

Mémoire pour l'obtention de  
L'Habilitation à Diriger des Recherches

Université de Bretagne Occidentale

# Produire durablement pour nourrir sainement

les productions aquatiques dans  
un contexte de pressions  
anthropiques grandissantes

Par

**Bastien Sadoul**

**Maître de Conférences Institut Agro Rennes-Angers**



## Préambule et remerciements

Quelle est la probabilité d'un tel parcours de recherche ? Sans aucun doute infime. Et pourtant nous sommes là à écrire ces lignes, à lire ce rapport. Ce parcours est le fruit de multiples rencontres, professionnelles mais aussi personnelles réalisées au cours de ces 15 années de recherche. Ce parcours est la résultante d'un ensemble de circonstances, d'influences et d'opportunités, qui ont déterminé mes résultats expérimentaux, orienté mes lectures, accompagné mes échecs et mon unique réussite aux concours. Si je suis, d'une certaine manière, maître de mon parcours (et de Conférences !), celui-ci a été tributaire de la stochasticité des événements qui l'ont composé.

J'ai maintenant la chance incroyable d'être particulièrement heureux de mon métier, et parfaitement ravi de me trouver précisément à cette place, à ce moment. Cette chance est d'autant plus grande que contrairement à d'autres, mon parcours n'était pas tout tracé et n'avait pas nécessairement pour cible le métier de « Maître de Conférences en Aquaculture durable ». Donc être ici est finalement en grande partie grâce à ceux qui ont jalonné ce parcours. Il me paraît donc naturel et indispensable de commencer par remercier les principales personnes qui me permettent d'être assis, là tout de suite, à rédiger ces lignes.

Je ne sais pas s'il s'agit du métier, du domaine, ou d'une chance incroyable, probablement un peu des trois, mais j'ai eu l'opportunité de rencontrer et de côtoyer au cours de ces années de formidables personnes qui m'ont touché, inspiré, façonné. Un grand merci tout d'abord aux membres de mon jury, sans eux, impossible d'en être là. Vous avez accepté d'évaluer ce travail, bien que nous nous connaissions peu. J'ai découvert vos parcours plus ou moins récemment, mais je me suis retrouvé dans chacun d'entre eux, malgré leurs différences, et leurs spécificités. J'espère que cette HDR ouvrira la porte vers des collaborations futures. Merci donc à Sabine Roussel, Marielle Thomas et Sébastien Lefebvre d'avoir accepté de prendre le temps de rapporter ce travail malgré vos agendas que j'imagine chargés. Merci à mes collègues actuels pour leurs précieux conseils et leur confiance. Un grand merci à Hervé Le Bris qui aura tant apporté à l'option AQUA de la spécialisation Sciences Halieutiques et Aquacoles, et dont je redoute le départ à la retraite prochain qui laissera un grand vide côté humain et professionnel. Merci à mes autres collègues de l'Unité pédagogique Ecologie Halieutique, Olivier Le Pape, Etienne Rivot, Pablo Brosset, vous m'impressionnez tous les jours par votre efficacité et votre expertise. Merci à tous les collègues du Pôle Halieutique, Mer et Littoral pour la bonne humeur que vous apportez qui fait la réputation de l'équipe ! Merci à Marie Lesueur pour son rôle central dans la gestion du Pôle et chapeau pour sa résilience. Merci aux collègues de Concarneau pour leur efficacité et professionnalisme. Un grand bravo particulier à Grégory Raymond pour son investissement, sa rigueur et ses nombreuses idées. Je souhaite également remercier mes anciens collègues devenus amis chers et qui m'ont particulièrement apporté professionnellement et personnellement : Benjamin, Mathieu, Seb, Fred, et Fred et Clo. Un mot particulier à Benjamin qui a été central dans ce parcours et qui m'a impressionné par ses qualités de chercheur inventif et passionné !

Ce manuscrit présente d'abord mon parcours à travers un CV et une liste de publications. Ce n'est probablement pas le plus passionnant, et j'invite donc le lecteur à démarrer directement par la page 16 qui introduit le contexte général de mes recherches. Ensuite, je propose un résumé de mes travaux en 3 parties, chacune intégrant les perspectives à courts et moyens termes. Enfin je termine par une vision plus lointaine et globale de ce vers quoi je souhaite tendre après avoir rapidement présenté mes activités d'enseignement qui alimentent des trajectoires de recherche.

En l'honneur et en clin d'œil à ma famille, à celle et celui qui m'ont suivi et guidé depuis mes premiers jours, ainsi qu'à celle qui me rend heureux tous les jours depuis et pour longtemps, et qui m'a offert ces deux loulous qui m'apportent tous les jours plein d'amour malgré les difficultés de plus en plus rares et passagères.

*« Nous sommes des amis, nous sommes des enfants  
Nous sommes infinis, nous sommes des parents  
Une drôle de batterie et de sel qui s'entendent  
Bien plus qu'une fratrie de celles qui s'étendent  
Juste un refrain pour dire enfin  
Ami-enfant qu'une smala  
Juste un refrain pour dire combien  
Enfant-ami une famille  
Ça vaut des points  
Ça vaut des points »*

Aldebert 2024 dans Helldebert : Enfantillages 666

# Table des matières

PREAMBULE ET REMERCIEMENTS .....	2
1  CV .....	7
2  LISTES DES PUBLICATIONS .....	10
ARTICLES PUBLIÉS DANS DES REVUES À COMITÉ DE LECTURE .....	10
CHAPITRES D'OUVRAGES .....	13
3  INTRODUCTION ET CONTEXTE : LE BESOIN DE PRODUIRE POUR NOURRIR .....	16
4  COMPRENDRE ET DECRIRE L'INDIVIDU FACE AUX PRESSIONS ANTHROPIQUES : DU STRESS AUX TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....	20
4.1. LIEN STRESS ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE .....	20
4.1.1. UNE MEILLEURE DESCRIPTION DE LA PHYSIOLOGIE DU STRESS CHEZ LES POISSONS .....	20
4.1.2. LE CHALLENGE AIGU COMME INDICATEUR DES CAPACITÉS À RÉAGIR AUX PERTURBATIONS .....	23
4.1.3. VERS DES MÉTHODES MOINS INVASIVES DE MESURES DU STRESS.....	23
4.1.4. LE LIEN STRESS ET CROISSANCE .....	26
4.2. LE MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE POUR ÉVALUER LES CONSÉQUENCES DE PERTURBATIONS ENVIRONNEMENTALES.....	27
4.2.1. LA THÉORIE DYNAMIC ENERGY BUDGET .....	27
4.2.2. L'UTILISATION DE LA THÉORIE DEB DANS UN CONTEXTE DE POLLUTION.....	30
4.2.3. L'UTILISATION DE LA THÉORIE DEB DANS UN CONTEXTE D'AUGMENTATION DE LA TEMPÉRATURE .	30
4.3. PERSPECTIVES À COURT ET MOYEN TERMES.....	31
4.3.1. PRENDRE EN COMPTE L'HISTOIRE DE VIE THERMIQUE PARENTALE .....	31
4.3.2. CORTISOL ET STRESS : VERS UNE OUVERTURE À D'AUTRES ESPÈCES.....	31
5  COMPRENDRE LA POPULATION : DECRIRE LA VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE POUR MODELISER LA REPOSE DES POPULATIONS FACE AUX PERTURBATIONS ENVIRONNEMENTALES .....	34
5.1. PERSONNALITÉ, SYNDROME COMPORTEMENTAL, ET « COPING STYLE » POUR CARACTÉRISER LES DIFFÉRENCES INTER-INDIVIDUELLES .....	35
5.2. DÉCRIRE L'IMPORTANCE DU GÉNOTYPE .....	39
5.3. LES PRESSIONS ANTHROPIQUES MODIFIENT LE COPING STYLE À TRAVERS LES GÉNÉRATIONS.....	41
5.4. PERSPECTIVES À COURT ET MOYEN TERMES.....	42
6  COMPRENDRE LE SYSTEME POUR REDUIRE LES PRESSIONS : L'APPROCHE TROPHIQUE POUR REDUIRE LES IMPACTS ENVIRONNEMENTAUX DES SYSTEMES DE PRODUCTION .....	44
6.1. VERS DES SYSTÈMES AQUACOLES MOINS DÉPENDANTS DES POISSONS SAUVAGES .....	44

6.2. DES SYSTÈMES AQUACOLES MULTITROPHIQUES POUR RÉDUIRE LES IMPACTS ENVIRONNEMENTAUX .....	46
6.3. LE MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE POUR ESTIMER LES CAPACITÉS DE BIOREMÉDIATION DES ESPÈCES DÉTRITIVORES.....	48
6.4. L'APPROCHE BIOÉNERGÉTIQUE POUR ESTIMER LES CAPACITÉS TROPHIQUES DES NOURRICERIES.....	49
6.5. PERSPECTIVES À COURT ET MOYEN TERMES.....	50
6.5.1. LA PRISE EN COMPTE DES EFFETS MULTISTRESS SUR LES BESOINS ÉNERGÉTIQUES DANS LES NOURRICERIES .....	50
6.5.2. UNE MEILLEURE COMPRÉHENSION DU POTENTIEL DE BIOREMÉDIATION EN AMTI.....	51
7  ENSEIGNEMENT ET IMPLICATION DANS L'INSTITUT AGRO .....	54
7.1. DES ENSEIGNEMENTS POUR PLUS DE DURABILITÉ DES FILIÈRES HALIEUTIQUES ET AQUACOLES .....	54
7.2. LA CODIRECTION DU PÔLE HALIEUTIQUE, MER ET LITTORAL ET LE LIEN AVEC LES PROFESSIONNELS.....	55
8  REFLEXION SUR LES PERSPECTIVES A LONG TERME .....	57
8.1. VERS PLUS D'APPLICATIONS HALIEUTIQUES : L'APPORT DE LA BIOÉNERGÉTIQUE DANS LES MODÈLES D'ÉVALUATION DE STOCKS.....	58
8.2. VERS DES PRODUCTIONS AQUACOLES PLUS DURABLES : DIVERSIFIER LES PRODUCTIONS POUR RÉDUIRE LA DÉPENDANCE DES PROFESSIONNELS, ET AMÉLIORER L'IMPACT DE LEURS ACTIVITÉS SUR L'ENVIRONNEMENT ..	61
8.3. VERS UNE OPTIMISATION DES RESSOURCES NUTRITIONNELLES : DE LA SOURCE À L'ASSIETTE, UNE VISION MACROSCOPIQUE DES PRATIQUES SUR LA DISPONIBILITÉ EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS ESSENTIELS POUR L'ALIMENTATION HUMAINE .....	64
CONCLUSION GENERALE .....	67
REFERENCES .....	69


# Bastien SADOUL

Né le 03/04/1987  
38 ans

**Maître de conférences**

**Aquaculture durable**

 Institut Agro-Rennes Angers  
Pôle Halieutique, Mer et Littoral  
65 rue de Saint-Brieuc  
35042 Rennes

 0768412308

 ORCID : 0000-0001-5968-3983

 bastien.sadoul@institut-agro.fr

## En bref

**Directeur du Pôle Halieutique,  
Mer et Littoral**



**Enseignements**

250 HED par an à L'Institut Agro  
Rennes-Angers



**Recherches**

Membre de l'UMR DECOD  
43 publications à comité de lecture



## Expériences professionnelles

**Depuis Octobre 2020** : Maître de conférences dans l'équipe pédagogique Ecologie Halieutique du département d'écologie de L'Institut Agro Rennes-Angers (Rennes)

Membre de l'UMR DECOD (L'Institut Agro, INRAe, Ifremer)

*Ecologie Halieutique et Aquaculture durable*

**2017-2020** : Post-doctorant dans le laboratoire Adaptation et Adaptabilité des Animaux et des Systèmes (Palavas-Les-Flots).

Membre de l'UMR MARBEC (Université de Montpellier, Ifremer, IRD)

*Programmation thermique chez le bar, conséquences physiologiques et comportementales.*

**Mai-Nov. 2017** : Chercheur Invité à Akvaplan niva (Tromsø, Norvège). Financements Norwegian Research Council (80 000 NOK)

*Etude des effets à long terme d'expériences de vie sur la prise alimentaire, la croissance et la reproduction des poissons*

**2015-2017** : Post-doctorant à l'Université de Calgary (Canada)

- *Etude transgénérationnelle de l'impact du Bisphenol A sur le transcriptome et les paramètres bioénergétiques de la truite.*
- *Etude de l'impact des eaux usées municipales sur le cycle de vie d'un poisson modèle, Pimephales promelas.*

## Diplômes et formations

**Décembre 2014** : Doctorat d'Agrocampus Ouest (Rennes). Réalisé au Laboratoire INRA de Physiologie et Génétique des Poissons (Rennes) sous la direction de P. Prunet et N.C. Friggens

*Etude de la plasticité des réponses adaptatives par une approche de modélisation multicritère chez la truite arc-en-ciel*

**2011-2014** : Ingénieur agronome Agrocampus Ouest et Master (Rennes).

*Spécialisation Biologie Appliquée à la Production et la Santé Animale*

**Février 2024** : Préparation et accompagnement à l'encadrement des doctorant.e.s (2024), Collège doctoral de Bretagne (Rennes)

*23 heures en distanciel et en ateliers*

**Avril 2024** : Formation Encadrant de Proximité - cycle 1 (2024), centre INRAe (Rennes)

*4 jours*

## Activités d'enseignement

---

<b>1ère année Ingénieur Agronome (Licence 3)</b> Institut Agro Rennes Angers	~90 Heures équivalents TD par an <i>Organisation d'une sortie filière conchylicole</i> <i>Diagnostic Territorial</i> <i>Initiation à la démarche scientifique</i> <i>Etude de cas « Enjeux et défis »</i>
<b>2ème année Ingénieur Agronome (Master 1)</b> Institut Agro Rennes Angers	~35 Heures équivalents TD par an <i>Conduite de projet innovant</i> <i>Durabilité des produits halieutiques</i>
<b>3ème année Ingénieur Agronome (Master 2)</b> Institut Agro Rennes Angers	~125 Heures équivalents TD par an <i>Organisation des modules « Biologie des espèces aquacoles », et Zootechnie aquacoles et algoculture ».</i>
<b>TOTAL de ~250 Heures équivalents TD par an</b>	

## Activités de recherche

---

<b>Contributions scientifiques</b>	43 articles dans des revues internationales à comité de lecture <i>Dont 17 en premier auteur et 7 en dernier</i>
<b>Encadrement de la recherche</b>	5 stages de Master 2 depuis 2019 <i>Dont 2 avec un encadrement à 100%</i> 2 doctorats <i>1 thèse à 50% (2023-2026)</i> <i>1 thèse à 25% (2024-2027)</i> 2 post-doctorats <i>Pour une durée totale de 3 ans (2022-2026) à 100%</i>
<b>Projets</b>	1 soumis <i>ANR-FWF (PRCI) – Budget personnel 450k€</i> 6 en cours <i>Dont 1 WP leader et 2 en tant que porteur – Budget personnel total 852k€</i> 1 terminé <i>Interreg</i>

## Expertise

---

<b>Membre du groupe du Conseil International pour l'exploitation de la mer (CIEM)</b>	Aquaculture dans le Golfe de Gascogne (2024) <i>Co-auteur du rapport</i>
<b>Membre de Conseils institutionnels</b>	Conseil Scientifique du Syndicat Mixte Développement de l'Aquaculture et de la Pêche En Pays de la Loire (SMIDAP) <i>Membre depuis 2026</i> Conseil d'Orientation Scientifique et Technique du Centre d'Etude et de Valorisation des Algues (CEVA) <i>Membre depuis 2025</i>

<b>Examineur de thèse</b>	Thèse de Mélanie DEBELGARRIC (2024) – Université de Pau <i>Role of energy allocation in constraining life-history strategies</i>
	Thèse de Sebastiaan Colin de Vos (2023) - University of Cape Town <i>The feasibility of a commercial-scale recirculating aquaculture system integrating sea urchins and seaweed (Ulva)</i>
<b>Membre du Comité de Suivi Individuel de Thèse</b>	Thèse de Firmin Yamali (2026-2029) <i>Critères de sélection des poules pour améliorer leur résilience face aux variations de leur environnement</i>
	Thèse de Victoria Delannoy (2025-2028) <i>Impacts des vagues de chaleur marines sur les populations de poissons méditerranéens</i>
	Thèse de Purco-Alaiarison Ralien (2022-2025) – L’Institut Agro <i>Modélisation des relations trophiques dans les systèmes d’aquaculture multitrophique intégrée : démarche d’éco-design pour la pisciculture d’eau douce.</i>
	Thèse de Théo Navaro (2022-2025) - Université de Montpellier <i>La robustesse physiologique et comportementale des populations de bar, Dicentrarchus labrax en fonction de la température et face à des épisodes climatiques extrêmes</i>
	Thèse de Damien Crestel (2022-2025) <i>Bases génomiques de l’adaptation à la température chez les populations sauvages de bar (Dicentrarchus labrax)</i>
<b>Expertise d’articles scientifiques</b>	Plus de 30 articles pour 10 revues internationales <i>Aquaculture, Journal of Fish Biology, Journal of applied ecology, Aquatic toxicology, Ecotoxicology, Plos One, Endocrinology, Fish Physiology and Biochemistry, Aquaculture reports, Fishes, Biology, Sustainability, Scientific reports, Journal of Sea Research, Ecological Modeling</i>

