à Luminy, pour leurs encouragements et leur soutien continu; ainsi qu'aux personnes qui m'ont accompagné pendant mes études, en particulier mon équipe de modélisation, notamment Maëlle Duband et Maxine Pruvôt, à Aix-Marseille Université, pour tous nos échanges qui m'ont permis d'acquérir de nouvelles compétences et pour m'avoir épaulée dans les moments difficiles de la rédaction de ce rapport.

Enfin, je souhaite remercier chaleureusement l'ensemble du corps professoral de l'Institut OSU Pythéas de Luminy pour leur bienveillance.

1. Introduction

Au cours de l'Holocène, l'hypoxie s'est produite de manière intermittente dans la mer Baltique, sans forçage d'origine humaine. Cependant, l'expansion récente de la zone hypoxique, passant de moins de 10 000 km² avant 1950 à 60 000 km² depuis 2000, est principalement due à l'augmentation des apports de nutriments d'origine anthropique provenant de la terre et de l'atmosphère (Conley et al., 2009; Carstensen et al., 2014). La situation de l'oxygène dans la mer Baltique est devenue de plus en plus problématique puisque d'importants apports en nutriments au fil du temps, notamment entre les années 1950 et la fin des années 1980, entraînent une eutrophisation croissante avec des symptômes de plus en plus graves pour l'écosystème de la mer Baltique. Plus la quantité de matière organique est élevée dans les eaux profondes, plus l'oxygène est consommé, jusqu'à atteindre le stade de l'hypoxie (manque d'oxygène), et dans les cas les plus graves, un épuisement complet de l'oxygène, l'anoxie. L'anoxie est l'état dans lequel tout l'oxygène a été consommé par les processus microbiens et où il n'y a plus d'oxygène dans l'eau. Si l'eau reste anoxique pendant une période prolongée, il se forme du sulfure d'hydrogène (H_2S), qui est toxique pour toutes les espèces marines supérieures. Seuls les bactéries et les champignons peuvent survivre dans un environnement aquatique totalement dépourvu d'oxygène (Hansson & Viktorsson, 2023).

De nombreuses études ont montré que la perte de condition corporelle chez les prédateurs marins exploités était une conséquence de l'hypoxie (Casini et al., 2016, Reusch et al., 2018). Cependant, le lien entre la concentration en oxygène et la présence de prédateurs dans le paysage marin n'est pas encore bien compris. Les individus des différentes espèces de prédateurs évitent-ils les faibles concentrations d'oxygène ? Si tel est le cas, quelles sont les espèces qui évitent le plus la faible concentration d'oxygène ?

Cette étude s'inscrit dans la continuité des travaux de recherches de Michele Casini ainsi que dans le cadre d'un projet de recherche plus global ayant pour objectif l'étude de la dégradation environnementale multivariée en mer Baltique (Casini et al., 2016).

La présente étude se concentre uniquement sur l'évolution et l'expansion de la zone hypoxique Baltique et sur son impact potentiel sur le comportement et les populations de quatre espèces de prédateurs de la région, le cabillaud (*Gadus morhua* (Linnaeus, 1758)), le flet (*Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758)), le hareng (*Clupea harengus* (Linnaeus, 1758)) et le sprat (*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758)). L'analyse de la tendance spatio-temporelle de la concentration en oxygène a été réalisée dans le but de comparer la fréquence observée et la fréquence attendue des individus échantillonnés de ces quatre espèces de prédateurs, le long d'un gradient d'oxygène. Par conséquent, il est possible de distinguer la force de la préférence ou de l'évitement des prédateurs pour l'hypoxie. Par exemple, si les individus échantillonnés d'une espèce donnée sont observés avec une fréquence plus élevée que l'attente théorique dans la zone très hypoxique, il pourrait y avoir une préférence pour l'hypoxie.

Finalement, la préférence des individus et des populations pour les habitats dépendra d'autres perturbations, telles que les interactions avec d'autres individus et espèces, la température, la charge en nutriments et la pêche, dont la combinaison produira une estimation plus précise du comportement de recherche des prédateurs dans des communautés écologiques complexes.

2. Matériel et Méthodes

2.1. L'oxygène en Mer baltique

Dans cette étude, l'hypoxie, soit le déficit en oxygène, a été définie selon deux concentrations en oxygène, $[O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$ (hypoxie globale) et $[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$ (hypoxie intense pouvant s'apparenter à de l'anoxie, soit l'absence totale d'oxygène).

La mer Baltique est une mer intracontinentale et intérieure avec comme seule connexion à la mer du Nord, le détroit danois. Les échanges d'eaux entre ces deux mers sont limités par la topographie du détroit peu profond (deux seuils à 8 et 15 m) alors que le fond marin baltique est composé de différents bassins profonds (jusqu'à 450 m) (Carstensen & Conley, 2019). Ainsi, le renouvellement des eaux profondes est compliqué et donc peu fréquent et ne se produit que lors d'épisodes venteux spécifiques, entraînant l'eau salée de force à travers le détroit. Une forte et stable

halocline est donc présente annuellement en mer Baltique, compliquant le mélange vertical de dioxygène, favorisant ainsi l'hypoxie.

En mer Baltique, l'hypoxie n'évolue pas de la même manière selon qu'elle est caractérisée près des côtes ou en pleine mer. Alors qu'elle est permanente en mer Baltique centrale (Carstensen & Conley, 2019), son développement près des côtes y est considérablement plus dynamique, allant de plusieurs jours à quelques mois (Conley et al. 2011).

2.2. Espèce étudiées

Quatres espèces de prédateurs en mer Baltique sont étudiées, le cabillaud (*Gadus morhua* (Linnaeus, 1758)), le flet (*Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758)), le hareng (*Clupea harengus* (Linnaeus, 1758)) et le sprat (*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758)).

Les proies du cabillaud et du flet sont également étudiées à travers l'analyse de la masse des proies de ces espèces obtenue grâce au contenu stomacal de ces deux espèces. (Annexe 2)

Certaines de ces espèces sont directement connectées, puisque le cabillaud à l'état d'œuf ou larvaire est la proie des sprats et des harengs, avant de devenir leur prédateur à l'état adulte.

2.3. Sources des données utilisées

La présente étude repose sur les données de différents projets et différents groupes. Les données relatives aux régimes alimentaires et aux abondances ont été collectées au cours du développement de la subvention n° 2018-00775 à Michele Casini : « Fish in-teractions in the marine benthic habitat : a knowledge gap in Baltic Sea fish ecology and multispecies fisheries management » (Swedish Research Council Formas).

Une partie des données provient des programmes de surveillance à long terme des poissons et de l'hydrologie et de la collecte de données au département des ressources aquatiques de l'université suédoise des sciences agricoles (SLU, anciennement Office national suédois de la pêche) et à l'Institut suédois de météorologie et d'hydrologie. Les séries temporelles de la profondeur pour la

concentration en oxygène ont été construites par l'Institut météorologique et hydrologique suédois (SMHI) en utilisant des données brutes extraites de l'ensemble de données du ICES sur l'hydrographie des océans (ICES ; <http://www.ices.dk>, dernier accès : 21/01/2020).

2.4. Biais spatio-temporels

En raison de biais d'échantillonnage spatio-temporels, toutes les figures contiennent des plages d'axes données par les échantillonnages spatiaux temporels spécifiques analysés. Par conséquent, les valeurs statistiques présentées dans chaque figure sont calculées en fonction de chaque sous-ensemble spécifique d'échantillonnages.

2.4.1. Biais spatial

Le biais spatial des données sur la concentration hypoxique, l'abondance des poissons et leur régime alimentaire montre un nombre hétérogène de sites d'échantillonnage. La concentration d'oxygène représentait un total de 572 sites, les données d'abondance pour le sprat et le hareng ont été obtenues à partir de 141 sites, et le flet et le cabillaud ont été séquencés sur un ensemble de 19 sites. Les données stomacales du cabillaud et du flet ont été échantillonnées sur 17 sites différents. Ainsi, pour chaque espèce, les résultats sont mis en parallèle avec les valeurs d'oxygène correspondant aux données d'oxygène de la zone d'échantillonnage de chaque espèce.

2.4.2. Biais temporel

Le biais d'échantillonnage temporel était également très hétérogène pour les prédateurs analysés, allant de 32 ans (1986 à 2017) pour les données stomacales du cabillaud, 29 ans (1991 à 2019) pour les données d'abondance du sprat et du hareng, 6 ans (2013 à 2018) pour les données du cabillaud et du flet, à 3 ans (2015 à 2017) pour les données stomacales du flet.

2.5. Préparation des données

2.5.1. ICES

Le Nord-Est de l'Atlantique, incluant la mer Baltique, a été séquencé lors du 1974 Statutory Meeting, de manière à codifier uniformément la zone. Le système de

codage de rectangle statistique de l'ICES (International Council for the Exploration of the Sea) permet ainsi d'associer un code à un quadrilatère (ICES, 1977).

L'ensemble des données étudiées est codé dans ce système. Pour réaliser les cartographies, il a été nécessaire de convertir ces codes en longitude et latitude.

Les lignes latitudinales sont codées par deux chiffres, de la limite sud 01, soit la latitude 36°00'N, à la limite nord 99, soit la latitude 85°30'N. Chaque unité correspondant à 30'.

Les colonnes longitudinales sont codées par une lettre et un chiffre, de A0, soit la longitude 44°00'O, à M8, soit la longitude 68°30'E. La lettre correspond à la dizaine de degré (Tableau 1) et le chiffre à l'unité de degré. La lettre I est omise du code.

Tableau 1 : Conversion des colonnes longitudinales des rectangles ICES en coordonnées géographiques.

Colonne longitudinale des rectangles ICES	Coordonnées
A	44°W - 40°W
B	40°W - 30°W
C	30°W - 20°W
D	20°W - 10°W
E	10°W - 0°
F	0° - 10°E
G	10°E - 20°E
H	20°E - 30°E
J	30°E - 40°E
K	40°E - 50°E
L	50°E - 60°E
M	60°E - 68°30'E (M8)

2.5.2. Moyenne annuelle

Deux cadres spatio-temporels ont été établis, l'un comprenant une valeur annuelle associée à chaque rectangle ICES, l'autre comprenant une unique valeur annuelle.

Les jeux de données pour lesquels l'échelle temporelle était bi-annuelle ont été moyennés empiriquement de manière à obtenir une seule valeur annuelle par rectangle ICES, de même pour obtenir une unique valeur annuelle. Cela dans l'objectif de comparer les données selon le même cadre spatio-temporel.

2.5.3. Oxygène – Zone de Concentration

Les données d'oxygène étudiées informent sur la valeur de l'aire et du volume de la zone hypoxique (incluant la zone très hypoxique) ($[O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$) et de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$), au sein de chaque rectangle ICES, pour chaque année.