## Investissement dans les tâches d’intérêt général

---

**Depuis Septembre 2024** : Directeur du Pôle Halieutique, Mer et Littoral de l’Institut Agro depuis 2024

*Le Pôle Halieutique, Mer et Littoral est composé de 35 membres dont 19 permanents. Le pôle coordonne, développe et promeut les activités de formation, de recherche, d’expertise et d’innovation dans les secteurs de la pêche et de l’aquaculture.*

**Depuis Septembre 2022** : Représentant des Enseignants-Chercheurs et Chercheurs de l’UMR DECOD

*Participation aux conseils d’unité de l’UMR. Rencontre avec les tutelles.*

**Depuis Octobre 2022** : Membre de la commission des enseignants de l’Institut Agro Rennes-Angers

*Participation aux 4 à 6 commissions par an.*

## 2| Listes des publications

### Articles publiés dans des revues à comité de lecture

43. Herault M., Gunathilaka BE., Fournier V., Le Bris H., Lee KJ., **Sadoul B. (2025)**. Shrimp hydrolysate-based palatability enhancer: A strategy to reduce fish-in fish-out ratio in marine fish species. *Aquaculture Reports* 46: 103291
42. David F., Raymond G., Gryns J., Ameziane N., **Sadoul B. (2024)** Survival, Growth, and Food Resources of Juvenile Sea Cucumbers *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea) in Co-Culture with Shellfish in Brittany (France). *Aquaculture Nutrition*, 1:7098440
41. Herault M., Gunathilaka BE., Fournier V., Le Bris H., Lee K-J., **Sadoul B. (2023)** Aquatic product hydrolysates increase rearing performance in red seabream (*Pagrus major*), fed a low fish meal diet., in both controlled and stressed conditions: From growth to stress responses. *Aquaculture* 576: 739830.
40. Le Bris H., Brosset P., **Sadoul B. (2023)**. Quality of the food of flatfish larvae: requirements., supplies and availability of essential fatty acids in coastal marine areas. *Marine Biology* 170: 127.
39. Lefebvre du Prey M., Lobry J., Brind'Amour A., Le Bris H., **Sadoul B. (2023)**. Assessing food limitation for marine juvenile fishes in coastal nurseries using a bioenergetic approach. *Ecological Modelling* 482: 110419.
38. Mateus AP., Costa RA., Herrero JJ., **Sadoul B.**, Bégout ML., Cousin X., Canario AVM and Power DM **(2023)**. The impact of egg thermal regimes on the response to food deprivation and refeeding in juvenile European Sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture* 575: 739806.
37. Mateus AP, Costa RA, **Sadoul B.**, Bégout ML, Cousin X, Canario AVM, Power D.M. **(2023)** Thermal imprinting during embryogenesis modifies skin repair in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Fish & Shellfish Immunology*: 108647.
36. Alfonso S., Houdelet C., Bessa E., Geffroy B., **Sadoul B. (2023)**. Water temperature explains part of the variation in basal plasma cortisol level, within and between-fish species. *Journal of Fish Biology* 103(4) : 828-838.
35. **Sadoul B.**, Caprioli JP., Barrier-Loiseau C., Cimiterra N., Laugier T., Lagarde F., Chary K., Callier MD., Guillermand M-O., Roque d'Orbcastel E. **(2022a)**. Is *Holothuria tubulosa* the golden goose of ecological aquaculture in the Mediterranean Sea? *Aquaculture* 554: 738149
34. **Sadoul B.**, Alfonso S., Goold C., Pratlong M., Rialle S., Geffroy B., Bégout ML. **(2022b)**. Transcriptomic profiles of consistent risk-taking behaviour across time and contexts in European sea bass *Proceedings of the Royal Society B* 289 (1975): 20220399

33. Geffroy B., Besson M., Clota F., Goikoetxea A., **Sadoul B.**, Ruelle F., Blanc M.-O., Parinello H., Hermet S., Blondeau-Bidet E., Pratlong M., Piferrer F., Vandeputte M., Allal F (2021). Unraveling the genotype by environment interaction in a thermosensitive fish with a polygenic sex determination system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 118 (50): e2112660118.
32. Bessa E., **Sadoul B.**, Mc Kenzie D.J., Geffroy B. Group size, temperature and body size modulate the effects of social hierarchy on basal cortisol levels in fishes (2021). *Hormones and Behavior*, 136: 105077.
31. Roque d'Orbcastel E., Bettarel Y., Dellinger M., **Sadoul B.**, Bouvier T., Amandé J.M., Dagorn L., Geffroy B. (2021) Measuring cortisol in fish scales to study stress in wild tropical tuna. *Environmental Biology of Fishes*, 104(6) : 725-732.
30. Alfonso, S. Gesto M., **Sadoul B.** (2021) Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. *Journal of Fish Biology*, 98 (6): 1496-1508.
29. **Sadoul B.**, Alfonso S., Cousin X., Prunet P., Bégout M., Leguen I. (2021a). Global assessment of the response to chronic stress in European sea bass, *Aquaculture*: 737072.
28. **Sadoul B.**, Blumstein D.T., Alfonso S., Geffroy B. (2021b) Human protection drives the emergence of a new coping style in animals? *Plos Biology*, 19(4): e3001186.
27. Goikoetxea A., **Sadoul B.**, Blondeau-Bidet E., Aerts J., Blanc M.-O., Parrinello H., Barrachina C., Pratlong M., Geffroy B. (2021) Genetic pathways underpinning hormonal stress responses in fish exposed to short-and long-term warm ocean temperatures. *Ecological Indicators*, 120: 106937.
26. Vandeputte M., Clota F., **Sadoul B.**, Blanc, M.O., Blondeau-Bidet E., Bégout M.-L., Cousin X., Geffroy B. (2020). Low temperature has opposite effects on sex determination in a marine fish at the larval/postlarval and juvenile stages. *Ecology and Evolution* 10(24), 13825-13835.
25. Geffroy B., Alfonso S., **Sadoul B.**, Blumstein D.T. (2020). A world for reactive phenotypes. *Frontiers in Conservation Science* 1 : 611919.
24. **Sadoul B.**, Geffroy B., Lallement S., Kearney M. (2020a). Multiple working hypotheses for hyperallometric reproduction in fishes under metabolic theory. *Ecological modelling*, 433, 109228.
23. **Sadoul B.\***, Geffroy B.\*, Putman B.J., Berger-Tal O., Garamszegi L.Z., Møller A.P., Blumstein D.T. (2020b). Evolutionary dynamics in the Anthropocene: Life history and intensity of human contact shape antipredator responses. *PLOS Biology*, 18(9): e3000818. (\*:equally contributed)
22. Galasso H., Lefebvre S., Aliaume C., **Sadoul B.**, Callier M.D. (2020). Using Dynamic Energy Budget theory to evaluate bioenergetics of the polychaete *Hediste diversicolor* in an integrated multitrophic aquaculture system. *Ecological modelling*, 437: 109296.
21. Alfonso S., **Sadoul B.**, Cousin X., Bégout M.-L. (2020). Spatial distribution and activity patterns as welfare indicators in response to water quality changes in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science*, 226: 104974.
20. Chary K., Aubin J., **Sadoul B.**, Fiandrino A., Covès D., Callier M.D. (2020). Integrated multi-trophic aquaculture of red drum (*Sciaenops ocellatus*) and sea cucumber (*Holothuria scabra*): Assessing bioremediation and life-cycle impacts. *Aquaculture* 516: 734621.

19. Alfonso S., **Sadoul B.**, Gesto M., Joassard L., Chatain B., Geffroy B., Bégout M.-L. (2019). Coping styles in European sea bass: The link between boldness, stress response and neurogenesis. *Physiology & behavior* 207: 76-85.
18. **Sadoul B.** and Geffroy (2019). Measuring cortisol, the major stress hormone in fishes. *Journal of Fish Biology*, 94 (4): 540-555.
17. **Sadoul B.**, Augustine S., Zimmer E., Begout M.-L., Vijayan M.M. (2019), Prediction of long-term variation in offspring metabolism due to BPA in eggs in rainbow trout using the DEB model. *Journal of Sea Research*, 143:222-230.
16. **Sadoul B.**, Alfonso S., Bessa E., Bouchareb A., Blondeau-Bidet E., Clair P., Chatain B., Bégout M.L., Geffroy B. (2018), Enhanced brain expression of genes related to cell proliferation and neural differentiation is associated with cortisol receptor expression in fishes. *General and Comparative Endocrinology*, 267:76-81.
15. Lazaro-Cote A., **Sadoul B.**, Lee J., Vijayan M.M (2018). The stress performance of fathead minnows caged downstream of municipal wastewater effluent. *Plos One*, 13(6).
14. Thomas J.K., **Sadoul B.**, Birceanu O., Vijayan M.M (2018). Bisphenol A in eggs impairs the long-term stress performance of rainbow trout in two generations. *Environmental Science and Technology*, 52(14):7951-7961.
13. Geffroy B., **Sadoul B.\***, Bouchareb A.\* , Prigent S., Bourdineaud J.P., Gonzalez-Rey M., Nogueira De Morais R., Mela M., Nobre Carvalho L., Bessa B. (2018). Nature-based tourism elicits a phenotypic shift in the coping abilities of fish. *Frontiers in Physiology*, 9:13.
12. **Sadoul B.**, Birceanu O., Aluru. N., Thomas J.K., Vijayan, M.M. (2017b). Bisphenol A in eggs causes development-specific liver molecular reprogramming in two generations of rainbow trout. *Scientific Reports* 7:14131.
11. **Sadoul B.**, Valotaire C., Prunet P., Labbé L., Colson V., Friggens N.C., Leguen I. (2017a). Physiological and behavioral flexibility to an acute CO<sub>2</sub> challenge, within and between genotypes in rainbow trout. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 209:25-33.
10. **Sadoul B.**, Foucard A., Valotaire C., Labbé L., Goardon L. LeCalvez J-M, Médale F., Quillet E., Dupont-Nivet M., Geurden I., Prunet P., Colson V. (2016). Adaptive capacities from survival to stress responses of two isogenic lines of rainbow trout fed a plant-based diet. *Scientific Reports* 6:35957.
9. **Sadoul B.**, Martin O., Prunet, P., Friggens N.C. (2015b). On the use of a simple physical system to study robustness features in animal sciences. *PLoS One* 10(8) : e0137333.
8. **Sadoul B.**, Leguen I., Colson V., Friggens N.C., Prunet P. (2015a). A multivariate analysis using physiology and behavior to characterize robustness in two isogenic lines of rainbow trout exposed to a confinement stress. *Physiology and Behavior* 140: 139-147.
7. Geffroy B., **Sadoul B.**, Bardonnnet A. (2014). Behavioural reaction norms and behavioural syndrome in eels: when consistency in activity meets inconsistency in aggressiveness. *Behaviour* 152 : 147-166.
6. Colson V., **Sadoul B.**, Valotaire C., Prunet P., Labbé L., (2014). Welfare assessment of rainbow trout reared in a Recirculating Aquaculture System: Comparison with a Flow-Through System. *Aquaculture* 436 : 151-159.

5. **Sadoul B.**, Evouna Mengues P., Friggens N.C., Prunet P., et Colson V. (2014b). A new method for measuring group behaviours of fish shoals from recorded videos taken in near aquaculture conditions. *Aquaculture* 430 : 179-187.
4. **Sadoul B.**, Schuring E., Mela D., Peters H. (2014a). The relationship between visual analogue scales and *ad libitum* food intake; an analysis based on 28 studies. *Appetite*, 83, 153-159.
3. Belghit I., Panserat S., **Sadoul B.**, Dias K., Skiba-Cassy S., Seilliez I., (2013). Macronutrient composition of the diet affects the feeding-mediated down regulation of autophagy in muscle of rainbow trout (*O. mykiss*). *Plos One*.
2. Seilliez I., Gabillard J.C., Riflade M., **Sadoul B.**, Dias K., Avérous J., Tesseraud S., Skiba S., Panserat S., (2012). Amino acids down-regulate the expression of several autophagy related genes in rainbow trout myoblasts. *Autophagy*, 8(3), 364-375.
1. **Sadoul B.**, Schuring E., Symersky T., Mela D., Masclee A., Peters H., (2012). Measuring satiety with pictures compared to visual analogue scales; a pilot study. *Appetite*, 58, 414–417.

## Chapitres d'ouvrages

5. Soares M.C., Luchiari A.C., Bessa E., **Sadoul B.**, Bégout M.-L., Alfonso S., Geffroy B. (2025). Behaviors of marine fishes. *Ecology of Marine Fish* (Elsevier).
4. Lobry J., Ciotti B., **Sadoul B.**, Drouineau H., Minte-Vera C., Cherif M., Pecquerie L. (2025) Fish growth: patterns and modelling. *Ecology of Marine Fish* (Elsevier).
3. Geffroy B, **Sadoul B.**, Ellenberg U. (2017). 2 - Behavioral and physiological consequences of human visitation *In Ecotourism and wildlife impacts*, édité by Blumstein D., Geffroy B., Samia D.S.M., Eduardo B (Springer).
2. Samia D.S.M., Angeloni L.M., Bearzi M., Bessa E., Crooks K.C., D'Amico M., Ellenberg U., Geffroy B., Larson C.L., Loyola R., Møller A.P., Reed S.E., **Sadoul B.**, Shannon G., Tablado Z., Zacarias D., Blumstein D.T. (2017). 10 - Best practices toward sustainable ecotourism *In Ecotourism and wildlife impacts*, édité by Blumstein D., Geffroy B., Samia D.S.M., Eduardo B. (Springer).
1. **Sadoul B.** and Vijayan, M.M. (2016). 5 - Stress and growth. *In Fish Physiology*, édité par Carl B. Schreck.

Tableau 0. Dynamique temporelle de mes valorisations scientifiques depuis le début de ma thèse en 2011.

Année	Nombre de publications	Nombre de publications en tant			Nombre de citations
		1 <sup>er</sup> auteur	2 <sup>ème</sup> auteur	Dernier auteur	
2025	1	0	0	1	510
2024	1	0	0	1	487
2023	6	0	0	4	434
2022	2	2	0	0	410
2021	7	2	2	1	294
2020	7	2	1	0	163
2019	3	2	1	0	117
2018	4	1	3	0	60
2017	2	2	0	0	38
2016	1	1	0	0	51
2015	2	2	0	0	29
2014	4	2	2	0	11
2013	1	0	0	0	10
2012	2	1	0	0	0
<b>Total au 12/2025</b>	<b>43</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>2658</b>



### 3| Introduction et contexte : le besoin de produire pour nourrir

« Production » : un terme parfois décrié, souvent associé à une vision productiviste du monde. Le productivisme peut être défini comme un système dont l'objectif principal est d'augmenter la production, indépendamment des conséquences écologiques, sociales ou humaines. Ce modèle conduit inévitablement à des dérives intensives, dans lesquelles la quantité prime sur la qualité, reléguant au second plan les impacts sur les écosystèmes comme sur les Hommes.

Pourtant, le mot « production » ne doit pas être abandonné aux dérives productivistes. Il est également au cœur de l'anti-productivisme, lorsqu'il est pensé non comme une fin, mais comme un moyen : celui de répondre aux besoins fondamentaux de l'humanité. Produire pour nourrir, pour soigner, pour vêtir, pour habiter, mais dans le respect des équilibres biologiques, sociaux et culturels.

Dans ce cadre, la production alimentaire se distingue comme essentielle. Dès lors, les agronomes, et plus largement les chercheurs et chercheuses œuvrant dans les sciences du vivant et de l'alimentation, ne doivent pas rougir du terme « produire ». Leur mission, notre mission, est de contribuer à une alimentation durable, qui respecte les équilibres naturels, nourrit l'ensemble des populations et assure une distribution équitable des ressources. Produire, c'est aussi récolter ou cueillir ce que la nature nous offre, en valorisant la complémentarité entre prélèvement sauvage et culture raisonnée.

La durabilité alimentaire repose sur la compréhension fine des besoins nutritionnels humains, mais aussi sur l'optimisation des ressources ou des modes de production disponibles pour y répondre. Ces notions s'appliquent particulièrement au domaine des produits animaux aquatiques, qui contribuent à nourrir plus de la moitié de l'humanité et représentent environ 6 % des protéines totales consommées dans le monde (FAO, 2024). Bien que cela puisse paraître peu, cette consommation est indispensable à de nombreuses populations, en particulier dans les zones côtières tropicales et équatoriales, où les produits aquatiques constituent une part essentielle de l'alimentation et de l'économie (FAO, 2024).

Mais au-delà de l'apport en protéines, les produits aquatiques sont des sources majeures de nutriments essentiels, parfois rares dans d'autres groupes alimentaires (Troell et al., 2019). Les produits aquatiques apportent plusieurs éléments nutritifs dits essentiels, dont certains sont présents de manière quasi exclusive ou en proportions particulièrement élevées par rapport à d'autres groupes alimentaires. Ils sont notamment les principaux pourvoyeurs d'acides gras oméga-3 à longue chaîne, tels que l'acide eicosapentaénoïque (EPA) ou l'acide docosahexaénoïque (DHA), généralement cités pour leur rôle dans le développement cognitif, le bon fonctionnement du système nerveux et la prévention des maladies cardiovasculaires (Swanson et al., 2012). Il est estimé qu'environ 90% de nos apports proviennent des produits

aquatiques, et principalement des poissons gras, généralement les petits pélagiques. Les produits aquatiques sont considérés comme des sources importantes d'autres nutriments particulièrement importants tels que l'iode, le sélénium ou la vitamine B12. Pour ces raisons, le Programme National Nutrition Santé (PNNS) édité par le ministère de la santé, préconise de consommer 2 portions de poissons par semaine (Ministère des solidarités et de la santé, 2019). Il est à noter que la récente Stratégie nationale pour l'alimentation, la nutrition et le climat (SNANC), recommande, en complément du PNNS, de diversifier la consommation d'espèces aquatiques en privilégiant les espèces issues de productions à faibles impacts sur l'environnement et les ressources (Ministères chargés de la Santé, de la Transition écologique et de l'Agriculture, 2026). Pour l'ensemble de ces raisons, pour le plaisir qu'ils procurent et en raison de l'augmentation du pouvoir d'achat dans les pays émergents, la consommation apparente par personne des produits aquatiques a augmenté en moyenne de 1,4 % par an sur les 60 dernières années (FAO, 2024), atteignant aujourd'hui plus de 21 kg par personne et par an en moyenne dans le monde (FAO, 2024).

Dans ce contexte, la pêche et l'aquaculture apparaissent comme des leviers incontournables pour garantir la sécurité alimentaire et nutritionnelle d'une population mondiale croissante. Pourtant, ces deux modes de production montrent aujourd'hui des dynamiques opposées. Tandis que la pêche est en stagnation, voire en déclin depuis trois décennies, du fait de la surexploitation des stocks et des pressions anthropiques croissantes (pollutions, changement climatique, destruction des habitats), l'aquaculture connaît, elle, une croissance rapide, la plus forte des productions alimentaires (FAO, 2024). Elle représente désormais plus de la moitié de la production mondiale d'animaux aquatiques (FAO, 2024). Cette croissance spectaculaire est toutefois très inégalement répartie. L'Asie concentre près de 90 % de la production mondiale, tandis que l'Europe n'en représente qu'environ 4 % (FAO, 2024). En France, la production aquacole est même en léger recul depuis quelques années (Agreste, 2025). À l'échelle mondiale, cette expansion soulève de nombreuses interrogations quant à sa durabilité. L'aquaculture, en tant que système productif, est donc en pleine mutation et vise à concilier développement, efficacité alimentaire et respect des écosystèmes.

Les systèmes aquacoles sont d'une grande diversité, diversité d'espèces, de milieux, de pratiques, et leurs impacts environnementaux, tout comme leur résilience aux aléas, varient considérablement. Deux grandes catégories sont souvent distinguées : d'une part, les productions dites « nourries », qui nécessitent des apports alimentaires exogènes ; d'autre part, les productions dites « non nourries » ou « extractives », reposant sur des espèces capables d'utiliser directement les ressources naturelles du milieu (Barrett et al., 2022). Cette dichotomie reflète des fonctionnements écologiques distincts, mais aussi des modèles économiques et sociaux profondément différents.

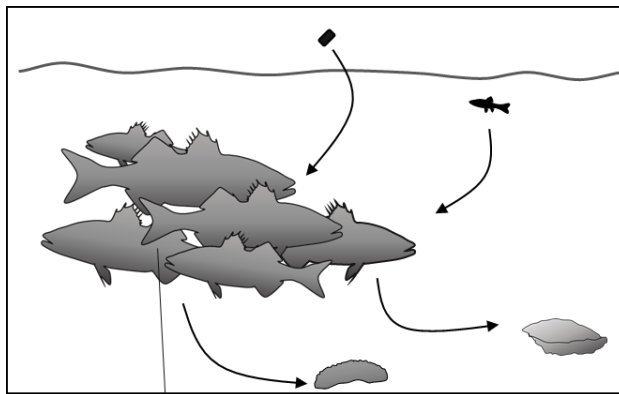
Cependant, quel que soit le type de production aquatique, hormis dans les plus rares cas des systèmes en circuits recirculés, les espèces aquacoles, tout comme les espèces aquatiques sauvages, doivent faire face à des modifications des paramètres de l'eau liées au changement climatique, comme une augmentation de la température de l'eau et de sa

variabilité. Ces températures modifient les flux énergétiques, stressent les espèces, et fragilisent les productions.

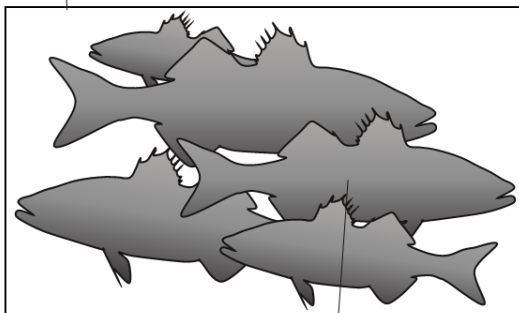
Dans ce contexte, les recherches que j'ai menées s'inscrivent dans une double ambition : mieux comprendre les interactions entre espèces aquatiques et environnement, pour contribuer à la conception de systèmes halieutiques et aquacoles plus durables, plus efficaces et plus résilients. Cette habilitation à diriger des recherches témoigne de ce parcours, au croisement des sciences agronomiques, de l'écologie aquatique et des enjeux nutritionnels. Elle s'articule autour d'une question centrale : comment penser, évaluer et orienter la production halieutique et aquacole dans un cadre de durabilité, intégrant les dimensions écologiques et nutritionnelles ?

Mes recherches ont 1/ exploré la complexité des interactions entre l'animal et son environnement, en intégrant des perspectives physiologiques, comportementales et bioénergétiques, 2/ caractérisé la variabilité inter-individuelle pour mieux prédire les réponses populationnelles, 3/ considéré l'approche systémique pour réduire les impacts environnementaux de l'aquaculture (Figure 0). Le fil conducteur de mes travaux est la recherche de stratégies permettant aux espèces aquatiques de mieux faire face aux défis anthropiques et environnementaux, contribuant ainsi à une production aquatique plus résiliente et respectueuse du vivant.

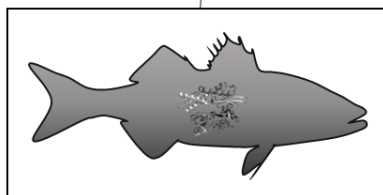
Mes enseignements, qui s'ouvrent progressivement aux enjeux de durabilité des productions halieutiques et aquacoles, ont profondément nourri ma réflexion scientifique. Ils m'encouragent à travailler sur les défis de ces productions et à mieux appréhender les productions dans leur contexte écologique et sociétale. Préparer ces cours durant mes cinq années d'enseignant-chercheur a constitué un nouvel espace de réflexion, alimenté par la confrontation aux questions des étudiants, souvent pertinentes, parfois déstabilisantes, et m'a obligé à clarifier mes positions, à actualiser mes connaissances et à élargir mes perspectives scientifiques.



**Comprendre le système pour réduire les pressions** : L'approche trophique pour réduire les impacts environnementaux des systèmes de production



**Comprendre la population** : Décrire la variabilité interindividuelle pour modéliser la réponse des populations face aux perturbations environnementales



**Comprendre et décrire l'individu** face aux pressions anthropiques : du stress aux traits d'histoire de vie

Figure 0. Les trois grands axes de mes travaux qui structurent ce manuscrit

## 4| Comprendre et décrire l'individu face aux pressions anthropiques : du stress aux traits d'histoire de vie

Les espèces aquatiques doivent faire face à de multiples et diverses modifications de leur environnement liées aux variations naturelles du milieu ou aux changements globaux induits par l'Homme. Les écosystèmes aquatiques, qu'ils soient marins ou dulçaquicoles, figurent parmi les écosystèmes les plus impactés par les pressions anthropiques en raison notamment de la surexploitation des ressources, de la fragmentation des habitats, de l'eutrophisation, des contaminations chimiques, des espèces invasives et du changement climatique (Danet et al., 2024; Halpern et al., 2007; Tickner et al., 2020). A l'échelle globale, il est estimé que l'intensité cumulative de ces pressions pourrait doubler d'ici 2050 pour les milieux marins (Halpern et al., 2025).

Ces modifications environnementales imposent aux organismes aquatiques des contraintes physiologiques et écologiques majeures. La survie dans un environnement changeant repose sur la capacité des individus à mobiliser des mécanismes de réponse adaptative à différentes échelles temporelles : réponses comportementales rapides, réponses phénotypiques, et adaptation génétique à plus long terme (Kristensen et al., 2020). À l'échelle individuelle, les réponses phénotypiques reposent en grande partie sur l'activation de mécanismes de physiologie du stress, qui constituent le lien fonctionnel entre la perception d'une perturbation environnementale et l'ajustement du phénotype (Schreck and Tort, 2016). La réponse de stress, définie comme l'ensemble des processus neuroendocriniens et métaboliques mobilisés lors d'une perturbation environnementale, entraîne notamment l'activation de l'axe hypothalamo-hypophyso-interrénalien chez les téléostéens et la libération de glucocorticoïdes tels que le cortisol (Wendelaar Bonga, 1997). Cette hormone permet la mobilisation des réserves énergétiques, la modulation des fonctions immunitaires et reproductives pour faire face à la perturbation (Wendelaar Bonga, 1997). Ainsi, la physiologie du stress ne détermine pas uniquement la capacité immédiate de réponse adaptative face à une perturbation, mais influence également l'expression des traits d'histoire de vie en modulant les allocations énergétiques et les priorités fonctionnelles de l'organisme.

C'est précisément ce lien mécanistique entre stress environnemental et stratégies d'allocation que j'ai développé dans mes recherches et qui sera développé dans les sections suivantes.

### 4.1. Lien stress et traits d'histoire de vie

#### 4.1.1. Une meilleure description de la physiologie du stress chez les poissons

Dans les milieux aquatiques soumis au changement global, la compréhension des mécanismes physiologiques du stress est essentielle pour plusieurs raisons. Elle permet

notamment de mettre en place des biomarqueurs physiologiques nécessaires pour détecter les effets sublétaux des perturbations environnementales, bien avant l'apparition d'effets sur les populations (Barton, 2002; Sokolova, 2013). Aussi, l'étude de la physiologie du stress permet de vérifier qu'un individu présente les capacités nécessaires pour faire face à une perturbation.

Le cortisol est généralement considéré comme la principale hormone du stress chez les téléostéens (Sadoul and Geffroy, 2019). Sa production a lieu dans les cellules interrénales du rein antérieur. Elle résulte de l'activation d'une cascade endocrinienne déclenchée au niveau de l'hypothalamus à la suite de la perception d'une perturbation environnementale (Wendelaar Bonga, 1997). Cet axe endocrinien (Figure 1), appelé axe Hypothalamo-hypophyso-interrénalien (HHI) débute par la sécrétion dans l'hypothalamus de l'hormone Corticotropin Releasing Factor (crf) (Alsop and Aluru, 2011). Crf stimule ensuite l'expression du gène pro-opiomelanocortin (*pomc*) dans l'hypophyse conduisant à la production de l'adrenocorticotropin hormone (acth) qui initie la synthèse du cortisol dans les cellules interrénales après fixation sur le récepteur melanocortin receptor 2 (*mc2r*). Cette synthèse est réalisée à partir du cholestérol, notamment grâce aux enzymes star ou p450scc (Figure 1). Une fois libéré dans le sang, le cortisol peut interagir avec les cellules cibles de nombreux tissus via deux types de récepteurs intracellulaires, les récepteurs aux minéralocorticoïdes (*mr*) et aux glucocorticoïdes (*gr*), modulant de nombreuses fonctions physiologiques (Alsop and Aluru, 2011). Enfin, le cortisol exerce un rétrocontrôle négatif sur sa propre production : en agissant par l'intermédiaire des récepteurs *mr* et *gr* au niveau central, il inhibe notamment la synthèse de crf, limitant ainsi l'activation de l'axe HHI.

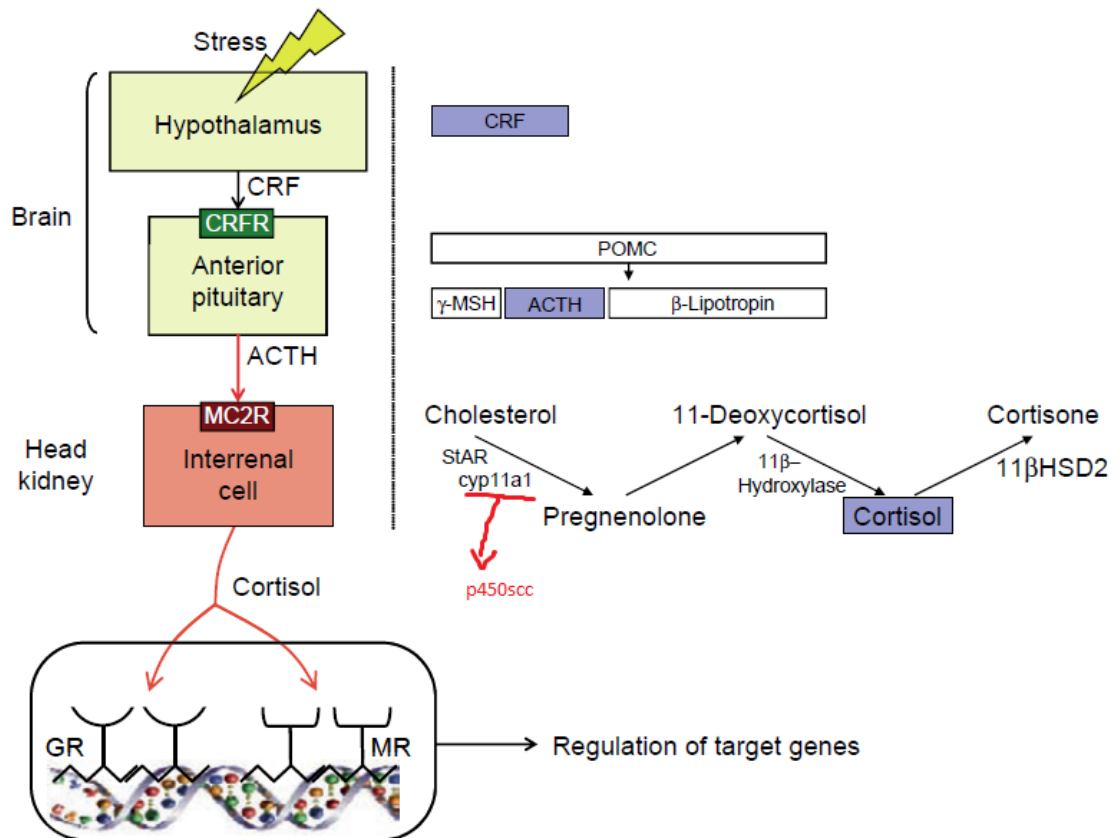


Figure 1. L'activation de l'axe du stress amenant à la production de cortisol dans les cellules interrénales. Adapté de (Alsop and Aluru, 2011).

Cette boucle de rétrocontrôle entraîne des réductions de valeur de cortisol, mesurée classiquement dans le plasma sanguin (Opinion et al., 2023; Xu et al., 2022). Le cortisol n'est donc pas nécessairement un bon indicateur de l'état de l'animal. Pour décrire l'état d'un animal, il est donc parfois pertinent de décrire plus en détails les autres éléments de l'axe HHI. Pour ces raisons, je me suis intéressé à la description plus fine de gènes de l'axe HHI chez plusieurs téléostéens. Ainsi, j'ai conçu, testé et validé des méthodes de mesures par PCR quantitative de plusieurs de ces gènes (Sadoul et al., 2018, 2021a), qui nous permettent de disposer maintenant des amorces nécessaires pour étudier notamment l'expression des gènes *crf*, *pomc*, *star* ou *mr* chez le bar européen, *Dicentrarchus labrax*.

Grâce à ces amorces, nous avons pu révéler comment 1/ le bar européen réagit à une augmentation de la température (Goikoetxea et al., 2021), 2/ les individus d'une population de bar différent dans leurs réactions face aux stress (Alfonso et al., 2019a), et 3/ étudier les liens entre stress et neurogénèses chez cette espèce (Sadoul et al., 2018).

#### *4.1.2. Le challenge aigu comme indicateur des capacités à réagir aux perturbations*

Comme évoqué précédemment, les concentrations plasmatiques de cortisol ne constituent pas toujours un indicateur fiable de l'état de stress chez les téléostéens. Si une élévation transitoire du cortisol caractérise généralement la réponse au stress aigu, des niveaux basaux faibles ne signifient pas nécessairement l'absence de stress. Ils peuvent au contraire traduire un état de stress chronique associé à une activation prolongée de l'axe HPI lié au rétrocontrôle négatif par le cortisol (Barton, 2002). Cet état physiologique peut compromettre la capacité de l'animal à faire face à un nouvel environnement comme en témoigne les réponses endocriniennes réduites suite à un nouveau stress observés chez de nombreuses espèces de poissons (Madaro et al., 2016; Moltesen et al., 2016; Vindas et al., 2016).