Dans le but de réaliser une carte annuelle de l'aire (respectivement du volume) des zones modérément hypoxiques ($1 \text{ ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$) et très hypoxiques ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$), lorsque la surface (respectivement le volume) de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$) est positive, cette zone est considérée très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$). Lorsque la surface (respectivement le volume) de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$) est nulle, et que la surface (respectivement le volume) de la zone hypoxique ($[O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$) est positive, cette zone est considérée modérément hypoxique ($1 \text{ ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$). Enfin lorsque la surface (respectivement le volume) de la zone hypoxique ($[O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$) est nulle, cette zone est considérée non hypoxique.

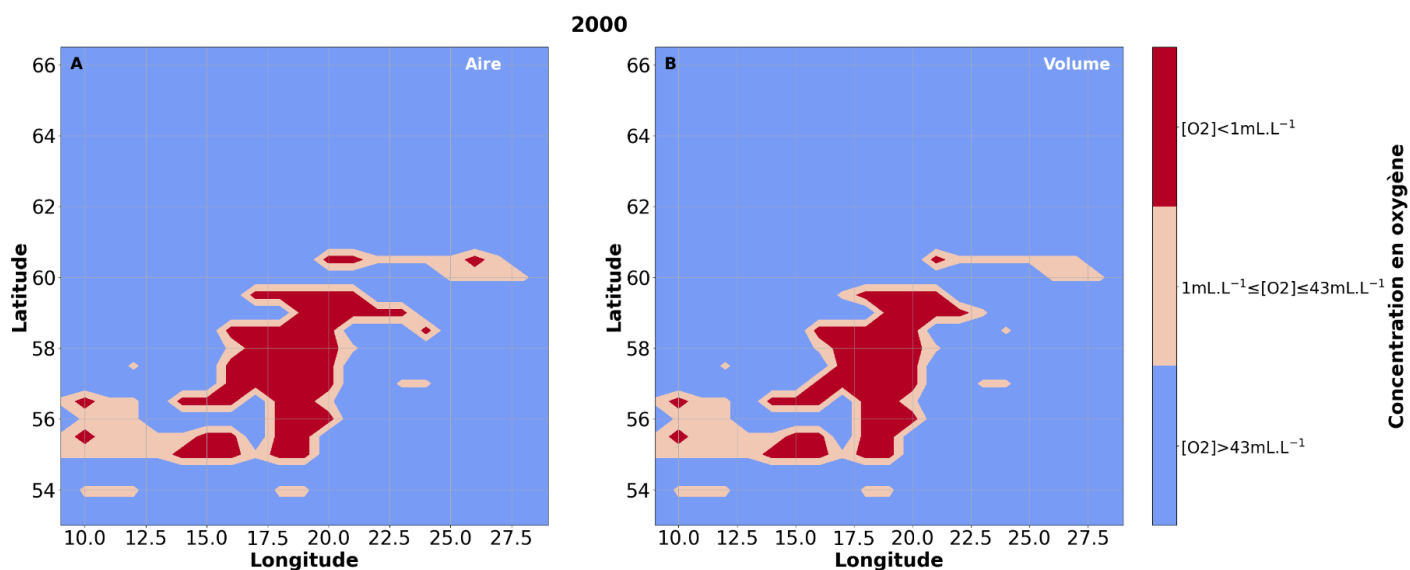


Figure 1 : Étendue des zones modérément hypoxique (beige, $1 \text{ mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ mL.L}^{-1}$) et très hypoxique (rouge, $[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$) selon les données de surface (A) ou de volume (B) en mer Baltique en 2000.

Puisque les zones d'échantillonnage des espèces ne sont pas toujours similaires entre espèces, il est nécessaire d'établir les différentes zones d'études, et de comparer les résultats obtenus pour chaque espèce aux valeurs d'oxygène de la zone d'études propre à l'espèce. Dans la présente étude, le cabillaud et le flet ont été échantillonnés dans la même zone (Figure 2); de même pour le hareng et le sprat (Figure 3).



Figure 2 : Étendue des zones modérément hypoxique (beige, $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$) et très hypoxique (rouge, $[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$) selon les données de surface (A) ou de volume (B) en mer Baltique en 2000 pour la zone d'échantillonnage du cabillaud et du flet.

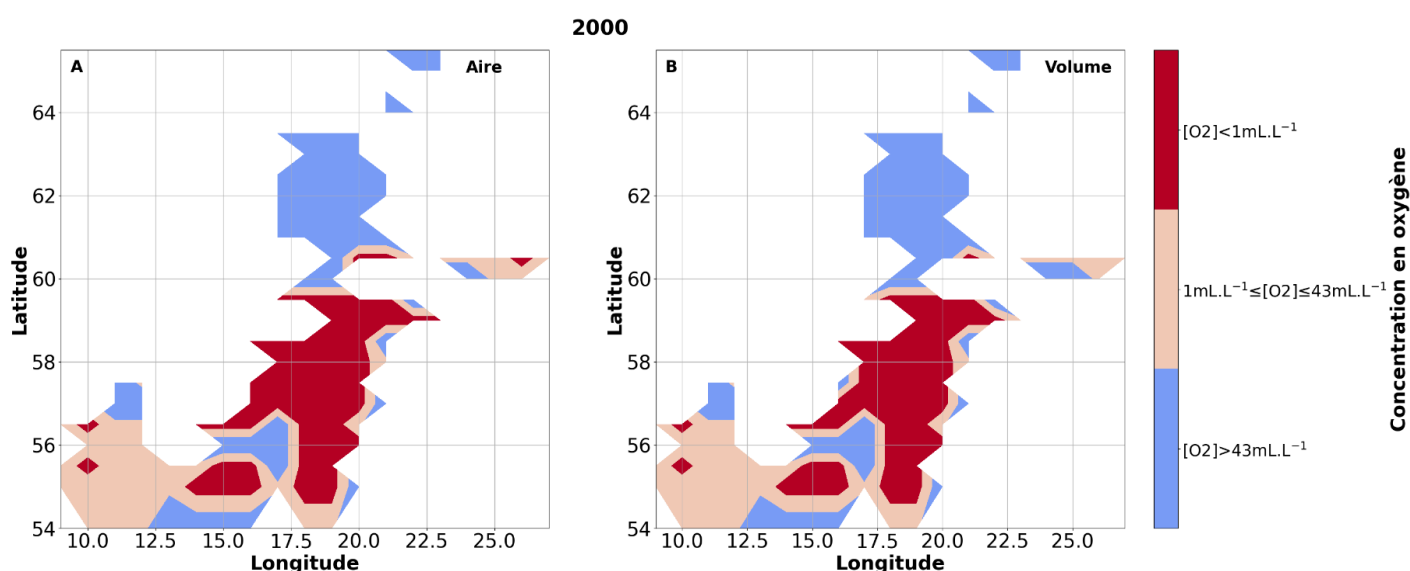


Figure 3 : Étendue des zones modérément hypoxique (beige, $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$) et très hypoxique (rouge, $[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$) selon les données de surface (A) ou de volume (B) en mer Baltique en 2000 pour la zone d'échantillonnage du hareng et du sprat.

2.6. Sélection des paramètres étudiés

Une espèce impactée par l'hypoxie verrait sa condition corporelle diminuée, ainsi, afin de caractériser le potentiel impact de l'hypoxie sur les espèces étudiées (et leurs proies), le suivi de la masse ou de l'abondance des espèces a été réalisé. Le suivi de la condition corporelle des cabillauds et des flets a été réalisé au travers du suivi de masse corporelle, ainsi que celle de leurs proies, alors que celui des harengs et des sprats l'a été au travers du suivi de l'abondance des individus. Pour ces deux espèces, l'abondance a été mesurée pour dix différentes classes d'âge, une classe d'âge par année en 0 et 7 ans, une classe d'âge pour les individus âgés de plus de 8 ans (Âge 8+) et une dernière regroupant les individus âgés de plus d'un an (Âge 1+).

2.7. Probabilités

Afin de caractériser un potentiel impact de l'expansion et/ou de l'intensification de l'hypoxie en mer Baltique sur les populations de poissons étudiées et leur répartition, les données empiriques ont été comparées à des résultats théoriques. Ainsi, pour chaque espèce, la position de chaque individu a été associée à une concentration en oxygène ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$, $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$ ou $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$). De cette manière, il est possible de calculer la probabilité empirique, P_E (relation (1)), pour un individu d'être échantillonné dans chacune des zones, cela pour chacune des années.

$$P_E = \frac{\text{nombre d'individus dans la zone de concentration considérée pour l'année considérée}}{\text{nombre total d'individus échantillonnés pour l'année considérée}} \quad (1)$$

Ces résultats sont comparés aux résultats théoriques obtenus si les individus de chaque espèce n'étaient pas influencés par l'hypoxie, suivant ainsi un mouvement brownien, P_T (relation (2)). Les individus seraient alors répartis de manière homogène et ce malgré la zone hypoxique.

$$P_T = \frac{\text{surface de la zone de concentration considérée pour l'année considérée}}{\text{surface totale de la zone d'échantillonnage pour l'année considérée}} \quad (2)$$

La surface et le volume de la zone hypoxique évoluant de manière similaire (Figure 2), le calcul des probabilités n'a été réalisé qu'à partir des données de surface.

3. Résultats

3.1. Dynamique temporelle de l'hypoxie

L'évolution temporelle des deux concentrations en oxygène suit une augmentation globale. La surface et le volume des zones hypoxique ($[O_2] < 43\text{ml.L}^{-1}$) et très hypoxique ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$) évoluent de manière similaire entre 1979 et 2018 (Figure 4). En effet, la surface et le volume de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$) décroissent de 1979 à 1993 (Figure 4A, surface) ou 1995 (Figure 4B, volume), avant de croître depuis ces dates jusqu'à atteindre un plateau fluctuant à partir de 2001 (surface) ou 1999 (volume). La surface et le volume de la zone

hypoxique ($[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$) connaissent des extrêmes de fluctuations moindres que pour la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$), bien qu'évoluant de manière similaire. Toutefois, l'état de plateau ne semble pas être atteint pour la surface et le volume de la zone hypoxique ($[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$), l'évolution de ces paramètres apparaît, traduisant une expansion de la zone continueuse depuis 1993. Cet accroissement continu traduit un bouleversement dans la zone.