La capacité à répondre à une nouvelle perturbation environnementale peut donc représenter un bon indicateur de l'état physiologique de l'animal et donc de ses capacités à faire face. Dans le cadre de plusieurs de mes études, j'ai donc utilisé la perturbation aiguë et la réponse cortisol pour décrire l'état physiologique d'un animal. Le confinement (Sadoul et al., 2015), l'hypercapnie (Sadoul et al., 2017b), l'hypoxie (Alfonso et al., 2020; Sadoul et al., 2021a, 2022a), l'émersion (Lazaro-Cote et al., 2018), l'isolement (Alfonso et al., 2019a; Colson et al., 2015) ou encore la dessalure (Sadoul et al., 2021a) ont été utilisés dans mes recherches comme révélateur des différences d'état physiologique de l'animal.

#### *4.1.3. Vers des méthodes moins invasives de mesures du stress*

La mesure du cortisol en tant qu'indicateur de la réponse au stress peut être réalisée directement dans le plasma sanguin de l'animal, fournissant une estimation de la concentration circulante de l'hormone à un instant donné. Toutefois, cette approche nécessite un prélèvement sanguin qui constitue une procédure invasive (Figure 2 ; Sadoul and Geffroy, 2019a). Selon la directive européenne 2010/63/EU relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, le prélèvement sanguin est généralement classé comme une intervention invasive de sévérité légère lorsqu'elle est pratiquée selon les bonnes pratiques. Elle soulève néanmoins des enjeux éthiques et méthodologiques, notamment parce que la capture, la manipulation et le prélèvement eux-mêmes peuvent induire une réponse de stress aigu susceptible de modifier rapidement les concentrations de cortisol mesurées (Sadoul and Geffroy, 2019). Développer des méthodes moins invasives, ou permettant d'intégrer la réponse au stress sur des périodes plus longues, constitue donc un enjeu tant pour le bien-être animal que pour la validité des mesures physiologiques.

Les poissons excrètent une partie du cortisol plasmatique principalement par les branchies (95%) dans l'eau où il peut être quantifié (Ellis et al., 2005). Cette approche non invasive s'est fortement développée au cours des dernières années (Ellis et al., 2004). En effet, elle présente une sensibilité élevée et permet d'évaluer la réponse hormonale sans manipulation directe de l'animal. Grâce à une étude sur la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus*

mykiss, j'ai montré que cette méthode était particulièrement adaptée à l'étude d'une réponse à un stress aigu et qu'elle est fortement corrélée aux concentrations dans l'individu (Figure 3). Nous proposons dans (Sadoul and Geffroy, 2019) un script permettant de modéliser la dynamique d'excrétion du cortisol dans l'eau suivant les paramètres expérimentaux.

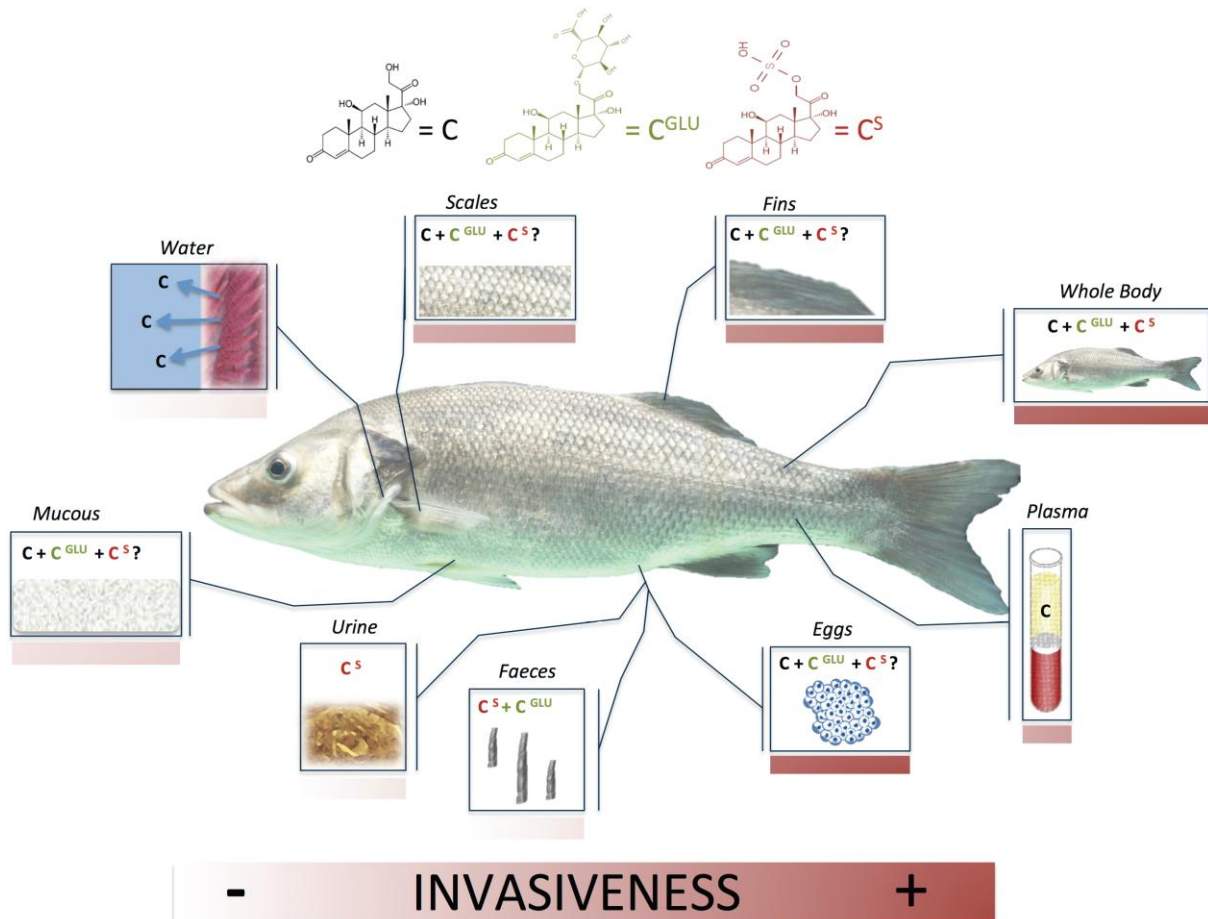


Figure 2. Matrices disponibles pour mesurer le cortisol chez un poisson téléostéen. Tiré de Sadoul and Geffroy (2019).

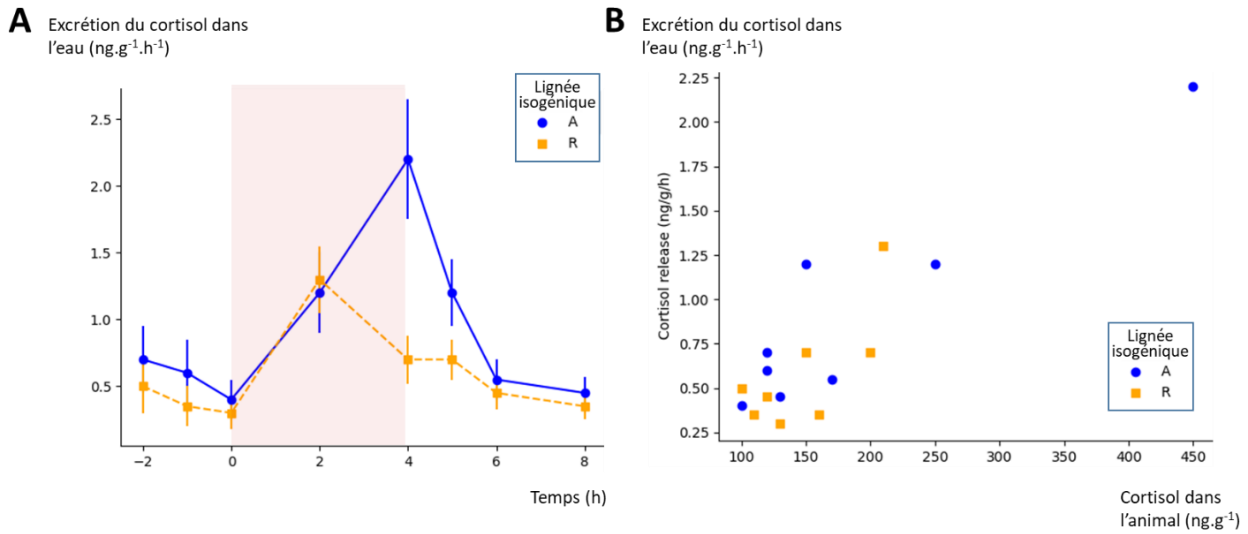


Figure 3. Taux d'excrétion du cortisol ( $\text{ng.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) dans l'eau de 2 lignées isogéniques de truites arc-en-ciel. (A) avant, pendant et après un challenge de confinement (période rose) de 4 heures et (B) comparaison avec les valeurs mesurées dans l'individu entier ( $\text{ng.g}^{-1}$ ). Adapté de Sadoul et al. (2015b).

L'approche présente cependant certaines limites : la mesure est généralement réalisée à l'échelle de l'aquarium et non de l'individu, et, comme la mesure plasmatique, elle reflète un état physiologique ponctuel plutôt qu'une exposition chronique. Dans cette perspective, la mesure du cortisol accumulé dans les écailles, s'est imposée comme une approche prometteuse. Le cortisol des écailles permet d'obtenir une estimation intégrée de l'exposition au stress sur des périodes de plusieurs semaines à plusieurs mois (Aerts et al., 2015), tout en étant considéré comme modérément invasive. Nous avons utilisé cette méthode pour montrer que le cortisol des écailles reflète l'histoire thermique individuelle et confirme que l'exposition prolongée à des températures élevées constitue un stress physiologique réel, au-delà d'une simple augmentation métabolique (Goikoetxea et al., 2021). Nous avons également réussi à quantifier le cortisol dans des écailles de thons sauvages, ouvrant la possibilité d'évaluer l'état physiologique de ces espèces par une méthode faiblement invasive (Roque d'orbcastel et al., 2021).

Enfin, je me suis intéressé aux approches comportementales comme indicateurs de l'état physiologique et du bien-être des poissons. Les modifications comportementales constituent souvent les premiers signes observables d'une exposition à un stress et représentent des indicateurs particulièrement sensibles des conditions environnementales (Huntingford et al., 2011; Scherer, 1992). Des paramètres tels que l'activité locomotrice, la structure spatiale du groupe ou la dispersion des individus sont facilement quantifiables et peuvent révéler des situations de mal-être ou d'inconfort. Ces variables peuvent être mesurées avec précision à partir d'enregistrements vidéo grâce à des outils commerciaux type

Ethovision®XT (Alfonso et al., 2020) ou des outils open-sources que j'ai développés (Sadoul et al., 2014).

Le comportement exploratoire dans un nouvel environnement constitue également un marqueur classiquement utilisé pour évaluer les effets de conditions environnementales contrastées. Ce type de test permet notamment d'analyser la thigmotaxie, c'est-à-dire la tendance à se maintenir près des parois, généralement associé à des états d'anxiété ou de stress. J'ai utilisé cette approche aussi bien à l'échelle du groupe (Alfonso et al., 2020; Sadoul et al., 2022a) qu'au niveau individuel (Alfonso et al., 2019a; Bastien Sadoul et al., 2016), démontrant son utilité pour caractériser les différences de réponses comportementales entre traitements ou entre phénotypes.

#### 4.1.4. *Le lien stress et croissance*

La croissance représente à la fois la base de la production de biomasse en aquaculture et constitue un déterminant majeur de la dynamique des populations en milieu naturel. En élevage, la vitesse de croissance conditionne directement les performances économiques, et les impacts environnementaux des productions, ce qui en fait un objectif central des programmes de sélection et d'optimisation des conditions d'élevage (Besson et al., 2016). Dans les écosystèmes naturels, la croissance influence fortement la survie individuelle, notamment au cours des premiers stades de vie, en modulant la vulnérabilité à la prédation, la tolérance aux contraintes environnementales et l'accès aux ressources trophiques (Anderson, 1988).

Il est clairement établi que le stress exerce un effet direct et multifactoriel sur la croissance (Sadoul and Vijayan, 2016). L'activation de l'axe HPI et l'élévation du cortisol, entraînent une diminution de la prise alimentaire (anorexie), une altération de l'absorption et de l'utilisation des nutriments, ainsi qu'une réallocation de l'énergie vers des fonctions de maintien et d'adaptation plutôt que vers la croissance somatique (Figure 2). Le cortisol agit directement sur les tissus périphériques en inhibant l'axe somatotrope (GH/IGF), en réduisant la synthèse protéique et en stimulant la protéolyse musculaire, conduisant à un ralentissement, voire à une régression de la croissance (Mommsen et al., 1999 ; McCormick et al., 2013). Ainsi, le stress chronique peut non seulement limiter l'apport énergétique par la réduction de l'ingestion alimentaire, mais aussi compromettre l'anabolisme et favoriser le catabolisme des protéines des structures (Figure 4). J'ai pu observer ce lien stress croissance dans plusieurs études sur différentes espèces de téléostéens (Herault et al., 2023; Sadoul et al., 2021a). Ces effets apparaissent clairement dans les résultats de la thèse de Mikael Herault, que j'encadre actuellement, avec des individus stressés de dorades japonaises, *Pagrus major*, qui montrent une prise alimentaire et des niveaux d'expression de l'hormone igf-1 dans le foie bien inférieurs à ceux des individus témoins, entraînant sans surprise une diminution de la croissance des individus (Herault et al., 2023).

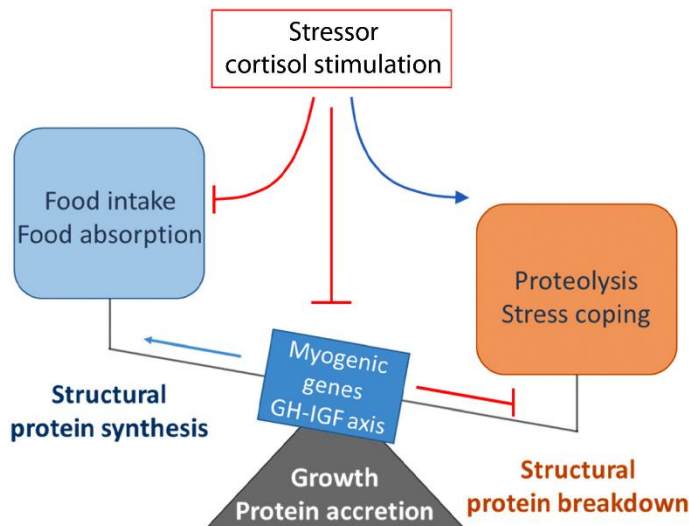


Figure 4. Impact du cortisol sur la croissance musculaire. Tiré de Sadoul and Vijayan (2016).

## 4.2. Le modèle bioénergétique pour évaluer les conséquences de perturbations environnementales

### 4.2.1. La théorie *Dynamic Energy Budget*

Le stress agit donc comme un facteur de réallocation énergétique, augmentant les coûts d'entretien et de défense au détriment des fonctions productives, notamment la croissance. Ces modifications d'allocation ne se limitent pas à des réponses physiologiques transitoires, mais peuvent se traduire par des conséquences durables sur les traits d'histoire de vie tels que la croissance, l'âge à maturité, la reproduction ou la survie (Schreck and Tort, 2016). L'étude de la physiologie du stress permet d'identifier les mécanismes par lesquels les organismes perçoivent les perturbations environnementales et y répondent. Cependant, cette approche seule ne permet pas toujours d'évaluer l'impact plus général de ces réponses sur la performance à long terme ni sur la trajectoire de vie des individus. À l'inverse, l'analyse des traits d'histoire de vie renseigne directement sur les conséquences fonctionnelles des perturbations environnementales, mais souvent sans en expliciter les mécanismes sous-jacents. Les deux approches apparaissent donc comme complémentaires : la première décrit les processus biologiques immédiats, tandis que la seconde en révèle les effets intégrés à l'échelle de l'organisme et du cycle de vie.

Dans ce contexte, la théorie du *Dynamic Energy Budget* (DEB) constitue un cadre que j'ai trouvé particulièrement pertinent pour faire le lien entre ces niveaux d'organisation puisqu'elle permet de comprendre comment les organismes acquièrent et utilisent l'énergie et les nutriments tout au long de leur cycle de vie, principalement en fonction de la température et de la disponibilité alimentaire, mais aussi de diverses perturbations environnementales potentielles (abiotiques, biotiques ou xénobiotiques). Cette théorie développée par Sebastiaan A.L.M. Kooijman dans les années 1980 et dont le livre de 2010 fait

maintenant référence (Kooijman, 2010), a gagné en popularité, en particulier en écologie aquatique avec de nombreux téléostéens modélisés (Sadoul and Vijayan, 2016). La théorie DEB modélise les taux auxquels les organismes assimilent la nourriture, allouent l'énergie à l'entretien, à la croissance, au développement et à la reproduction, et excrètent les déchets (Figure 5). Elle repose sur les principes de la thermodynamique et de la stœchiométrie, ce qui garantit sa robustesse et son applicabilité à un large éventail d'espèces, depuis les microorganismes jusqu'aux plantes et aux animaux (Marques et al., 2018). Dans la théorie DEB, l'énergie est d'abord ingérée, puis une fraction est assimilée et alimente le compartiment de réserve (Figure 5). L'énergie stockée dans la réserve est ensuite mobilisée, et une fraction  $\kappa$  alimente le compartiment structural ainsi que l'entretien somatique associé. La structure correspond au volume structural de l'organisme.

L'entretien de la structure est prioritaire sur l'augmentation de celle-ci et est proportionnel à l'énergie investie dans la structure. La fraction restante ( $1 - \kappa$ ) de l'énergie mobilisée est allouée à la maturité après paiement des coûts d'entretien associés (proportionnels à l'énergie cumulée déjà investie dans ce compartiment). La maturité correspond au niveau de complexité ou de développement de l'organisme et pilote les transitions entre stades de vie à certains seuils caractéristiques, tels que l'éclosion, la première alimentation, la métamorphose ou la puberté. Une fois la puberté atteinte, la maturité reste constante et l'énergie est alors dirigée vers le tampon de reproduction qui permettra de produire les gamètes.

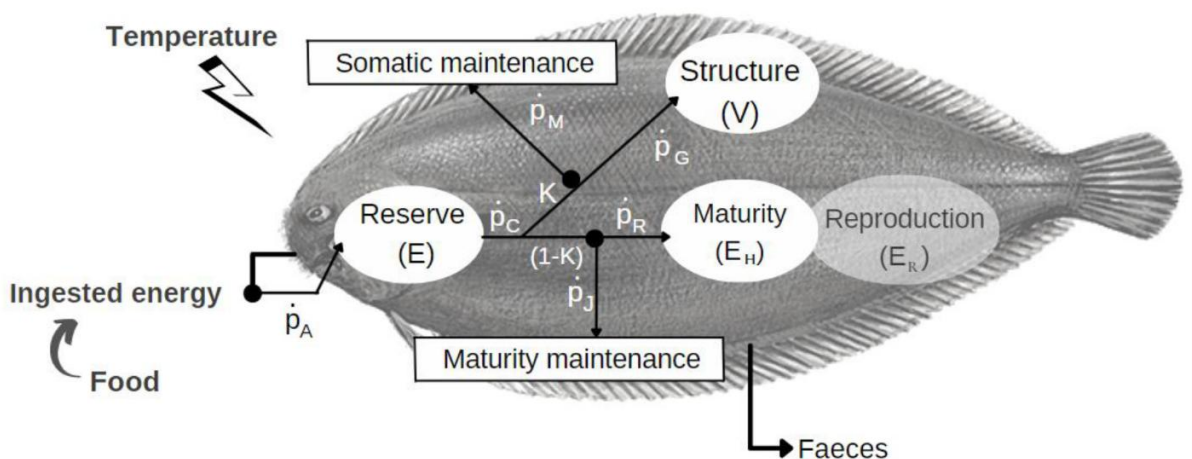


Figure 5. Représentation conceptuelle du modèle Dynamic Energy Budget theory (DEB). Les cercles correspondent aux variables d'état : la réserve  $E$  (J), la structure  $V$  ( $\text{cm}^3$ ), la maturité  $E_H$  (J) et le tampon de reproduction  $E_R$  (J). Les flèches représentent les flux d'énergie ( $\text{J}\cdot\text{j}^{-1}$ ). Les rectangles correspondent aux compartiments d'entretien. La température et la nourriture sont les deux variables environnementales prises en compte dans le modèle DEB. Tiré de (Lefebvre du Prey et al., 2023)



Bisphenol A (BPA) (Sadoul et al., 2019), 2/ séparer l'effet métabolique de la température du stress physiologique associé (Goikoetxea et al., 2021), 3/ évaluer l'effet métabolique d'un stress chronique (Sadoul et al., 2021a).

#### *4.2.2. L'utilisation de la théorie DEB dans un contexte de pollution*

Le bisphénol A (BPA) est un monomère organique aromatique largement utilisé dans la fabrication de plastiques et de résines. Il est omniprésent dans les milieux aquatiques (Michałowicz, 2014), et des concentrations atteignant des niveaux de l'ordre de parties par million ont été mesurées dans des cours d'eau à travers le monde (Flint et al., 2012). Des concentrations environnementales de BPA provoquent des effets perturbateurs endocriniens chez les espèces aquatiques dont les poissons (Flint et al., 2012; Oehlmann et al., 2009). Grâce à une expérience sur des œufs de truites arc-en-ciel, exposés à des concentrations équivalentes à une exposition maternelle environnementale, puis suivis pendant un an, nous avons montré qu'une exposition maternelle au BPA engendrait des altérations de la croissance et de l'expression des gènes du métabolisme et du stress à long terme (Sadoul et al., 2017a; Thomas et al., 2018). L'approche DEB, mise ensuite en place grâce à la paramétrisation du modèle pour la truite arc-en-ciel, a permis de montrer qu'une telle exposition entraîne une réduction de la mobilisation des réserves et que cet effet est prolongé après la disparition du BPA dans l'individu, avec des effets métaboliques irréversibles (Sadoul et al., 2019). Le modèle permet également de simuler les effets à long terme du BPA chez la truite arc-en-ciel dans un environnement différent.

#### *4.2.3. L'utilisation de la théorie DEB dans un contexte d'augmentation de la température*

À quelques rares exceptions près, les espèces aquatiques non mammifères sont ectothermes, c'est-à-dire que leur température corporelle est très proche de celle de l'eau, influençant leur métabolisme (Cairns et al., 2008). Des variations thermiques fortes ou des températures en dehors de la gamme de tolérance thermique de l'espèce représentent cependant des facteurs de stress pour les espèces.

La production de cortisol est dépendante de l'activité de plusieurs enzymes et donc vraisemblablement directement liée à la température corporelle de l'animal. Nous avons d'ailleurs observé dans une méta-analyse phylogénétique que la température d'acclimatation expliquait une part importante de la variabilité dans les niveaux de cortisol de base entre les espèces de poissons mais également pour des individus d'une même espèce acclimatés à différentes températures (Alfonso et al., 2023).

La théorie DEB, capable d'estimer le métabolisme à différentes températures, peut donc permettre de dissocier l'effet lié à l'augmentation du métabolisme avec la température de la production physiologique de cortisol en réponse à un stress. Par cette approche, nous avons renforcé l'hypothèse que les larves et juvéniles de bar européen sont bien stressés par une augmentation de la température de 4°C et qu'il ne s'agit pas d'une simple augmentation du

métabolisme (Goikoetxea et al., 2021). Ces résultats suggèrent que l'axe HHI est activé engendrant la mise en place de mécanismes adaptatifs permettant de répondre à la perturbation thermique avec des conséquences en cascade sur les traits d'histoires de vie.

### 4.3. Perspectives à court et moyen termes

#### 4.3.1. Prendre en compte l'histoire de vie thermique parentale

Au cours de mes activités de recherche, je me suis donc intéressé à l'impact de perturbations environnementales sur la physiologie du stress de l'animal et j'ai abordé les conséquences sur les traits d'histoire de vie par le prisme de la bioénergétique. J'ai pu observer des impacts à long terme de certaines perturbations sur ces capacités. Cependant, je n'ai que très peu abordé des effets plus subtils notamment générationnels. Or, le phénotype de la descendance est en partie déterminé par les perturbations environnementales subies par les parents, tels que démontrés pour plusieurs espèces de poissons (Colson et al., 2019; McGhee et al., 2021; Shama et al., 2016; Yeramilli et al., 2024). Il n'est cependant pas encore clair si cela aide ou non la descendance à mieux faire face (physiologiquement ou comportementalement) aux perturbations environnementales. Aussi, comme les femelles investissent davantage de ressources dans leur progéniture, les études sur les effets générationnels négligent largement les effets paternels. Pourtant, quelques données récentes indiquent que les mâles peuvent également exercer une influence significative sur les capacités d'adaptation de leur descendance (Hellmann and Rogers, 2024). Aussi, il a été proposé mais jamais testé, que les facteurs de stress paternels pourraient modifier le sex-ratio de la descendance via des changements dans la proportion de spermatozoïdes porteurs des chromosomes X et Y, dans les espèces de poissons où le mâle est le sexe hétérogamétique (Douhard and Geffroy, 2021). Pour combler ces lacunes et mieux comprendre comment l'élévation de la température de l'eau affecte les géniteurs et la génération suivante, nous avons entrepris des travaux dans le cadre du post-doctorat de Cassandra Aimon (financement Post-doctoral Marie Skłodowska-Curie). Nous avons ainsi prévu dans ce projet d'évaluer les effets des expériences de stress thermique chez des géniteurs mâles et femelles de truites arc-en-ciel et d'évaluer la réponse spécifique au sexe des parents sur le sex-ratio, et la physiologie, le comportement et les capacités adaptatives de la génération suivante. L'expérience est en cours à la Pisciculture Expérimentales INRAE des Monts d'Arrée (PEIMA, Sizun) et bénéficie également d'une bourse d'installation de Rennes Métropole que j'ai obtenue.

#### 4.3.2. Cortisol et stress : vers une ouverture à d'autres espèces

Mes travaux se sont beaucoup intéressés à la capacité des espèces de téléostéens à répondre aux challenges environnementaux. Or, bien que les téléostéens représentent la grande majorité des espèces pêchées, ils ne représentent qu'environ un cinquième de la production aquacole française (Agreste, 2025). En tant qu'enseignant-chercheur en

aquaculture durable, mes enseignements m'amènent à considérer d'autres espèces d'intérêt aquacole dont certaines que j'ai étudiées dans le cadre de mes précédentes expériences professionnelles (voir partie 6). J'ai ainsi à cœur d'élargir mes connaissances en physiologie du stress à d'autres espèces aquatiques.

Dans ce sens, je rédige actuellement avec Benjamin Geffroy (Ifremer) et Sébastien Alfonso (Autorité de sûreté nucléaire et de radioprotection), un article de synthèse qui présente la diversité des mécanismes stéroïdiens de réponses au stress chez les espèces marines (Sadoul et al., In prep.). L'article, qui devrait être intitulé « Is cortisol the major and ubiquitous stress hormone in marine phyla of fisheries interest ? », doit permettre de résumer les études s'intéressant au cortisol, ou stéroïdes assimilés, chez les espèces aquatiques allant des mollusques aux poissons cartilagineux, en passant par les crustacés.

Actuellement, je suis également responsable avec Pablo Brosset (Institut Agro, UMR DECOD) de décrire, dans le cadre du projet AGEPPPOP (France Filière Pêche), les niveaux de stress d'un poisson cartilagineux, la raie bouclée, *Raja clavata*. Comme chez les autres poissons élasmobranches (Idler and Truscott, 1966), il est probable que cette espèce produise un autre stéroïde proche du cortisol, la 1 $\alpha$ -hydroxycorticosterone. Pour mesurer ce stéroïde, je cherche à développer, en partenariat avec les collègues de l'Institut Agro, Manuel Vlach et Vincent Rioux (UMR NuMeCan), un dosage par chromatographie en phase gazeuse associé à un spectromètre de masse (GC-MS). Cet outil doit permettre d'être spécifique au stéroïde, contrairement aux kits immunologiques généralement utilisés par les autres auteurs, et initialement développé pour le dosage du cortisol. Afin de mettre en place le dosage, nous avons besoin du stéroïde purifié. Je collabore donc avec François-Hugues Porée (Ecole de Chimie de Rennes), spécialiste de la synthèse organique, et nous avons obtenu le financement d'un stage M2 par IRIS-E pour réaliser cela.

Dans le cadre du projet HOLOFORS (FEAMPA) que je porte, il est également prévu de mettre en place des mesures du stress chez l'espèce d'intérêt potentiellement aquacole : *Holothuria forskali* (voir partie 6). Plusieurs études semblent indiquer l'existence d'une production de cortisol chez d'autres espèces de la classe des Holothuroidea (Tableau 1), malgré l'absence des organes a priori nécessaires à leur production. L'ensemble de ces travaux utilise des kits immunologiques développés pour les vertébrés qui ne garantissent pas la spécificité des mesures. La mise en place du dosage de stéroïdes par GC-MS me permettra à nouveau de vérifier s'il s'agit réellement de cortisol, et de doser la molécule dans des conditions d'élevage variées, et favoriser la mise en place de paramètres zootechniques appropriés pour la croissance de l'espèce.

Tableau 1. Les études mesurant du cortisol chez les espèces de la classe des Holothuroidea (Tableau extrait de Sadoul et al., In prep.). Les méthodes ELISA (enzyme-linked immunosorbent assay) et RIA (Radioimmunoassay) reposent sur l'utilisation d'un anticorps designé pour le cortisol.

Etude	Espèce	Méthode de mesure
(Tian et al., 2025)	<i>Apostichopus japonicus</i>	ELISA
(Carter et al., 2024)	<i>Cucumaria frondosa</i>	ELISA
(Zhao et al., 2023)	<i>Apostichopus japonicus</i>	ELISA
(Ru et al., 2021)	<i>Apostichopus japonicus</i>	ELISA
(Jobson et al., 2021)	<i>Cucumaria frondosa</i>	ELISA
(Hamel et al., 2021)	<i>Cucumaria frondosa</i>	ELISA
(Hou et al., 2019)	<i>Apostichopus japonicus</i>	RIA
(Pei et al., 2012)	<i>Apostichopus japonicus</i>	RIA

## 5| Comprendre la population : Décrire la variabilité interindividuelle pour modéliser la réponse des populations face aux perturbations environnementales

L'ensemble des travaux décrits jusque-là s'intéresse principalement à évaluer l'impact de l'environnement sur les individus, ou à caractériser l'individu « moyen » dans un environnement dynamique. Ces approches cherchent à minimiser les différences entre individus afin de mettre en évidence les effets de conditions environnementales et de comparer des traitements. Cependant, au sein d'une population, chaque individu d'une population présente des capacités propres de réponses au stress, de croissance et de reproduction comme l'illustre la variabilité de biomasse de bars européens élevés dans des conditions supposées identiques (Figure 7). Si l'on souhaite modéliser la capacité de réponse d'une espèce ou d'une population d'individus face à une perturbation environnementale, il est indispensable de prendre en compte et comprendre cette hétérogénéité biologique et ses conséquences. Décrire cette variabilité est particulièrement important en écologie marine, où les environnements sont fortement dynamiques et hétérogènes, car elle conditionne la résilience et le potentiel adaptatif des populations face aux changements environnementaux (Palacio and Clark, 2023). En aquaculture, nous pouvons faire l'hypothèse que ces différences influencent directement la croissance, les interactions sociales, l'accès à la nourriture, la sensibilité au stress et, donc in fine, les performances zootechniques et le bien-être animal. Une part importante de mes travaux s'est ainsi attachée à caractériser les différences inter-individuelles de comportement et de réponses au stress.

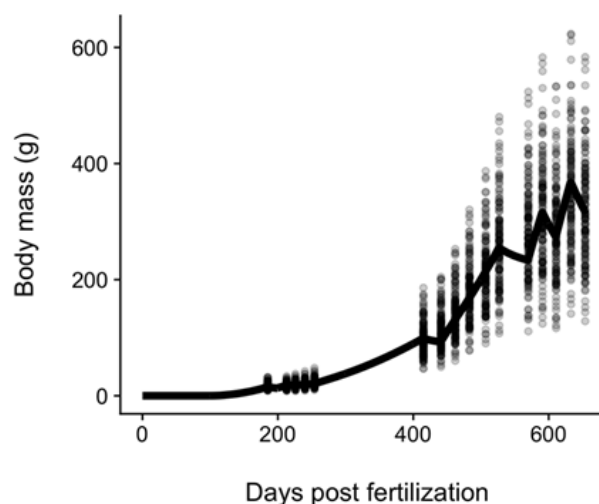


Figure 7. Variabilité dans les biomasses au cours du temps de bars européens élevés dans des conditions environnementales contrôlées à l'Ifremer de Palavas-Les-Flots. Chaque point représente un individu. La courbe noire représente les simulations par la modélisation DEB du bar. Extrait de (Besson et al., 2019b).

## 5.1. Personnalité, syndrome comportemental, et « coping style » pour caractériser les différences inter-individuelles

Au sein d'une population, les individus diffèrent dans leurs phénotypes comportementaux (Réale et al., 2007). Lorsque ces différences sont conservées à travers le temps et les contextes, on parle de **traits de personnalité** (Réale et al., 2007). Ces traits de personnalité peuvent conférer, selon le contexte environnemental, un avantage ou un désavantage en termes de capacités à s'alimenter, grandir et se reproduire, et donc en terme de fitness, c'est-à-dire la capacité à survivre et transmettre ses gènes à la génération suivante (Dingemanse and Réale, 2005). En effet, les pressions de sélection associées à ces traits fluctuent dans le temps et l'espace avec les conditions écologiques (par exemple la disponibilité en ressources ou l'intensité de la compétition), favorisant tour à tour des stratégies comportementales différentes et maintenant ainsi la diversité des personnalités au sein des populations (Dingemanse and Réale, 2005).

Les comportements de prise de risque sont relativement constants dans le temps et selon les contextes, et être audacieux ou timide est ainsi considéré comme un trait de personnalité chez les animaux (Gosling and John, 1999). Des traits de personnalité ont été observés chez un large éventail d'espèces terrestres, et ont été associés à leur fitness dans un environnement donné (Smith and Blumstein, 2008). Cependant, chez les espèces aquatiques très peu d'études ont montré cette consistance à travers le temps et les contextes.