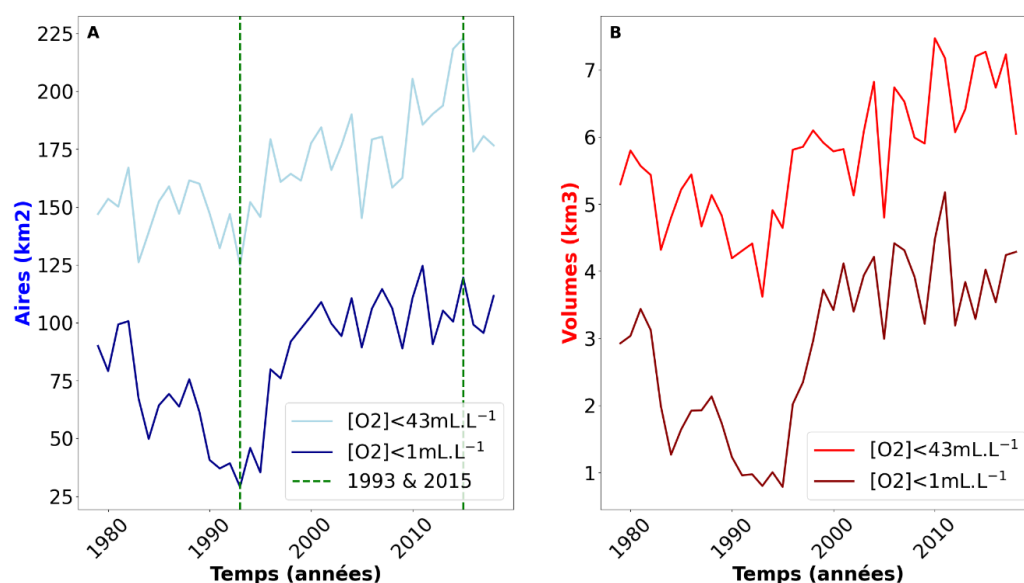


Figure 4 : Evolution temporelle de la surface (A) et du volume (B) de la zone hypoxique baltique pour deux concentrations d'oxygène, $[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$ (bleu foncé (A), rouge foncé (B)) et $[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$ (bleu clair (A) et rouge (B)).

Dans la suite de l'étude, les résultats relatifs aux espèces étudiées ont été comparés aux données de surface de l'oxygène.

A partir des données de surface, l'hypoxie minimale, soit la surface de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$) la plus faible, est observée pour l'année 1993 (Figure 5A) et l'hypoxie maximale, soit la surface de la zone hypoxique ($[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$) la plus forte, est observée pour l'année 2015 (Figure 5B). La répartition de l'hypoxie

maximale s'étend autour de celle de l'hypoxie minimale et s'y superpose (Figure 5), traduisant ainsi l'intensification de l'hypoxie en plus de 20 ans.

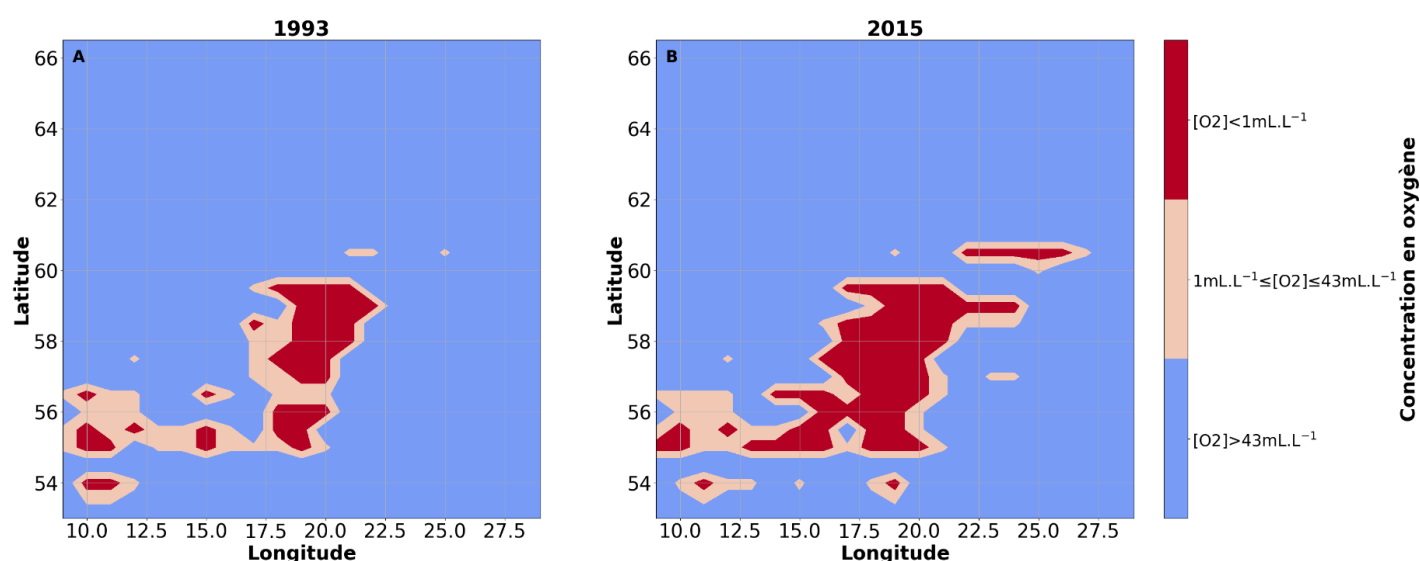


Figure 5 : Étendue des zones modérément hypoxique (beige, $1\text{mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{mL.L}^{-1}$) et très hypoxique (rouge, $[O_2] < 1\text{mL.L}^{-1}$) en mer Baltique selon les données de surface pour l'année 1993 (A, hypoxie moyenne minimale) et 2015 (B, hypoxie moyenne maximale).

3.2. Biomasse

3.2.1. Cabillaud

Les masses moyenne et médiane du cabillaud (Figure 6A) et celles de ses proies (Figure 6B) semblent suivre la même tendance, d'abord croissantes entre 2006 et 2010 puis décroissantes jusqu'en 2017. Ces dynamiques semblent donc corrélées, impactées par le même phénomène ou par une relation de causalité (la masse des proies diminue ce qui pourrait engendrer une diminution de la masse des prédateurs). En parallèle, la surface de la zone hypoxique ($[O_2] < 43\text{mL.L}^{-1}$) où les cabillauds ont été échantillonnés (Figure 2) fluctue puisqu'elle décroît de 2006 à 2007, augmente jusqu'en 2011, décroît à nouveau jusqu'en 2015, avant d'augmenter à partir de cette année. La surface de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1\text{mL.L}^{-1}$) décroît également entre 2006 et 2007 et fluctue légèrement jusqu'en 2016, avant d'augmenter à partir de cette année. Au cours de cette période, la surface de la zone

hypoxique ($[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$) s'étend et se restreint alors que la surface de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$) ne fluctue que très peu entre 2007 et 2016. Ainsi, dans la zone d'échantillonnage du cabillaud (Figure 2), l'hypoxie s'étend mais ne s'intensifie que très peu sur la période étudiée. L'évolution fluctuante des masses de cabillaud et de ses proies semble survenir en réponse aux changements de surface de la zone hypoxique.

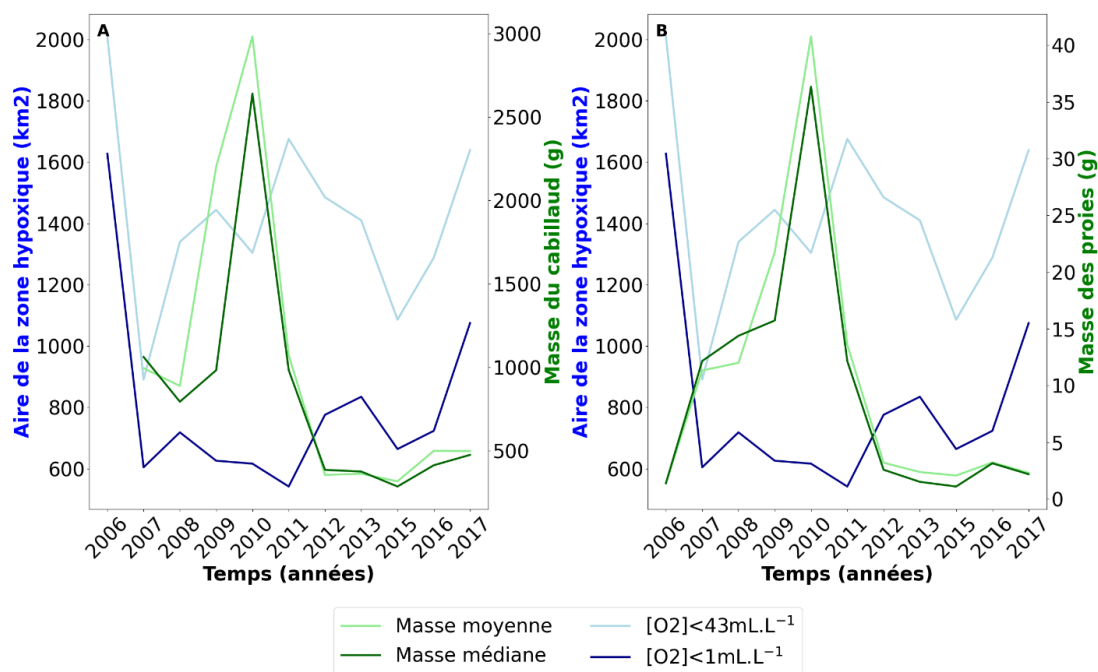


Figure 6 : Evolution temporelle de la masse moyenne du cabillaud (A, moyenne, vert clair, et médiane, vert foncé), de la masse moyenne de ses proies (B, moyenne, vert clair et médiane, vert foncé) et de la surface de la zone hypoxique pour deux concentrations d'oxygène $[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$ (bleu foncé, A et B) et $[O_2] < 43 \text{ ml.L}^{-1}$ (bleu clair, A et B).

3.2.2. Flet

Pour les années échantillonnées, la tendance entre la biomasse du flet et la biomasse de ses proies est corrélée dans la direction opposée. Alors que la biomasse du flet est en corrélation positive avec l'augmentation de la surface et du volume hypoxiques (Figure 7A), la corrélation est négative pour la biomasse des proies du flet. Le contenu stomacal du flet n'ayant été analysé que sur trois années

(2015, 2016, 2017), il est compliqué d'étudier de potentiels résultats à partir de ces données.