Les outils expérimentaux disponibles à l'Ifremer de Palavas-Les-Flots, lors de mon postdoctorat représentaient une formidable occasion de vérifier cette consistance. En effet, une méthode de phénotypage à haut débit du comportement de prise de risque a été mise en place avant mon arrivée permettant d'envisager un tel suivi sur un grand nombre d'individus (Millot et al., 2009). Cette méthode, appelée test de prise de risque en groupe, consiste à placer les individus dans une moitié de bassin isolée par une plaque rigide et couverte pour créer une zone sombre et sécurisante (Figure 8). L'autre côté est exposé et représente un environnement potentiellement risqué. Au centre de la plaque, se trouve un trou équipé d'un lecteur de tag permettant d'identifier chaque poisson franchissant la plaque grâce à son PIT-tag (Passive Integrated Transponder-tag) intramusculaire. Grâce à ce test, j'ai pu montrer que la tendance d'un individu à être audacieux étaient conservées pendant plus de 6 mois (correspondant à la fin de l'expérience) et surtout de façon inédite, que ces différences sont conservées malgré des transferts de bacs, de salles, des mises en situation de stress chroniques, et la mise en place de la maturité sexuelle (Sadoul et al., 2022a). Ces résultats prouvent que la prise de risque peut être considéré comme un trait de personnalité chez le bar européen.

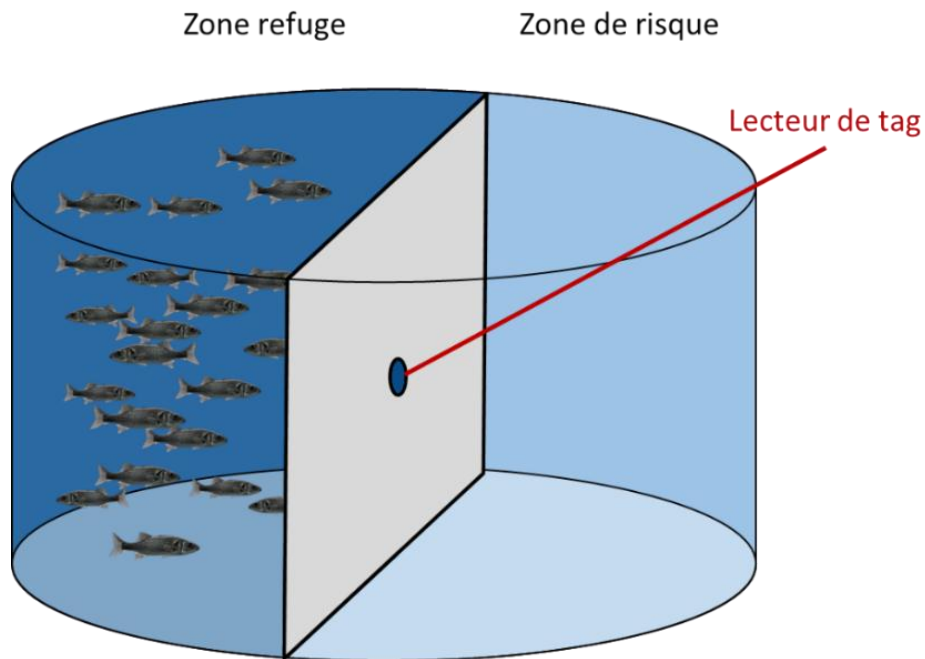


Figure 8. Test de prise de risque permettant de phénotyper un grand nombre d'individus. Les poissons sont acclimatés pendant 2 dans la zone refuge, puis une trappe est ouverte afin de laisser le passage dans la zone de risque. Chaque poisson est identifié lors de son passage à travers la trappe grâce à une puce intramusculaire. Figure empruntée à François Allal.

Lorsque des traits de personnalité varient de façon concomitante entre les individus, on parle généralement de « **syndrome comportemental** ». Le comportement de prise de risque et l'agressivité ont par exemple été démontrés comme étant liés chez de nombreuses espèces de poissons (Conrad et al., 2011), indiquant l'existence d'un syndrome comportemental. Nous avons identifié l'existence d'un tel syndrome chez l'anguille (Geffroy et al., 2015), et le bar européen (Sadoul et al., 2022a). Nous avons notamment montré que des individus qui prennent peu de risque dans le test de prise de risque tendent à moins explorer un nouvel environnement (Sadoul et al., 2022a). Cependant, nous n'avons pas observé de syndrome comportemental entre le comportement en groupe et le comportement en isolement chez le bar européen (Alfonso et al., 2019a).

Enfin, lorsqu'un trait de personnalité ou un syndrome comportemental varie en cohérence avec des paramètres physiologiques entre les individus, on parle de « **coping style** ». Ce concept a été proposé par Koolhaas et ses collègues en 1999 (Koolhaas et al., 1999) puis repris et étendu sous d'autres nominations, comme le « **Pace of life syndrome** » de Réale et ses collègues quelques années plus tard (Réale et al., 2010). Traditionnellement, ces concepts considèrent que les individus diffèrent selon un axe qui oppose deux phénotypes différents : les individus dits « proactifs », qui répondent par des stratégies actives d'affrontement, avec une faible réactivité hormonale endocrinienne (de l'axe HHI), et les individus « réactifs », qui sont plus réservés et caractérisés par une forte mobilisation de l'axe du stress. Ces différences sont associées à un ensemble d'autres traits physiologiques et

comportementaux, impactant notamment les traits d’histoire de vie dans un environnement donné (Figure 9). Par exemple, des individus plus explorateurs peuvent présenter une croissance plus rapide en conditions favorables, tandis que d’autres, plus prudents, peuvent adopter une trajectoire de croissance plus lente mais potentiellement plus stable dans des environnements contraignants. Les différences comportementales se traduisent donc, d’après ce concept, directement en différences de trajectoires d’allocation énergétique et, in fine, de fitness des individus.

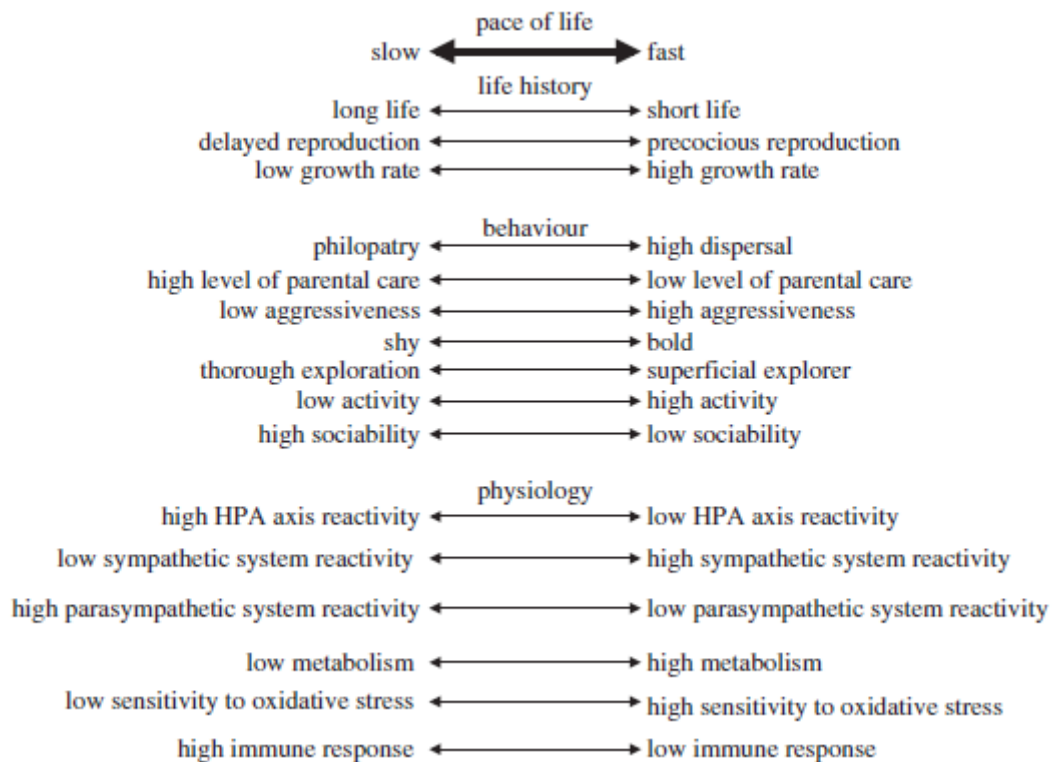


Figure 9. Le concept de Pace of Life Syndrome présenté par Réale et al (Réale et al., 2010). Avant cela, (Koolhaas et al., 1999) a nommé les individus à gauche de la figure comme « réactifs » et les individus de droite comme « proactifs ».

En aquaculture, ces différences comportementales et physiologiques se traduisent concrètement par des variations de croissance, d’efficacité alimentaire, d’interactions sociales et de sensibilité aux pratiques d’élevage (Castanheira et al., 2017). Le profil audacieux peut être plus performant en conditions optimales mais plus vulnérable aux stress, tandis que les individus timides présentent une meilleure robustesse mais des performances de croissance moindres. Comprendre ces liens permet d’anticiper les compromis entre productivité et bien-être, et éviter une sélection involontaire de profils potentiellement moins résilients (Castanheira et al., 2017).

En écologie marine, ce concept pose des questions sur les conséquences indirectes de la pression de pêche. En effet, il est maintenant clair que certains comportements sont sélectionnés suivant les engins de pêches utilisés (Diaz Pauli and Sih, 2017). Les études

montrent que les individus audacieux sont généralement plus pêchés par les engins dits passifs (filets maillants, palangre, etc...) tandis que les engins actifs (chaluts, sennes, etc...) extraient du milieu les individus timides (Arlinghaus et al., 2017; Diaz Pauli et al., 2015). Les concepts de « coping style » puis de « pace of life syndrome » suggèrent que cette sélection se traduit par d'autres conséquences impactant la fitness des individus non pêchés, et notamment la capacité adaptative (Diaz Pauli and Sih, 2017).

La possibilité de montrer donc l'existence de telles relations a été pour moi une étape importante dans l'étude des différences individuelles au sein des espèces d'intérêts halieutiques et aquacoles telles que la truite arc-en-ciel ou le bar européen (Figure 10).

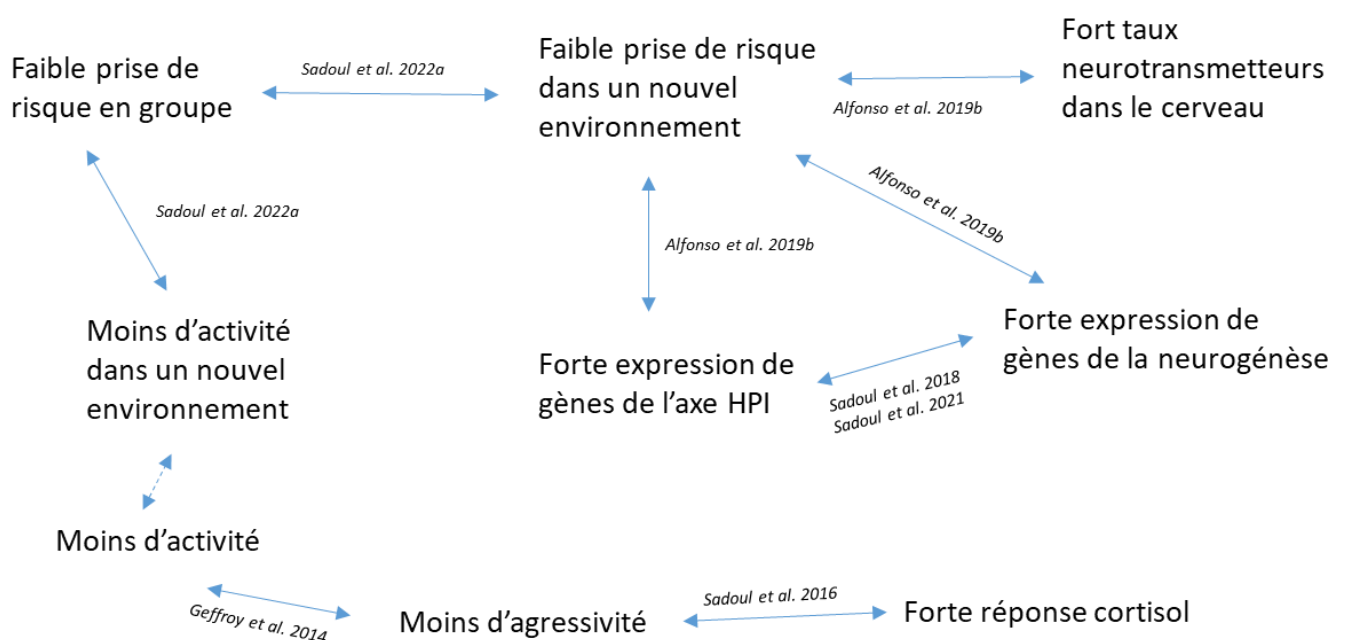


Figure 10. Les relations de type syndrome comportemental et coping style mises en évidence dans les différents travaux auxquels j'ai contribué.

Une approche intégrative combinant des mesures comportementales et physiologiques chez le bar européen, nous a permis d'observer que les différences de personnalité, notamment l'opposition entre individus audacieux et individus timides, correspondaient à des différences claires dans les réponses endocriniennes et neuronales (Alfonso et al., 2019b). Les poissons timides présentaient par exemple une activité sérotoninergique cérébrale plus marquée, ainsi qu'une expression accrue de gènes impliqués dans l'axe HPI (crf, gr2), la plasticité synaptique (egr1) et le développement neuronal (neurod2). Ces résultats ont montré de façon robuste que la personnalité ne se limite pas à un profil comportemental visible, mais qu'elle se traduit (voire repose) sur un ensemble neuroendocrinien spécifique (Alfonso et al., 2019b). Cette mise en relation des échelles de l'organisme, du comportement à l'expression

de gènes, a représenté une avancée dans la compréhension des mécanismes sous-jacents des coping styles chez les poissons.

Cette dimension mécanistique a été renforcée par un second volet de ces recherches, en étudiant la physiologie des bars caractérisés dans l'étude à long terme des traits de personnalité (présentée plus haut). Ce travail a révélé pour la première fois l'existence d'une signature transcriptomique associée à la personnalité chez le bar européen (Sadoul et al., 2022b). Les individus audacieux présentaient une surexpression dans l'hypophyse de gènes liés à l'exploration, aux comportements sociaux et à la mémoire, tandis que le rein montrait une activation spécifique de gènes associés à l'immunité et à la réponse aux stimuli (Sadoul et al., 2022b). Ces résultats démontrent que les différences de personnalité se traduisent par des mécanismes moléculaires opposés.

Chaque individu d'une population présente donc des capacités propres de réponses au stress, de croissance et de reproduction. Si ces phénotypes restent, comme évoqué précédemment, stables dans le temps entre les individus malgré les variations environnementales, le génotype joue vraisemblablement un rôle fort sur leur expression.

## 5.2. Décrire l'importance du génotype

J'ai montré durant ma thèse l'importance du génotype sur la variabilité des capacités des individus à faire face à une modification de leur environnement (Sadoul et al., 2015; Bastien Sadoul et al., 2016; Sadoul et al., 2017b). L'effet du génotype sur les capacités intrinsèques métaboliques est maintenant également bien décrit et permet d'expliquer des variabilités d'efficacité alimentaire et de croissance (Besson et al., 2019a). La sélection génétique en aquaculture représente ainsi l'un des outils les plus utilisés pour améliorer la productivité et la durabilité des élevages (De Montmorillon et al., 2026).

Cependant, malgré l'apparente importance de cette variabilité dans la performance d'une population soumise à un environnement variable, elle est généralement absente des modèles de croissance et de bilan de masses. Le modèle DEB est par exemple calibré pour un individu moyen et la variabilité entre individus est considérée comme de l'incertitude lors de la paramétrisation du modèle (Lika et al., 2011). Pour des utilisations décrivant les effets de l'environnement sur les performances moyennes des individus, prendre en compte la variabilité inter-individuelle n'a que peu d'intérêt. Cependant, comprendre comment les paramètres peuvent varier d'un individu à l'autre et caractériser la part de l'effet du génotype sur cette variabilité est indispensable afin de décrire de façon réaliste les demandes énergétiques ainsi que les rejets d'animaux plus ou moins sélectionnés pour certains traits métaboliques.

En partenariat avec l'UMR MARBEC, j'ai décidé de mettre en place une approche individuelle de la théorie DEB. Le principe est de passer d'une approche classique du DEB, capable de prendre en compte les variations de l'environnement (Température et quantité d'aliment) pour décrire les traits d'histoire de vie de l'individu moyen de la population, vers

une approche individuelle permettant à chaque individu de faire varier un paramètre d'allocation énergétique (Figure 11). Le génotypage de ces individus peut également permettre d'estimer l'héritabilité des paramètres. A l'aide de données publiées sur 588 individus génotypés (Besson et al., 2019a), nous avons démontré la faisabilité d'une telle approche et mis en évidence que certains paramètres permettent de capturer la variabilité inter-individuelle des traits d'histoire de vie au cours du temps. Nous avons montré que ces paramètres étaient significativement héritables suggérant un rôle important du génotype dans l'expression de ces paramètres. Sur la base du « pace of life syndrome », nous avons également fait l'hypothèse que la variabilité des paramètres DEB, pouvait être expliquée par des différences comportementales. Le comportement de prise de risques a donc été évalué sur l'ensemble des individus et nous avons montré que les individus audacieux, étaient ceux qui avaient le coût le plus important de transformation de l'énergie en structure (Besson et al., 2019a). J'ai présenté ces résultats au congrès DEB 2019 (Brest, France). Une approche similaire a été proposée dans le cadre du projet ANR **FishNess**, accepté en 2022, entre l'UMR MARBEC et l'UMR DECOD pour lequel je suis leader du Work Package sur ces aspects (voir point 5.4).

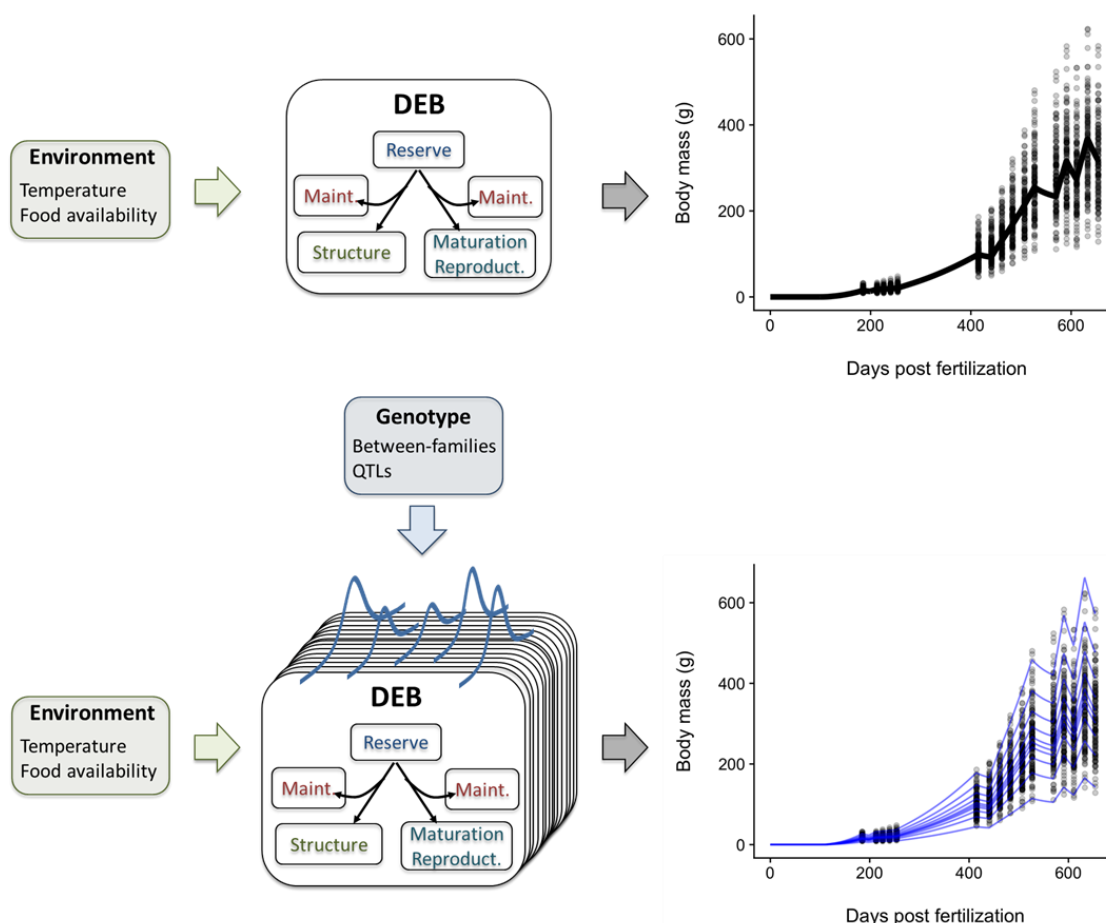


Figure 11. Prise en compte de la variabilité génétique pour prendre en compte des différences de traits d'histoire de vie prédits par le modèle DEB. Issus de (Besson et al., 2019b).

### 5.3. Les pressions anthropiques modifient le coping style à travers les générations

En parallèle, j'ai orienté une partie de mes recherches vers l'étude des effets des pressions anthropiques, en particulier de l'interaction prolongée avec l'être humain, sur la structuration de ces coping styles. En collaboration avec Benjamin Geffroy, nous avons étudié dès 2018 les effets de l'écotourisme sur des populations de poissons exposées de manière chronique à la présence humaine. En prélevant des individus de l'espèce d'eau douce *Odontostilbe pequirá* de zones touristiques et en les comparant en laboratoire à des individus prélevés dans des zones non touristiques, nous avons observé que les individus en zone touristique développaient des réponses physiologiques altérées : expression accrue des récepteurs minéralocorticoïdes et de facteurs liés à la neurogenèse, réponses cortisol plus intenses et modifications comportementales sous stress (Geffroy et al., 2018). Ces résultats indiquent que la présence humaine, même sans manipulation directe, peut constituer une pression environnementale forte, susceptible de remodeler la physiologie et la personnalité des animaux (Geffroy et al., 2018).

Poursuivant cette ligne de recherche, j'ai pu proposer en 2021, avec mes collègues, l'existence un « coping style » émergent que nous avons qualifié de « préactif » (Sadoul et al., 2021b). Cette proposition, basée sur une revue de la littérature, s'inscrit dans un contexte plus large montrant que les activités humaines modifient profondément les pressions de sélection auxquelles les animaux sauvages sont exposés. En particulier, la simple proximité avec l'Homme peut transformer les réponses antiprédatrices et les profils physiologiques associés au stress. Dans certaines situations, notamment en milieux urbanisés ou dans des zones fortement fréquentées, la présence humaine peut réduire la pression exercée par les prédateurs naturels, créant un « bouclier antipredation ». Ce relâchement de la prédation, combiné à un processus d'habituation aux perturbations anthropiques, pourrait conduire à un découplage des traits comportementaux et physiologiques habituellement corrélés au sein de l'axe classique proactif/réactif, pour former le style « préactif » que nous décrivons. Alors que les individus proactifs sont généralement caractérisés par une forte audace, une agressivité élevée et une réactivité physiologique modérée, et que les individus réactifs présentent une forte réponse physiologique au stress associée à une moindre agressivité, les individus dits préactifs combinent des traits issus de ces deux extrêmes. Ils se caractérisent par une agressivité réduite, comme les réactifs, mais également par une faible activation physiologique face au stress et une audace accrue, traits classiquement associés aux proactifs. L'émergence d'un tel style pourrait refléter une réorganisation des stratégies d'adaptation dans des environnements anthropisés, où la prédation naturelle est atténuée mais où les perturbations humaines sont fréquentes et prévisibles. Dans ce contexte, une faible agressivité pourrait limiter les coûts sociaux inutiles, tandis qu'une audace élevée et une bonne plasticité comportementale favoriseraient l'exploitation de nouvelles ressources. Parallèlement, une réponse physiologique au stress modérée réduirait les coûts énergétiques

liés à l'activation des mécanismes de stress. Ainsi, le style préactif pourrait représenter une stratégie adaptative spécifique aux environnements modifiés par l'Homme, située en dehors du continuum classique proactif/réactif.

## 5.4. Perspectives à court et moyen termes

Le projet FishNess a démarré au 1<sup>er</sup> janvier 2022 et vise à intégrer la capacité à faire face à des challenges environnementaux en faisant l'hypothèse que l'énergie nécessaire pour maintenir les mécanismes d'adaptation aux perturbations n'est pas disponible pour les autres fonctions de l'organisme. Une telle approche doit notamment permettre de mieux comprendre la résistance des populations aquacoles face au changement climatique mais également de proposer une nouvelle méthode de sélection basée sur la robustesse des individus. Grâce au projet FishNess, j'ai eu l'opportunité d'encadrer un postdoctorant (Stéphane Chantepie, qui a obtenu un poste de chargé de recherche à l'INRAe) puis maintenant, Matthieu Veron actuellement embauché pour 2 années sur le projet au sein de l'UMR DECOD.

Le projet FishNess a consisté à suivre pendant plus de deux ans trois populations génétiquement différenciées de bars européens élevées à trois températures correspondant à des environnements contrastés. Avec plus de 2 000 individus par population, suivis de manière ponctuelle ou longitudinale, et pour la plupart génotypés finement afin d'établir les relations d'apparement, ce dispositif expérimental réalisé à l'Ifremer de Palavas-les-Flots, a généré un jeu de données d'une richesse exceptionnelle. Il offre une opportunité unique d'estimer la variabilité inter-individuelle des paramètres issus de la théorie du Dynamic Energy Budget theory (DEB) et d'en quantifier la composante génétique.

Classiquement, les paramètres bioénergétiques sont estimés individuellement ou à l'échelle d'un groupe à l'aide de procédures d'optimisation de vraisemblance relativement simples, en supposant des individus indépendants et des paramètres fixes (Lika et al., 2011). Or, un tel cadre devient rapidement inadapté face à des données hiérarchiques et corrélées, combinant effets individuels, effets environnementaux, mesures répétées dans le temps et relations génétiques. Il ne permet ni d'intégrer correctement la dépendance entre observations, ni d'estimer simultanément les paramètres moyens et leur variabilité inter-individuelle. Contrairement aux approches que j'avais pu proposer précédemment (Besson et al., 2019b), l'ampleur et la structure du jeu de données FishNess imposaient donc un changement d'échelle méthodologique.

Pour répondre à ce défi, Stéphane Chantepie puis Matthieu Veron ont entrepris d'implémenter le modèle DEB en code C++ et de l'intégrer dans le cadre statistique Template Model Builder (TMB). TMB est un outil particulièrement performant pour la paramétrisation de modèles complexes, reposant sur la différentiation automatique et l'approximation de Laplace, ce qui permet d'optimiser efficacement des modèles riches en paramètres (Kristensen et al., 2016). Il est spécialement adapté aux modèles hiérarchiques dans lesquels

certaines paramètres varient entre individus, ce qui est précisément le cas lorsqu'on cherche à estimer des paramètres DEB spécifiques à chaque poisson tout en décrivant leur distribution au sein de la population.

L'approche DEB-TMB permet ainsi de spécifier explicitement la vraisemblance du modèle, d'introduire des effets aléatoires décrivant la variabilité individuelle des paramètres biologiques, et d'estimer simultanément les paramètres moyens de la population ainsi que les déviations individuelles autour de ces moyennes. Lorsque des informations génétiques sont disponibles comme dans le cas de l'expérience FishNess, il devient possible d'intégrer une matrice d'apparentement, voire une matrice génomique, afin de modéliser les effets génétiques. Les effets individuels sont alors considérés comme des effets aléatoires corrélés, dont la structure est déterminée par la parenté génétique. Cette intégration permet d'envisager de relier directement les différences phénotypiques observées, croissance, consommation d'oxygène, à leur base génétique, améliorant à la fois la précision statistique et l'interprétation biologique des estimations.

Par ailleurs, TMB offre une grande flexibilité pour combiner au sein d'un même cadre des données longitudinales, des observations ponctuelles et des covariables environnementales (température, ration alimentaire), tout en conservant une rapidité d'optimisation compatible avec des jeux de données massifs, tels que disponibles dans FishNess. L'approche DEB-TMB ouvre ainsi la voie à une estimation intégrée des trajectoires énergétiques individuelles, à la quantification de l'héritabilité des paramètres physiologiques, et à des analyses génétiques avancées telles que la détection de QTL (Quantitative Trait Loci) ou la prédiction génétique à partir de paramètres mécanistes plutôt que de simples traits phénotypiques observés. Les développements méthodologiques réalisés dans ce cadre sont actuellement intégrés dans un package en cours de développement par Matthieu Veron (OptmyDEB).

En intégrant explicitement la variabilité inter-individuelle et la structure des données hiérarchiques, l'approche offrira un cadre de modélisation plus robuste, capable de mieux représenter le fonctionnement réel des populations face aux changements globaux. L'outil développé me permettra également de paramétrer de façon fiable de nouvelles espèces aquatiques d'intérêts halieutiques ou aquacoles.

## **6| Comprendre le système pour réduire les pressions :**

### **L'approche trophique pour réduire les impacts environnementaux des systèmes de production**

L'originalité des travaux présentés jusqu'ici réside donc à la fois dans la combinaison d'approches multiples, allant du comportement à la transcriptomique, et dans l'ouverture d'un champ de réflexion sur la plasticité des coping styles sous l'effet des pressions humaines. J'ai ainsi pu démontrer que la personnalité des poissons est non seulement stable et biologiquement ancrée, mais aussi modulable par l'environnement, y compris sous l'effet de facteurs anthropiques persistants. Ces résultats apportent des éléments essentiels pour l'écologie comportementale et l'évolution, car ils permettent d'articuler la diversité interindividuelle avec les conditions environnementales, naturelles ou anthropiques. Ils offrent également des perspectives appliquées, en particulier en aquaculture, où la prise en compte des différences individuelles pourrait améliorer à la fois le bien-être des poissons et la performance des élevages.

L'ensemble de ces recherches s'est principalement focalisé sur l'étude d'une espèce isolée dans un environnement dynamique. Si cette approche est indispensable pour décrypter les mécanismes fins de réponse au stress, d'allocation énergétique ou de performance, elle ne permet pas d'explicitier la complexité des interactions écologiques notamment inter espèces.

L'approche multi-espèces constitue ainsi une étape supplémentaire vers une compréhension plus intégrée des systèmes biologiques, en tenant compte des interactions trophiques et des flux de matière et d'énergie entre organismes. Elle permet de mieux représenter le fonctionnement des écosystèmes naturels, mais également des systèmes aquacoles, qui ne sont pas isolés de leur environnement et reposent eux-mêmes sur des ressources issues des écosystèmes marins.

#### **6.1. Vers des systèmes aquacoles moins dépendants des poissons sauvages**

Les systèmes aquacoles permettent de produire des protéines animales avec des impacts environnementaux globaux relativement faibles comparés aux autres productions animales, qu'elles soient terrestres ou issues des pêches d'arts traînants tels que les chaluts ou la drague (Gephart et al., 2021; Poore and Nemecek, 2018). Cependant, les niveaux d'impacts sont très variables d'une production aquacole à une autre, avec l'aquaculture dite nourrie, c'est-à-dire qui nécessite de l'apport exogène d'aliment, qui s'oppose à l'aquaculture dite non-nourrie ou extractive (Gephart et al., 2021). En effet, pour les espèces nourries,

l'alimentation contribue pour une large part des impacts environnementaux liés à la production (Kuempel et al., 2023; Newton and Little, 2018). Il est par exemple classiquement estimé qu'environ 70% des émissions de gaz à effets de serre liés à la production de saumons atlantique, *Salmo salar*, provient de la production de l'aliment nécessaire à nourrir cette espèce (Kuempel et al., 2023). Aussi, bien que les aliments aquacoles utilisent de plus en plus d'ingrédients terrestres (Aas et al., 2022; Cottrell et al., 2021) ou de coproduits animaux, l'aquaculture nourrie est encore dépendante annuellement d'environ 15 millions de tonnes de poissons sauvages issus de la pêche dite minotière (Cottrell et al., 2020). Malgré les efforts importants de réduction de cette dépendance par espèce, la croissance rapide de l'aquaculture, et en particulier de l'aquaculture nourrie, continue d'accroître la demande pour ces poissons sauvages. Cependant, il est clair que nous avons déjà atteint le rendement maximum des principaux stocks historiques de poissons issus de la pêche minotière (Cottrell et al., 2020), situés principalement au large des côtes d'Amérique du sud. Cette augmentation de la demande conjuguée à une offre stable entraîne nécessairement une augmentation des prix de la farine et d'huile de poissons issues de ces pêches (EUMOFA, 2025). Probablement en lien avec cette demande croissante, de nombreuses usines de production de farine et d'huile de poissons se sont installées sur les côtes d'Afrique subsaharienne afin de bénéficier de nouveaux stocks de poissons (Shea et al., 2025), posant des questions éthiques quant à la concurrence avec l'alimentation humaine dans des pays très dépendants de ces ressources alimentaires (FAO, 2022). Ainsi, que ce soit d'un point de vue économique ou éthique, il paraît indispensable de trouver des solutions pour continuer à réduire la dépendance des espèces nourries, carnivores, aux farines et huiles de poissons.

Les principales difficultés pour continuer à substituer significativement la farine de poissons (FP) dans les aliments d'espèces carnivores par des farines végétales, résident dans la diminution associée de l'appétence, du bien-être et des capacités à faire face aux perturbations, notamment infectieuses entraînant des réductions de potentiels de production durable (Gatlin III et al., 2007). Dans le cadre d'une étude dans laquelle nous avons alimenté des truites arc-en-ciel avec un aliment végétal dès la première alimentation, nous avons montré que la réduction forte de croissance associée à cet aliment était associée à une augmentation des signes de stress et la mise en place d'un comportement globalement apathique (B. Sadoul et al., 2016). Ces résultats traduisent clairement les limites à la réduction drastique de l'utilisation d'ingrédients issus de poissons sauvages.