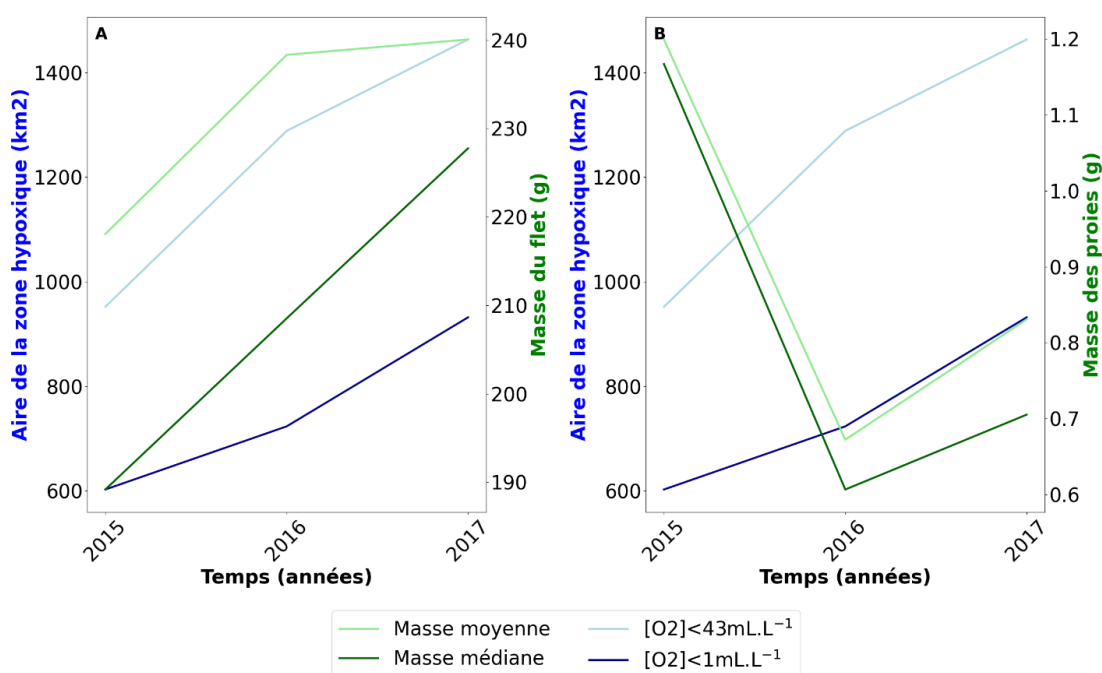


Figure 7 : Evolution temporelle de la masse moyenne du flet (A, moyenne, vert clair, et médiane, vert foncé), de la masse moyenne de ses proies (B, moyenne, vert clair et médiane, vert foncé) et de la surface de la zone hypoxique pour deux concentrations d'oxygène $[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$ (bleu foncé, A et B) et $[O_2] < 43 \text{ mL.L}^{-1}$ (bleu clair, A et B).

3.3. Abondance

Entre 1990 et 2018, les surfaces de la zone hypoxique ($[O_2] < 43 \text{ mL.L}^{-1}$) et de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$) où les harengs et les sprats ont été échantillonnés (Figure 3) suivent une tendance croissante. L'hypoxie dans la région de séquençage des sprats et des harengs est ainsi de plus en plus étendue et de plus en plus intense. Un fort accroissement de la surface de la zone très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$) entre 1995 et 2000 est notamment observable, ce qui témoigne d'un possible événement impactant dans la région. Les abondances des harengs (Figure 8A) et des sprats (Figure 8B) ne suivent pas la même évolution entre 1990 et 2018. Alors que l'abondance des harengs pour la classe d'âge 1+ semble décroître

entre 1990 et 1999 puis augmenter jusqu'en 2018, celle des sprats pour la même classe d'âge suit une tendance décroissante bien que très fluctuante puisqu'entre 1994 et 1997 puis 2003 et 2006, l'abondance des sprats connaît deux fortes augmentations. Ainsi, les harengs apparaissent favorisés par l'hypoxie, puisque leur abondance croît en parallèle de l'expansion et de l'intensification de l'hypoxie dans la zone; contrairement aux sprats, pour lesquels l'abondance tend à décroître.

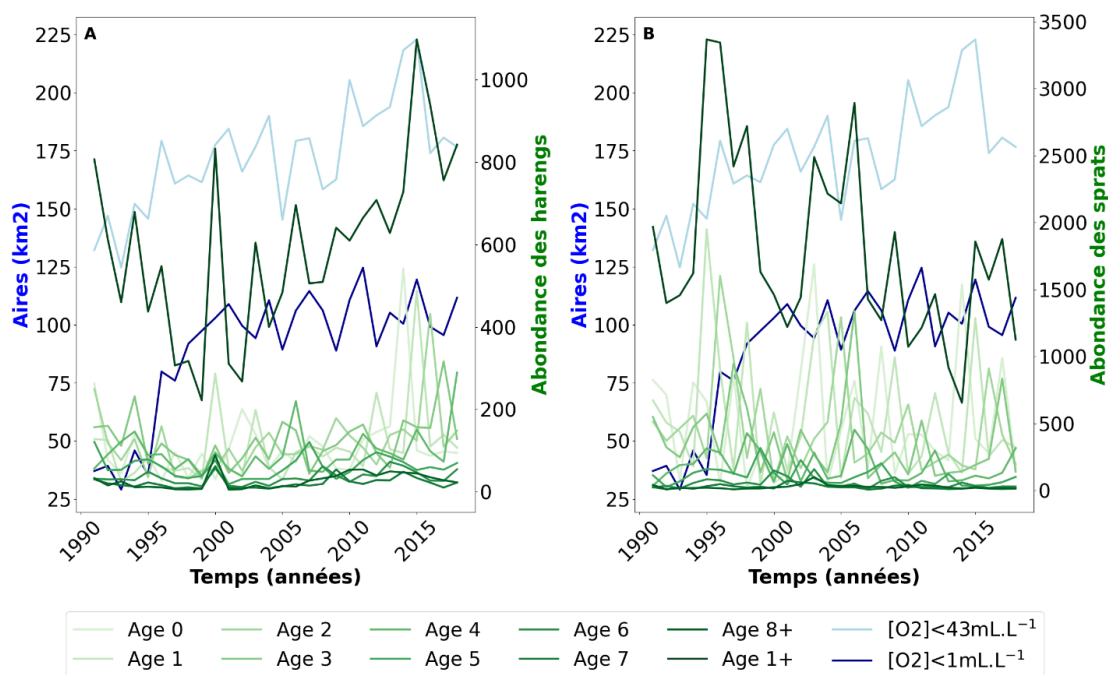


Figure 8 : Evolution temporelle de l'abondance du hareng (A) et du sprat (B) pour dix classes d'âge (gradient vert, A et B) et la surface de la zone hypoxique pour deux concentrations d'oxygène $[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$ (bleu foncé, A et B) et $[O_2] < 43 \text{ mL.L}^{-1}$ (bleu clair, A et B).

3.4. Probabilités

3.4.1. Cabillaud

Selon les équations (1) et (2) (section 2.6 Probabilités), les attentes empiriques et théoriques pour qu'un individu de cabillaud soit échantillonné dans chacune des zones de concentration ($[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$, $1 \text{ mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ mL.L}^{-1}$, $[O_2] > 43 \text{ mL.L}^{-1}$) ont été estimées. Les probabilités empiriques et théoriques sont substantiellement similaires pour l'année 2015 (Figure 9A) et pour l'ensemble de la

période d'échantillonnage (Figure 9B). Ainsi, bien que le cabillaud soit observé avec une probabilité légèrement plus élevée dans les données empiriques que dans les attentes théoriques pour les zones hypoxiques en 2015 (Figure 9A), la tendance temporelle fluctue pour l'ensemble de la série temporelle (Figure 9B). Ces résultats suggèrent que l'hypoxie n'a pas d'impact sur la distribution du cabillaud pour la période d'échantillonnage.

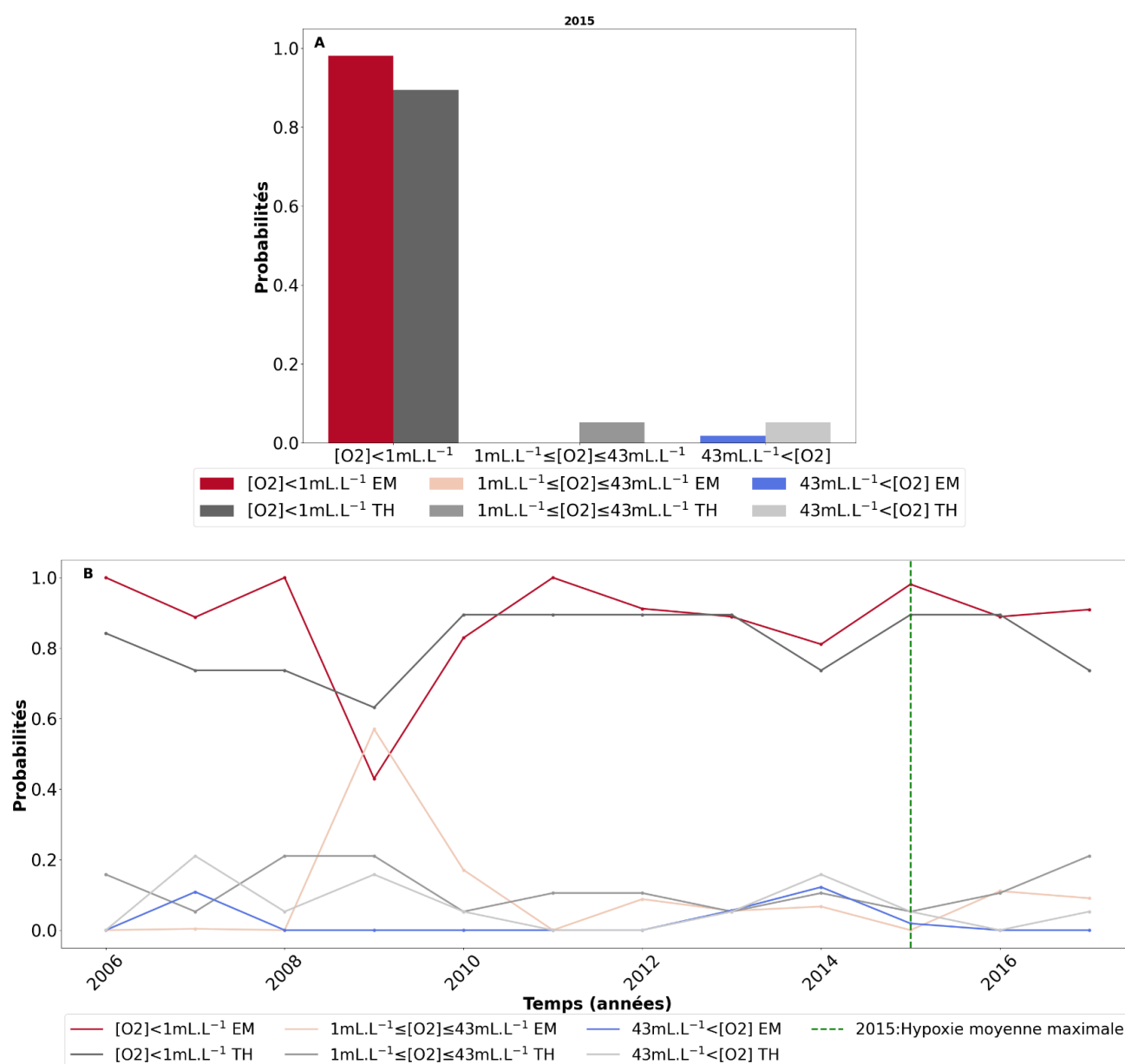
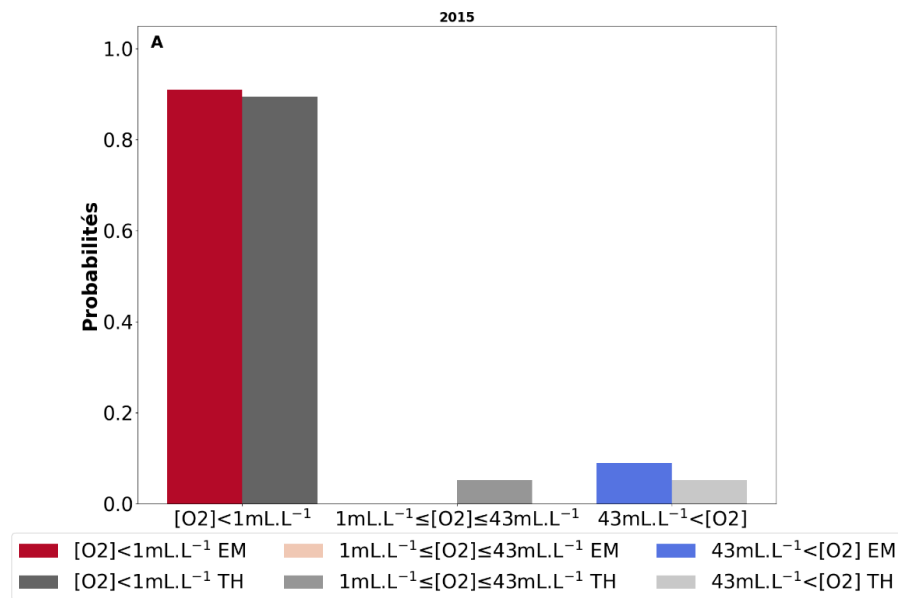


Figure 9 : (A) Probabilités empiriques (EM, rouge, pêche et bleu) et théoriques (TH, gradient de gris) pour un individu de cabillaud d'être prélevé dans les zones très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$), modérément hypoxique ($1 \text{ mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ mL.L}^{-1}$)

et non hypoxique ($[O_2] > 43 \text{ ml.L}^{-1}$) pour l'année 2015 (hypoxie moyenne maximale). (B) Série temporelle des probabilités empirique (EM) et théorique (TH) pour les trois zones hypoxiques, $[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$ (rouge, EM et TH gris), $1 \text{ ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$ (pêche, EM et TH gris), et $[O_2] > 43 \text{ ml.L}^{-1}$ (bleu, EM et TH gris).

3.4.2. Flet

Comme pour le cabillaud, les probabilités empiriques et théoriques pour un flet d'être échantillonné dans chacune des zones de concentrations ($[O_2] < 1 \text{ ml.L}^{-1}$, $1 \text{ ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ ml.L}^{-1}$, $[O_2] > 43 \text{ ml.L}^{-1}$) sont substantiellement similaires et ne fluctuent que très peu (Figure 9). Ainsi, il semble que l'hypoxie n'ait pas d'impact sur la distribution du flet.



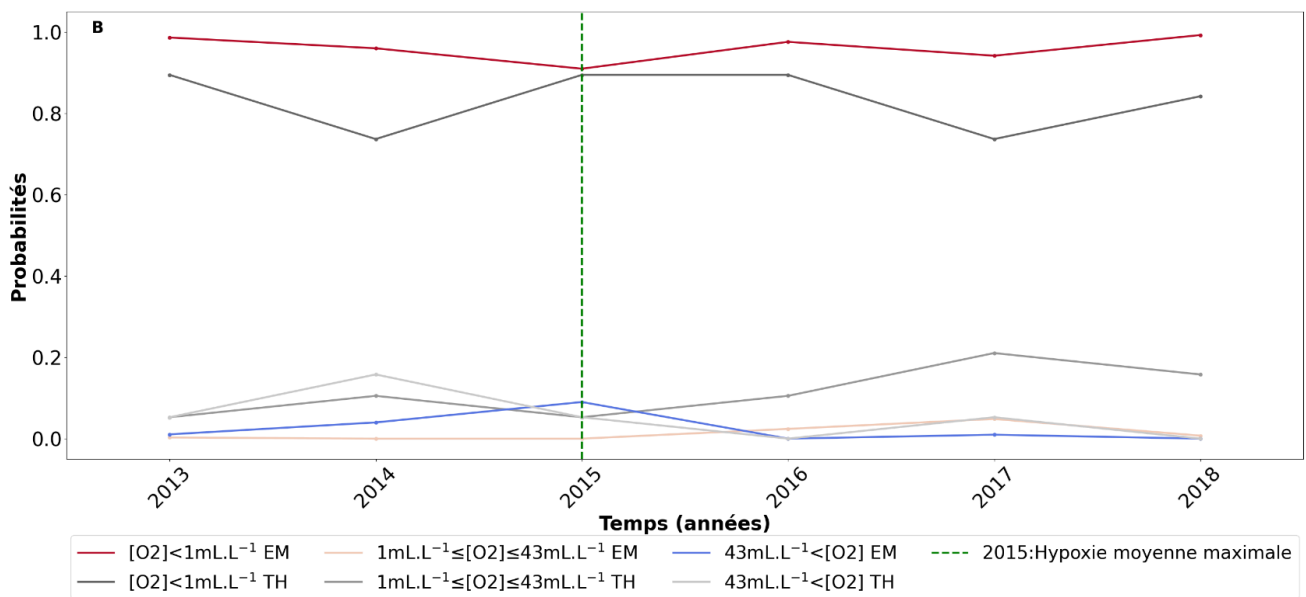


Figure 10 : (A) Probabilités empiriques (EM, rouge, pêche et bleu) et théoriques (TH, gradient de gris) pour un individu de flet d'être prélevé dans les zones très hypoxique ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$), modérément hypoxique ($1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$) et non hypoxique ($[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$) pour l'année 2015 (). (B) Série temporelle des probabilités empirique (EM) et théorique (TH) pour les trois zones hypoxiques, $[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$ (rouge, EM et TH gris), $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$ (pêche, EM et TH gris), et $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$ (bleu, EM et TH gris).

3.4.3. Hareng

Les probabilités empiriques et théoriques pour un hareng d'être échantillonné dans chacune des zones de concentration ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$, $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$, $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$) évoluent différemment selon les concentrations (Figure 11C). Alors, que les probabilités théoriques pour un hareng d'être échantillonné dans une zone $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$ ou une zone $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$ fluctuent peu et restent globalement constantes au cours du temps, les probabilités empiriques pour un hareng d'être échantillonné dans ces zones fluctuent particulièrement. A partir de 2000, la probabilité pour un hareng d'être échantillonné dans une zone modérément

hypoxique ($1\text{mL.L}^{-1} \leq [\text{O}_2] \leq 43\text{mL.L}^{-1}$) diminue. Toutefois, la probabilité empirique d'échantillonner un hareng dans une zone très hypoxique ($[\text{O}_2] < 1\text{mL.L}^{-1}$) reste très nettement supérieure à celle théorique. Cela pourrait traduire une préférence des harengs pour ces très faibles concentrations en oxygène. Ainsi, l'expansion et l'intensification de l'hypoxie dans la zone (Figure 8A) pourraient favoriser cette espèce, qui s'accommode de très faibles concentrations en oxygène ($[\text{O}_2] < 1\text{mL.L}^{-1}$), engendrant alors la croissance de l'abondance des harengs (Figure 8A).

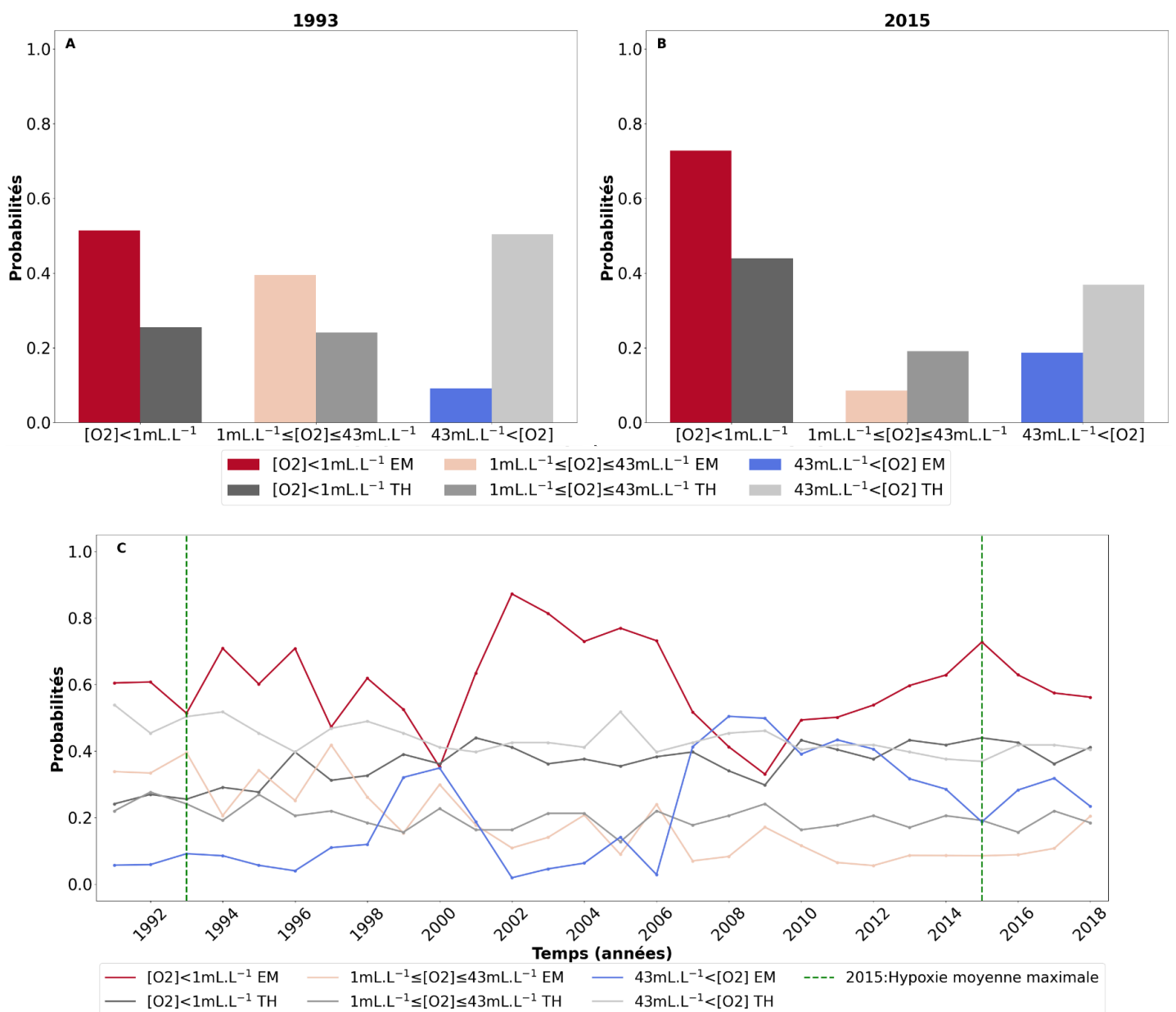


Figure 11 : Probabilités empiriques (EM, rouge, pêche et bleu) et théoriques (TH, gradient de gris) pour un individu de hareng d'être prélevé dans les zones très hypoxique ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$), modérément hypoxique ($1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$) et non hypoxique ($[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$) pour les années 1993 (A, hypoxie moyenne minimale) et 2015 (B, hypoxie moyenne maximale). (C) Série temporelle des probabilités empirique (EM) et théorique (TH) pour les trois zones hypoxiques, $[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$ (rouge, EM et TH gris), $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$ (pêche, EM et TH gris), et $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$ (bleu, EM et TH gris).

3.4.4. Sprat

Les probabilités empiriques et théoriques pour un sprat d'être échantillonné dans chacune des zones de concentration ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$, $1\text{ml.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43\text{ml.L}^{-1}$, $[O_2] > 43\text{ml.L}^{-1}$) fluctuent peu entre 1991 et 2018 (Figure 12). Cette constance se retrouve notamment lorsque sont comparées les probabilités où l'hypoxie est minimale (Figure 12A) et maximale (Figure 12B). Cependant, la probabilité empirique d'échantillonner un sprat dans une zone très hypoxique ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$) est très nettement supérieure à celle théorique. Cela pourrait traduire une préférence des sprats pour ces très faibles concentrations en oxygène. Ainsi, malgré l'expansion et l'intensification de l'hypoxie dans la zone (Figure 8B), une tendance décroissante de l'abondance de l'espèce (Figure 8B), la répartition des sprats reste peu fluctuante depuis 1991, avec une préférence claire pour les zones très hypoxiques ($[O_2] < 1\text{ml.L}^{-1}$).

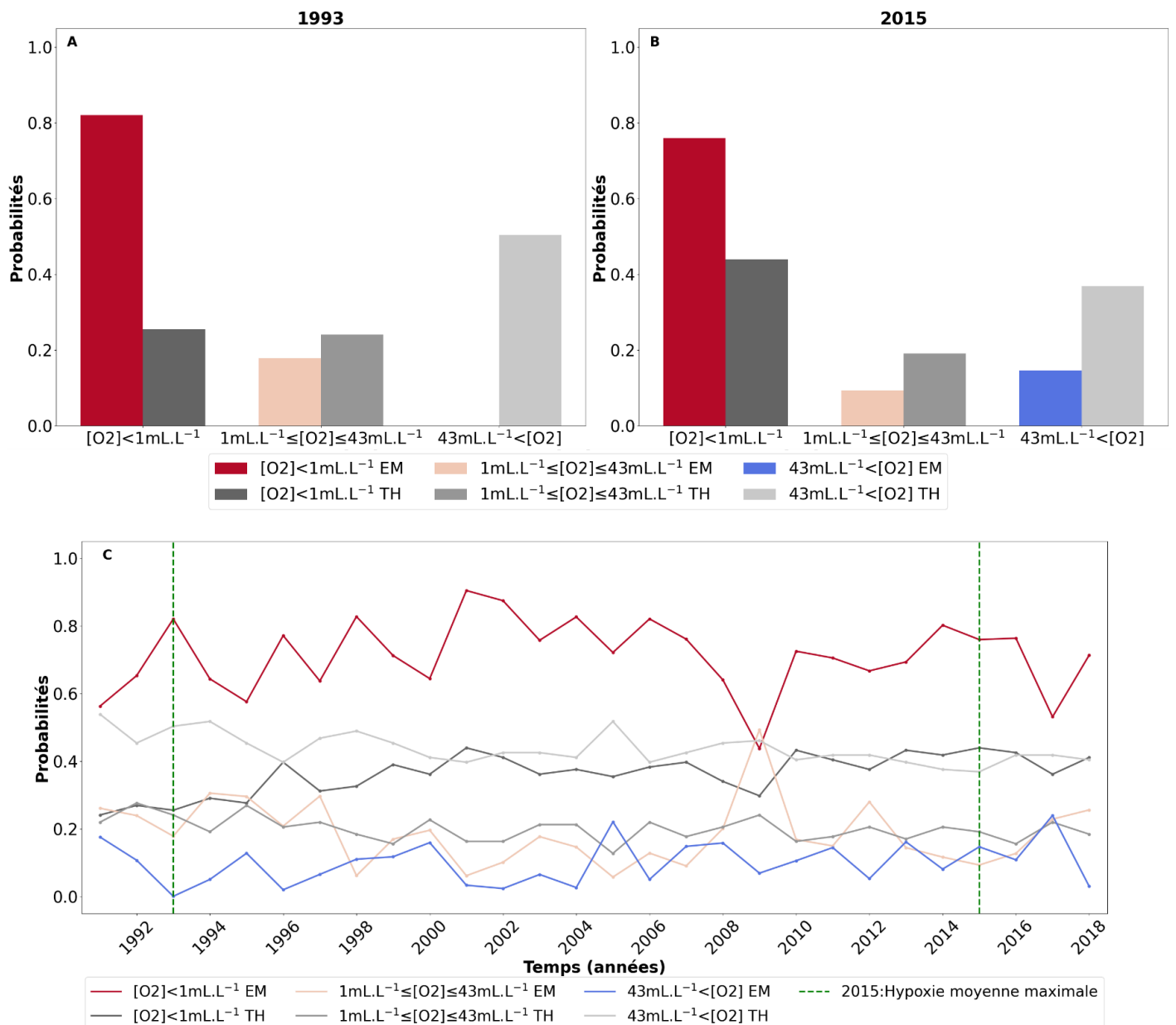


Figure 12 : Probabilités empiriques (EM, rouge, pêche et bleu) et théoriques (TH, gradient de gris) pour un individu de sprat d'être prélevé dans les zones très hypoxique ($[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$), modérément hypoxique ($1 \text{ mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ mL.L}^{-1}$) et non hypoxique ($[O_2] > 43 \text{ mL.L}^{-1}$) pour les années 1993 (A, hypoxie moyenne minimale) et 2015 (B, hypoxie moyenne maximale). (C) Série temporelle des probabilités empirique (EM) et théorique (TH) pour les trois zones hypoxiques, $[O_2] < 1 \text{ mL.L}^{-1}$ (rouge, EM et TH gris), $1 \text{ mL.L}^{-1} \leq [O_2] \leq 43 \text{ mL.L}^{-1}$ (pêche, EM et TH gris), et $[O_2] > 43 \text{ mL.L}^{-1}$ (bleu, EM et TH gris).

4. Discussion

4.1. Hypoxie

La phase initiale et le développement de l'hypoxie ont plusieurs origines. Elle peut être due à une augmentation de la température qui entraîne une diminution de la solubilité de l'oxygène dans l'eau ou à une stratification trop imperméable de la colonne d'eau, limitant le mélange vertical de l'oxygène. L'apport de nutriments favorisant le développement et la croissance rapide du phytoplancton et donc la consommation rapide et intense d'oxygène par ces organismes peut également augmenter l'hypoxie.

L'étude de la dynamique temporelle de l'hypoxie (Figure 4) a permis de mettre en évidence deux tendances d'évolution, d'abord, une décroissance entre 1979 et 1993 ou 1995 selon respectivement les données de surface (Figure 4A) ou de volume (Figure 4B) de l'hypoxie, ensuite, une croissance entre ces dates et 2018. Ces résultats coïncident avec les fluctuations d'accumulation de cyanobactéries consommatrices d'azote entre 1980 et 2013 rapportées par Kahru et Elmgren (2014). La faible présence de ces cyanobactéries entre 1980 et 1997 suivie de l'accroissement et l'intensification de leur abondance en Baltique jusqu'en 2013 peut ainsi être une des explications des variations de la dynamique de l'hypoxie sur la même période.

Cependant, l'expansion de l'hypoxie en mer Baltique favorise la libération de phosphore des sédiments dans la colonne d'eau (Reed et al. 2011), stimulant ainsi la croissance de ces cyanobactéries (Carstensen & Conley, 2019), cela accentué par la hausse des températures due au réchauffement climatique. De cette manière, l'augmentation de l'hypoxie implique la multiplication des cyanobactéries amplifiant alors à nouveau l'hypoxie. Ce mécanisme a été qualifié de "cercle vicieux de la mer Baltique" par Vahtera et al. (2007).

4.2. Succès de reproduction

L'étude de l'évolution de la masse du cabillaud et de ses proies (Figure 6) a révélé un potentiel lien de causalité entre variations de l'hypoxie et fluctuations des masses de cabillaud et de ses proies. Cependant, il apparaît que l'hypoxie n'impacte pas la répartition du cabillaud (Figure 9), celui-ci semblant suivre une répartition aléatoire.

Dans l'ensemble, ces tendances suggèrent que la présence empirique de cabillaud et de flet à faible concentration en oxygène est attendue dans le cadre d'un modèle de mouvement brownien malgré une perte de condition corporelle, ce qui suggère que la présence du cabillaud ou du flet pourrait être due à la présence d'espèces de proies dans des zones à faible teneur en oxygène.

En plus d'une diminution de sa masse moyenne, le cabillaud a connu de drastiques déclin de sa condition individuelle (Casini et al., 2016; Reusch et al., 2018) et de sa longueur à maturité (Köster et al., 2016; Reusch et al., 2018) depuis 20 ans. Cela est probablement dû aux déplacements des proies du cabillaud vers le nord ainsi qu'à une diminution de la disponibilité des proies benthiques, dans de nombreuses zones de la mer Baltique, en raison de l'hypoxie (Casini et al., 2016).

L'intensification et l'expansion de l'hypoxie en Baltique pourrait également entraîner un déclin du stock de cabillaud puisque pour une concentration en oxygène en deçà de $2 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$ aucun œuf de cabillaud ne se développe, le taux de survie y est négativement affecté (Wieland et al., 1994). De plus, la pression de prédation des œufs dépend de l'abondance des prédateurs.

Alors, que les stocks de hareng sont restés relativement stables, bien que diminuant légèrement, au cours des années 1980 et 1990 (Köster et al., 2003) avant d'augmenter à partir des années 2000 jusqu'à atteindre un maximum en 2015 (Figure 8A); les stocks de sprat ont augmenté à partir des années 1980 jusqu'à atteindre l'abondance la plus élevée au milieu des années 1990 (Köster et al., 2003) avant de suivre une tendance décroissante jusqu'en 2018. Depuis les années 1980, les stocks de sprat suivent donc une évolution opposée à ceux du hareng.

Cette opposition dans l'évolution de l'abondance des sprats et des harengs pourrait aussi s'expliquer par la différence de répartition de ces espèces et de leurs proies, dont leur principale est le cabillaud à l'état d'œuf ou larvaire, et de leurs prédateurs, dont le principal est le cabillaud adulte.

Alors que le sprat s'est déplacé vers le nord de la Baltique entre la période 1984–1991 et la période 1992–2016 (Casini et al., 2016, Reusch et al., 2018), en raison de l'augmentation de la température de surface, le cabillaud s'est déplacé

vers le sud-est entre ces deux périodes à cause de la détérioration des conditions d'oxygènes (Reusch et al., 2018).

De cette manière, le sprat a d'abord bénéficié d'une pression de prédation moindre, expliquant l'accroissement de son abondance en 1995 (Figure 8B), avant de subir l'amoindrissement de la présence de proie, entraînant une tendance décroissante de son abondance depuis 1997 (Figure 8B). De la même manière, l'absence de sprat et donc de proies dans la nouvelle zone de distribution du cabillaud a également pu entraîner la diminution de la biomasse du cabillaud (Figure 6A).

L'hypoxie peut affecter le cabillaud de la mer Baltique par le biais de plusieurs mécanismes (Casini et al., 2016), qui ne s'excluent pas mutuellement et dont les effets peuvent donc s'additionner pour conduire aux changements de conditions observés, tels qu'une diminution de la masse moyenne. L'hypoxie peut ainsi entraîner un stress physiologique et comportemental, ainsi qu'une compression et/ou modification de l'habitat et également une raréfaction de la nourriture benthique (Casini et al., 2016), ce qui expliquerait l'évolution fluctuante de masse de cabillaud semblant survenir en réponse aux changements de surface de la zone hypoxique (Figure 6A). Pourtant dans la présente étude, les résultats suggèrent que l'hypoxie n'a pas d'impact sur la distribution du cabillaud pour la période d'échantillonnage (Figure 9). Ainsi, malgré une diminution de sa condition due à l'hypoxie et également à la migration de ses proies, le cabillaud ne chercherait pas à fuir ces zones très hypoxiques. Il serait donc intéressant d'approfondir les recherches afin de déterminer quels phénomènes pourraient expliquer cette répartition et ce comportement.

Ainsi, la dynamique du stock de cabillaud est intrinsèquement lié à ceux du sprat et du hareng et inversement.

Il est donc nécessaire d'approfondir les recherches à ce sujet et de lier prédation, mouvement des espèces et hypoxie.

4.3. Limites de l'étude

Cette étude ne compare que l'impact potentiel de l'hypoxie sur les espèces étudiées et n'inclut pas d'autres paramètres qui jouent pourtant un rôle essentiel dans la démographie des espèces.

4.3.1. Pêche

Le cabillaud, le flet, le sprat et le hareng représentent une très forte valeur commerciale en Baltique puisqu'ils représentent environ 95% des prises totales dans cette mer (Ojaveer, 2017). L'évolution de leur condition physique ou de leur abondance est donc également étroitement liée à la pêche dans la région.

Il est cependant compliqué d'évaluer correctement la quantité réelle de cabillaud pêchés puisque, selon Aps & Lassen (2010), les pêcheries de cabillaud de la Baltique ont acquis une certaine notoriété en raison du non-respect des réglementations. Cela est notamment dû à une surcapacité des flottes (c'est-à-dire le rapport entre les captures potentielles d'une flotte et les captures correspondant à une exploitation durable de la ressource) vis-à-vis des nouvelles normes plus restrictives au fil du temps. La surcapacité est généralement considérée comme une cause majeure de la surpêche persistante puisqu'elle crée une forte incitation à capturer plus que ce qui est autorisé. De plus, même si la pêcherie elle-même n'est pas rentable, il lui est souvent plus coûteux de ne pas pêcher que de pêcher (Aps & Lassen, 2010).

Entre 1990 et 2004, le nombre total de prises de sprat autorisées (TAC : Total Allowable Catch) déclaré par la commission internationale des pêches de mer Baltique (IBSFC : International Baltic Sea Fishery Commission) a très nettement dépassé le nombre de prises recommandé par le conseil international pour l'exploration de la mer (ICES : International Council for the Exploration of the Sea) (Aps et al., 2007). Sur cette même période, l'abondance des sprats connaît un pic d'augmentation entre 1994 et 1997 pour revenir à des valeurs d'abondance similaire à celles de 1991 (Figure 8B). Ainsi, malgré un taux de pêche supérieur à celui recommandé, l'abondance des sprats ne semble pas être impactée négativement par la surpêche durant cette période.

Concernant le hareng, la fixation d'un TAC a été impossible à établir entre 1984 et 1989 puis entre 1992 et 1999 selon Aps et al. (2007). Pour les années disponibles entre 1990 et 2004, le nombre recommandé de prise par l'ICES est également nettement inférieur au TAC, notamment en 2000 et 2001. Sur cette même période, l'abondance des harengs décroît entre 1990 et 2000 avant d'augmenter considérablement en 2001 et 2004 (Figure 8A). Ainsi, il est probable que l'abondance des harengs ait été impactée au cours de cette période par la surpêche, cependant, l'important pic d'abondance en 2001 est en opposition avec les valeurs de surpêche de la même année.

Aussi, les rapport de pêches présentent leurs limites puisque selon Hentati-Sundberg et al. (2014), entre 2002 et 2007, les captures de sprat et de harengs ont été sous-déclarées, respectivement de 57% et 48%.

4.3.2. Complexité du système

Dans un système où la proie devient le prédateur à l'âge adulte, l'inversion prédateur-proie, il est également complexe d'établir des liens de causalité. Alors que les œufs et les larves de cabillauds sont prédatés par les sprat et les harengs, ces derniers sont les proies des cabillauds adultes. Ainsi, la dynamique du stock de cabillaud est intrinsèquement liée à celles du sprat et du hareng et inversement, ce qui complexifie la prédiction des causes des fluctuations de l'abondance de ces trois espèces.

5. Conclusion

Cette étude a permis d'étudier l'impact potentiel de l'expansion et de l'intensification de l'hypoxie sur le comportement et les populations de quatres espèces de prédateurs de mer Baltique, le cabillaud, le flet, le hareng et le sprat, selon une analyse statistique suivant un mouvement brownien.

Il apparaît que les espèces réagissent différemment selon l'hypoxie.

Alors que l'évolution de la masse de cabillaud et celle de ses proies semblent fluctuer de la même manière et en réponse aux changements de surface de la zone hypoxique entre 2006 et 2017 (Figure 1), l'évolution de la masse du flet et celle des ses proies est corrélée négativement (Figure 7). La masse du flet augmente avec l'hypoxie à l'inverse de la masse de ses proies. L'abondance du hareng et du sprat suivent également des trajectoires opposées (Figure 8). Les harengs apparaissent favorisés par l'hypoxie, puisque leur abondance croît en parallèle de l'expansion et de l'intensification de l'hypoxie; contrairement aux sprats, pour lesquels l'abondance tend à décroître.

Cependant, malgré des fluctuations de la masse en réponse à l'hypoxie, la répartition des cabillauds selon les concentrations en oxygène ($[O_2] < 1ml.L^{-1}$, $1ml.L^{-1} \leq [O_2] \leq 43ml.L^{-1}$, $[O_2] > 43ml.L^{-1}$) est uniforme (Figure 9). Il en est de même pour le flet puisque les probabilités empiriques et théoriques d'échantillonner un flet dans chacune des zones de concentrations sont substantiellement similaires.

Tous les prédateurs ne connaissent pas la même répartition uniforme selon les concentrations en oxygène, puisque celle du hareng (Figure 11) traduit une préférence pour les très faibles concentrations en oxygène ($[O_2] < 1ml.L^{-1}$). Ainsi, l'expansion et l'intensification de l'hypoxie pourraient favoriser cette espèce, qui s'accommode de très faibles concentrations en oxygène, engendrant alors la croissance de l'abondance des harengs (Figure 8A). La répartition du sprat selon les concentrations en oxygène (Figure 12) suit la même tendance que celle du hareng, avec une nette préférence des sprats pour ces très faibles concentrations en oxygène, cela malgré une décroissance de l'abondance de l'espèce (Figure 8B).

De cette manière, malgré des données d'échantillonnage très hétérogènes, les résultats obtenus montrent que la condition physique (en utilisant la masse corporelle comme indicateur (Figure 6 & 7)) et les séries temporelles des proportions d'occurrence des individus dans les concentrations d'oxygène sont spécifiques à l'espèce.

Par conséquent, pour comprendre la réaction des réseaux trophiques à l'hypoxie dans la mer Baltique, il faudrait prendre en compte les besoins spécifiques des prédateurs et de l'ensemble de la communauté des proies afin de démêler l'effet total de l'hypoxie sur les écosystèmes. Les futures recherches sur l'impact de l'hypoxie sur les chaînes trophiques de la mer Baltique pourraient prendre en compte un cadre de modélisation dans lequel les individus ont un trait de tolérance qui ne se déplace pas seulement au hasard, comme dans le cas du mouvement brownien, mais ont un évitement ou une préférence pour différentes concentrations d'oxygène qui dépendent également de l'état de santé des habitats, comme l'abondance, la diversité et l'état des proies. De cette manière, il serait possible d'obtenir des informations précises sur l'impact de l'hypoxie sur les communautés prédateurs-proies et les réseaux trophiques de la mer Baltique.

Également, d'autres paramètres, physiques, biologiques ou anthropiques, peuvent également influencer sur la condition physique, l'abondance ou la répartition des espèces. Il est donc nécessaire d'étudier l'impact de l'ensemble de ces paramètres combinés sur les espèces afin de caractériser pleinement la dynamique des communautés de prédateurs et de proies dans la mer Baltique.

6. Bibliographie

- Aps R, Kell LT, Lassen H, Liiv I (2007). Negotiation framework for Baltic fisheries management : striking the balance of interest. *ICES Journal Of Marine Science*, 64(4), 858-861.
- Aps R, Lassen H (2010). Recovery of depleted Baltic Sea fish stocks : a review. *ICES Journal Of Marine Science*, 67(9), 1856-1860.
- Carstensen J, Conley DJ, Bonsdorff E, Gustafsson BG, Hietanen S, Janas U, Jilbert T, Maximov A, Norkko A, Norkko J, Reed DC, Slomp CP, Timmermann K, Voss M (2014) Hypoxia in the baltic sea: Biogeochemical cycles, benthic fauna, and management. *AMBIO*, 43(1), 26–36.
- Carstensen J, & Conley DJ (2019) Baltic Sea Hypoxia Takes Many Shapes and Sizes. *Limnology And Oceanography Bulletin*, 28(4), 125-129.
- Casini M, Käll F, Hansson M, Plikshs M, Baranova T, Karlsson O, Lundström K, Neuenfeldt S, Gårdmark A, Hjelm J (2016) Hypoxic areas, density-dependence and food limitation drive the body condition of a heavily exploited marine fish predator. *Royal Society Open Science*, 3(10), 160416.
- Conley DJ, Carstensen J, Aertebjerg G, Christensen PB, Dalsgaard T, Hansen JLS, Josefson AB (2007) LONG-TERM CHANGES AND IMPACTS OF HYPOXIA IN DANISH COASTAL WATERS. *Ecological Applications*, 17(sp5).
- Conley DJ, Björck S, Bonsdorff E, Carstensen J, Destouni G, Gustafsson BG, Hietanen S, Kortekaas M, Kuosa H, Meier HEM, Müller-Karulis B, Nordberg K, Norkko A, Nürnberg G, Pitkänen H, Rabalais NN, Rosenberg R, Savchuk OP, Slomp CP, Voss M, Wulff F, Zillén L (2009) Hypoxia-related processes in the baltic sea. *Environmental Science & Technology*, 43(10), 3412-3420.
- Hansson M, Viktorsson L (2023) Oxygen survey in the Baltic Sea 2022 - extent of anoxia and hypoxia, 1960-2022. *Report Oceanography, Swedish Meteorological and Hydrological Institute, SMHI, Oceanographic Unit, Göteborg, Sweden*, 74.
- Hentati-Sundberg J, Hjelm J, Österblom H (2014). Does fisheries management incentivize non-compliance ? Estimated misreporting in the Swedish Baltic Sea pelagic fishery based on commercial fishing effort. *ICES Journal Of Marine Science*, 71(7), 1846-1853.
- ICES (1977). ICES statistical rectangle coding system. ASC 1977. Report.
- Kahru M, Elmgren R (2014) Multidecadal time series of satellite-detected accumulations of cyanobacteria in the Baltic Sea. *Biogeosciences*, 11(13), 3619-3633.
- Köster FW, Huwer B, Hinrichsen H, Neumann V, Makarchouk A, Eero M, Dewitz BV, Hüsey K, Tomkiewicz J, Margonski P, Temming A, Hermann J, Oesterwind D, Dierking J, Kotterba P, Plikshs M (2016) Eastern Baltic cod recruitment revisited –dynamics and impacting factors. *ICES Journal Of Marine Science*, 74(1), 3-19.
- Köster FW, Möllmann C, Neuenfeldt S, Vinther M, St. John MA, Tomkiewicz J, Voss R, Hinrichsen HH, MacKenzie B, Kraus G, Schnack D (2003) Fish stock development in the Central Baltic Sea (1974-1999) in relation to variability in the environment. *ICES Marine Science Symposia*,

219: 294-306.

Ojaveer E (2017) Assessment and Management of Ecosystems and Living Resources in the Baltic Sea. *Springer eBooks* (p. 237-268).

Reed DC, Slomp CP, Gustafsson BG (2011) Sedimentary phosphorus dynamics and the evolution of bottom-water hypoxia : A coupled benthic–pelagic model of a coastal system. *Limnology And Oceanography*, 56(3), 1075-1092.

Reusch TBH, Dierking J, Andersson HC, Bonsdorff E, Carstensen J, Casini M, Czajkowski M, Hasler B, Hinsby K, Hyytiäinen K, Johannesson K, Jomaa S, Jormalainen V, Kuosa H, Kurland S, Laikre L, MacKenzie BR, Margonski P, Melzner F, Oesterwind D, Ojaveer H, Refsgaard JC, Sandström A, Schwarz G, Tonderski K, Winder M, Zandersen M (2018) The Baltic Sea as a time machine for the future coastal ocean. *Science Advances*, 4(5).

Vahtera E, Conley DJ, Gustafsson BG, Kuosa H, Pitkänen H, Savchuk OP, Tamminen T, Viitasalo M, Voss M, Wasmund N, Wulff F (2007) Internal Ecosystem Feedbacks Enhance Nitrogen-fixing Cyanobacteria Blooms and Complicate Management in the Baltic Sea. *AMBIO: A J. of the Human Environment*, 36(2):186-194.

7. Annexes

Annexe 1 : répertoire Gitiub

Toutes les figures peuvent être reproduites à partir du répertoire gitub suivant [Baltic Hypoxia](#). Il existe deux manières de reproduire les figures : 1) en exécutant les codes python depuis le dossier Python ou 2) en exécutant les codes dans le notebook Jupyter.

Annexe 2 : Liste du contenu stomacal du cabillaud et du flet

Cabillaud	Cabillaud	Cabillaud	Cabillaud	Flet	Flet
Algue	<i>Gammarus sp.</i>	Oeufs de poissons	<i>Sprattus sprattus</i>	Algue	Mysidae
Ammodytidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Poissons	Pierre	Amphipoda	Mysis mixta
Amphipoda	Gobiidae	<i>Platichthys flesus</i>	<i>Terebellides stroemii</i>	Bivalvia	<i>Mytilus sp.</i>
<i>Anguilla anguilla</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>	<i>Trachurus trachurus</i>	<i>Bylgides sarsi</i>	<i>Neomysis integer</i>
Annelida	Halicryptus	Pleuronectidae	Masse non identifiée	Carbone	Phyllodocida
Bivalvia	<i>Halicryptus spinulosus</i>	<i>Pomatoschistus minutus</i>	Déchet	<i>Clupea harengus</i>	Poissons
<i>Bylgides sarsi</i>	<i>Hyperia galba</i>	<i>Pontoporeia femorata</i>	Bois	Clupeidae	Polychaeta
Carbone	<i>Idotea balthica</i>	<i>Pontoporeia sp.</i>	<i>Zoarces viviparus</i>	<i>Crangon crangon</i>	<i>Pontoporeia femorata</i>
<i>Clupea harengus</i>	<i>Limecola balthica</i>	<i>Praunus flexuosus</i>	tube digestif	Crustacea	Pontoporeiidae
Clupeidae	<i>Merlangius merlangus</i>	Priapulida	Plastique	<i>Diastylis rathkei</i>	Priapulida
Copepoda	Mollusca	Priapulidae		<i>Gammarus sp.</i>	<i>Priapulus caudatus</i>
<i>Corophium volutator</i>	<i>Monoporeia affinis</i>	<i>Priapulus caudatus</i>		Gasterosteidae	<i>Pungitius pungitius</i>
<i>Crangon crangon</i>	Mysidae	<i>Pungitius pungitius</i>		<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Restes
Crustacea	Mysis mixta	Restes		Gobiidae	<i>Saduria entomon</i>
Cumacea	<i>Mysis relicta</i>	<i>Saduria entomon</i>		<i>Halicryptus spinulosus</i>	Sable
<i>Diastylis rathkei</i>	<i>Mytilus sp.</i>	Ecailles		<i>Limecola balthica</i>	Ecailles
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	<i>Neomysis integer</i>	<i>Scoloplos armiger</i>		<i>Monoporeia affinis</i>	<i>Scoloplos armiger</i>
Gadidae	<i>Palaemon sp.</i>	<i>Spinachia spinachia</i>		Mucus	<i>Sprattus sprattus</i>
<i>Gadus morhua</i>	<i>Pectinaria sp.</i>	Colonne vertébrale		Mysida	

8. Résumé

L'hypoxie, définie comme une diminution de la concentration d'oxygène dans l'eau, a augmenté de manière significative dans la mer Baltique au cours des dernières décennies, principalement en raison de l'eutrophisation induite par les apports excessifs de nutriments d'origine anthropique. Cette expansion des zones hypoxiques affecte les écosystèmes marins, notamment les populations de poissons. L'étude vise à analyser l'impact de l'expansion de l'hypoxie sur la dynamique des populations de quatre espèces de poissons prédateurs : le cabillaud (*Gadus morhua* (Linnaeus, 1758)), le flet (*Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758)), le hareng (*Clupea harengus* (Linnaeus, 1758)) et le sprat (*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758)), en se concentrant sur leur biomasse, leur abondance, et leur répartition spatiale. Les espèces étudiées réagissent différemment à l'expansion de l'hypoxie en mer Baltique. L'hypoxie semble avoir un impact plus important sur certaines espèces, telles que le hareng et le sprat, qui montrent des préférences pour des environnements à faible teneur en oxygène. Le cabillaud et le flet, bien que leur condition physique soit influencée par l'hypoxie, ne semblent pas modifier leur répartition spatiale en réponse à cette dernière. Ces résultats suggèrent que l'hypoxie peut jouer un rôle significatif dans la structuration des communautés de poissons, mais qu'il est nécessaire de prendre en compte d'autres facteurs pour comprendre pleinement ces dynamiques.

9. Abstract

Hypoxia, defined as a reduction in the concentration of oxygen in water, has increased significantly in the Baltic Sea in recent decades, mainly due to eutrophication caused by excessive inputs of man-made nutrients. This expansion of hypoxic zones is affecting marine ecosystems, particularly fish populations. The aim of the study is to analyse the impact of the expansion of hypoxia on the population dynamics of four predatory fish species: cod (*Gadus morhua*), flounder (*Platichthys flesus*), herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*), focusing on their biomass, abundance and spatial distribution. The species studied reacted differently to the expansion of hypoxia in the Baltic Sea. Hypoxia appears to have a greater impact on certain species, such as herring and sprat, which show preferences for low-oxygen environments. Cod and flounder, although their physical condition is influenced by hypoxia, do not appear to change their spatial distribution in response to it. These results suggest that hypoxia may play a significant role in structuring fish communities, but that other factors need to be taken into account to fully understand these dynamics.