Parallèlement, les coproduits issus des filières de transformation des produits aquatiques représentent une source protéique à fort potentiel de valorisation. D'ailleurs, la filière aquacole utilise déjà massivement ces coproduits ; 39% de la FP et 54% de l'huile de poissons sont issus de coproduits au niveau mondial (EUMOFA, 2025). L'aquaculture est donc un formidable moyen de valoriser les co-produits issus des productions aquatiques et cette circularité peut être considérée comme stratégique dans l'augmentation de l'offre alimentaire mondiale (Sandström et al., 2022). Cependant, l'offre en coproduits reste également limitée et ne suffit pas à réduire la pression sur les poissons sauvages (Cottrell et al., 2020; Froehlich

et al., 2018). L'hydrolyse enzymatique, un procédé biotechnologique qui consiste à fragmenter les protéines en peptides et acides aminés libres à l'aide d'enzymes protéolytiques (protéases), permet d'augmenter la valeur fonctionnelle et nutritionnelle des co-produits (Chalamaiah et al., 2012), et offre donc une possibilité de réduire les besoins en FP en aquaculture. La thèse en cours de Mikael Herault que je co-encadre vise à tester le potentiel de réduction de la dépendance à la FP grâce à l'utilisation d'hydrolysats de coproduits aquacoles. Les expériences ont testé la possibilité de réduire de moitié l'utilisation de FP dans l'aliment (en passant de 30 à 15% de l'aliment) de la dorade japonaise, *Pagrus major*, une espèce carnivore majeure en Asie de l'Est et un modèle pertinent pour les Sparidés. Pour cela il a été proposé de compléter les régimes alimentaires avec 5% d'hydrolysats issus d'élevage de tilapia, (*Oreochromis sp.*) ou de crevettes (*Litopenaeus vannamei*). Les conséquences sur les performances zootechniques et sur des paramètres physiologiques, notamment lié au stress ont été évaluées. Après 15 semaines d'expérimentation, les juvéniles de dorades japonaises alimentés avec un aliment de faible teneur en FP mais supplémentés avec les hydrolysats ont montré des performances zootechniques et des capacités de réponses aux stress meilleures que l'aliment contrôle avec 30% de FP (Herault et al., 2023).

Toutefois, malgré ces résultats prometteurs, le coût de ces hydrolysats constitue encore des freins à leur adoption à grande échelle en nutrition aquacole. Afin d'améliorer leur rentabilité et de favoriser leur diffusion industrielle, une stratégie consiste à les utiliser sous forme liquide, à des doses plus faibles, notamment par application en enrobage. Cette modalité présente l'avantage d'augmenter l'appétence des aliments en rendant les composés attractifs plus directement accessibles aux récepteurs gustatifs des poissons. L'utilisation de cette forme liquide est moins efficace que l'utilisation des hydrolysats secs incorporés mais permet tout de même de réduire significativement le besoin en FP tout en conservant les performances de l'aliment riche en FP (Herault et al., 2026). D'après nos calculs, utilisant la méthode d'allocation économique développée par Kok et collaborateur (Kok et al., 2020), nous estimons que l'utilisation de ces suppléments alimentaires permet de réduire de 25% la dépendance en poissons sauvages chez ces sparidés (Herault et al., 2026).

## 6.2. Des systèmes aquacoles multitrophiques pour réduire les impacts environnementaux

Une autre approche permettant de réduire les impacts environnementaux consiste à produire davantage d'espèces extractives, c'est-à-dire qui ne nécessitent pas d'apport alimentaire exogène. Pour cela, une possibilité réside dans le développement de systèmes d'aquaculture multitrophique intégrée (AMTI). Ces systèmes consistent à associer, au sein d'un même site de production, plusieurs espèces appartenant à différents niveaux trophiques, de manière à établir des interactions trophiques entre elles (Chopin et al., 2012). Les rejets issus des espèces principales (nourries ou non) sont ainsi valorisés par des organismes extractifs, créant une complémentarité biologique et favorisant une meilleure efficacité

globale du système. Ces systèmes peuvent intégrer des espèces autotrophes, généralement des macroalgues, capables de réduire les rejets dissous de la première espèce aquacole, et/ou des détritivores capables de valoriser la matière organique particulaire en suspension ou sédimentée.

Les holothuries sont généralement mentionnées comme de bons candidats à l'intégration en AMTI (Grosso et al., 2021; Huo et al., 2026; Tolon et al., 2017). En effet, plusieurs espèces de ce groupe sont détritivores et leur valorisation commerciale est particulièrement intéressante, favorisant également la durabilité économique des productions aquacoles (Ridler et al., 2007). La demande pour ces espèces est en effet en croissance importante entraînant une pression sur les stocks halieutiques à travers le monde et augmentant les tarifs qui peuvent atteindre jusqu'à 1500<sup>E</sup> le kilogramme de poids sec sur les marchés asiatiques (Purcell et al., 2025).

A travers différents travaux, j'ai pu contribuer aux preuves de concept visant à tester les capacités d'intégration des holothuries placés sous des productions primaires en France (Chary et al., 2020; David et al., 2024; Sadoul et al., 2022c). Deux principales espèces autochtones ont été testées comme candidates à une intégration en AMTI en France métropolitaine : *Holothuria tubulosa* et *Holothuria forskali*. *H. tubulosa* est une espèce présente uniquement en Méditerranée alors que *H. forskali* est retrouvée sur l'ensemble des façades maritimes françaises métropolitaines (Rakaj and Fianchini, 2024). Les études auxquelles j'ai pu contribuer s'accordent sur le fait que les holothuries étudiées peuvent être associées à l'ensemble des espèces aquacoles testées, avec des survies très bonnes mais des croissances significatives uniquement lorsque des juvéniles sont utilisés. En effet, les études sur les individus adultes ne montrent que peu d'effets significatifs, probablement en raison d'une part trop importante de l'énergie allouée à la reproduction et à la maintenance métabolique. Aussi, les études mettent en avant que la densité d'élevage des holothuries est un déterminant majeur ; au-delà d'un seuil critique (environ quelques kg/m<sup>2</sup>), la croissance ralentit fortement (Figure 12), probablement en raison de la compétition pour l'espace et les ressources. Il s'agit là de la principale limite actuelle à l'utilisation de ces espèces pour bioremédier les rejets aquacoles. Enfin, ces études montrent qu'un travail est nécessaire sur le design des structures d'élevage (cages suspendues, structures 3D ou parcs au sol) afin de faciliter la récolte, éviter les évasions et maximiser l'accès aux déchets sans créer de zones anoxiques. L'ensemble de ces verrous nécessitent d'avantage d'études, ce qui m'a amené à déposer le projet **HOLOFORS** qui a été financé par le FEAMPA National (mesure Innovation), en partenariat avec le Comité Régional Conchylicole Bretagne Nord, le Centre pour l'Aquaculture, la Pêche et l'Environnement (CAPENA) et le Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN). Le projet est présenté plus en détails dans la partie 6.5.2.

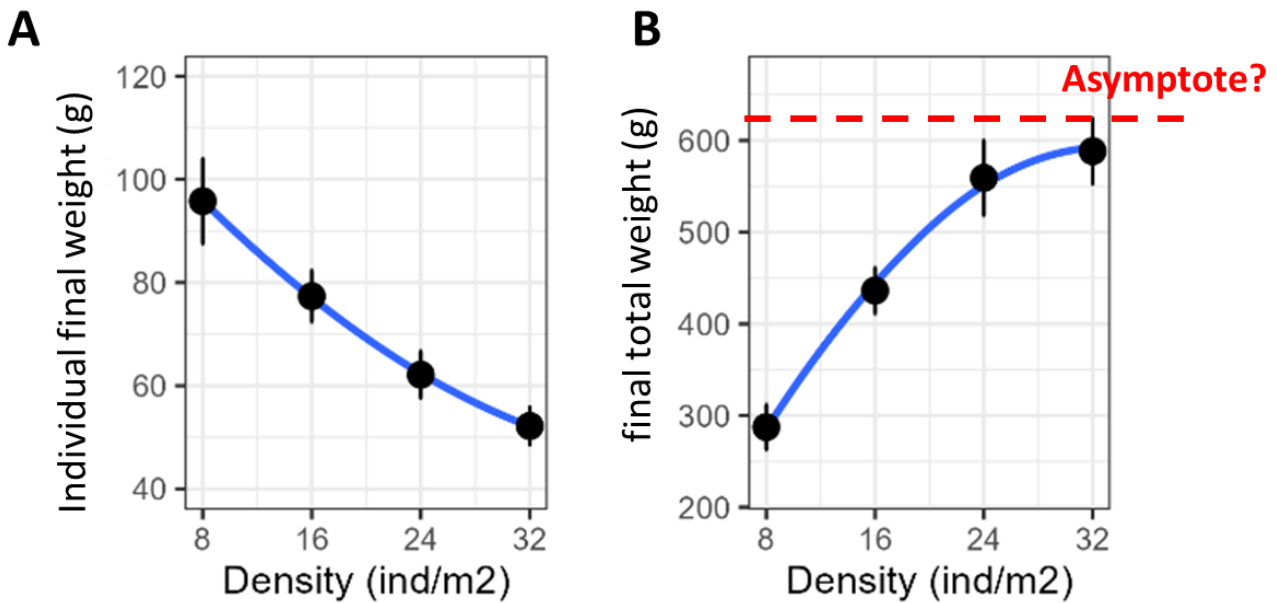


Figure 12. Effet de la densité d'élevage sur la croissance d'holothuries. Poids individuels (A) et poids totaux d'holothuries, *H. forskali*, placés à différentes densités (exprimées en individus par m<sup>2</sup>) dans des cages de 0.4 m<sup>2</sup> pendant 15 mois sous des cages d'huîtres plates, *Ostrea edulis*. Le poids initial était identique à toutes les conditions (5 g). Tiré de Sadoul et al., (2023).

### 6.3. Le modèle bioénergétique pour estimer les capacités de bioremédiation des espèces détritivores

Le modèle DEB estime pour une température donnée, la répartition à un instant  $t$  de l'énergie assimilée par l'animal vers les différentes variables d'état qui décrivent les traits d'histoire de vie de l'animal (Figure 13). Le modèle se paramétrise à partir de données très diverses issues de la littérature et d'expérimentation, comme j'ai pu le faire pour la truite arc-en-ciel (Sadoul et al., 2019). Une fois paramétré, le modèle permet de décrire les besoins en énergie d'un animal pour qu'il suive une croissance connue à une température donnée (Figure 13). Cette propriété m'a permis de collaborer avec 2 doctorants sur les capacités d'espèces aquatiques à consommer les rejets d'espèces aquacoles (Chary et al., 2020; Galasso et al., 2020). La théorie DEB a ainsi permis d'estimer les capacités de bioremédiation dans un environnement donné. Cette approche nous a permis de montrer que l'espèce d'holothurie, *Holothuria scabra*, n'était capable de consommer qu'une part très faible des rejets produits par une ferme aquacole d'ombrine, *Sciaenops ocellatus* (Chary et al., 2020). La raison principale invoquée est à nouveau la difficulté d'élevage à forte densité. Au contraire, nous avons estimé de la même façon, que le ver polychète, *Hediste diversicolor*, était capable, dans des conditions d'élevage, de consommer une quantité plus intéressante de rejets aquacoles provenant d'un élevage de bar (Galasso et al., 2020). Le modèle bioénergétique permet donc, à partir de données de croissance connues et d'un historique de températures, d'estimer les

besoins énergétiques, mais il permet également de simuler les potentiels de bioremédiation dans de nouveaux environnements, avec des températures et des quantités de rejets dynamiques. Nous avons proposé cette approche dans le cadre du stage de Master 2 réalisé par Chloé Barrier-Loiseau sur *Holothuria tubulosa* que j'ai co-encadré en 2020.

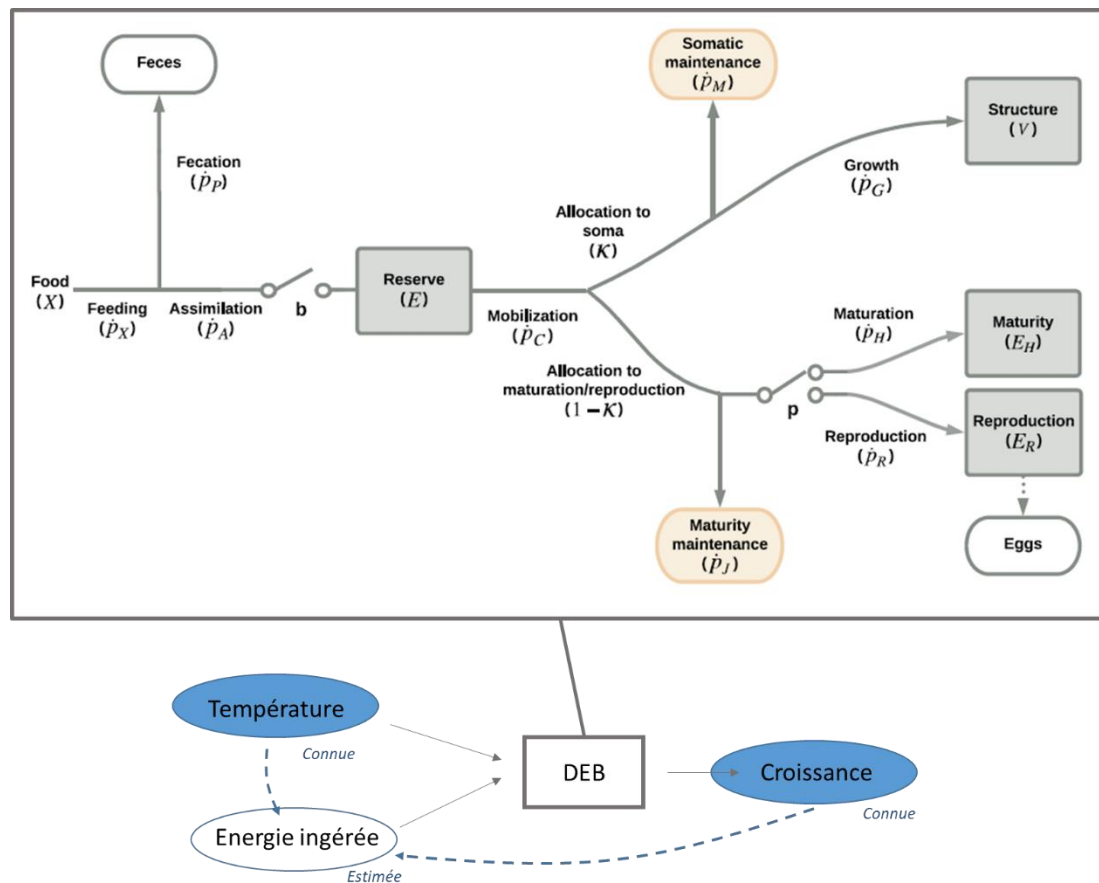


Figure 13. Le modèle classique Dynamic Energy Budget (DEB) et son utilisation pour estimer l'énergie ingérée d'un animal ayant une croissance connue dans une température connue

## 6.4. L'approche bioénergétique pour estimer les capacités trophiques des nurseries

En utilisant les mêmes principes et concepts, j'ai proposé aux collègues à mon arrivée à l'Institut Agro d'étudier les capacités trophiques des nurseries, une thématique largement abordée par le laboratoire. En effet, au sein de l'UMR DECOD, plusieurs thèses se sont intéressées aux capacités des nurseries côtières à soutenir le développement des juvéniles de poissons plats (Archambault et al., 2014; Day et al., 2020; Saulnier et al., 2020). Le ratio entre la disponibilité en nourriture et les besoins énergétiques de ces espèces semble être un déterminant majeur de la capacité d'accueil des nurseries. Cependant, les besoins

énergétiques sont particulièrement difficiles à évaluer car ils dépendent du stade de vie et de l'environnement thermique. Aussi, ils sont très variables en fonction de la saison et des conditions environnementales. J'ai donc proposé en collaboration avec Hervé Le Bris (Institut Agro), Anik Brind'amour (Ifremer de Nantes) et Jérémy Lobry (UR EABX, INRAE) d'utiliser la modélisation DEB pour réaliser ces estimations. J'ai ainsi pu encadrer sur cette thématique 2 stages de Master 2, Marion Lefebvre du Prey (2022) et Tristan Halna du Fretay (2024). Le premier stage, financé par l'UMR DECOD, a permis d'affiner les estimations de capacités trophiques des nourriceries et de clairement identifier les périodes de limitations trophiques dans l'estuaire de la Seine (Lefebvre du Prey et al., 2023). Ce stage a posé les fondements du projet ESTEEM, financé par EDF, et porté par Jérémy Lobry, qui vise à aller plus loin en décrivant l'impact combiné de la température et de la pollution sur les capacités de croissance et de survie de juvéniles de poissons dans les estuaires. Dans le cadre de ce projet, j'ai dirigé le stage de Master 2 de Tristan Halna du Fretay, que nous avons recruté ensuite en thèse. Je participe maintenant à hauteur de 25% à son encadrement doctoral. Le stage et le début de thèse ont fait l'objet d'une présentation orale dans un congrès international (Halna Du Fretay et al., 2025) et d'un article soumis (Halna Du Fretay et al., Submitted). Nous montrons notamment que les augmentations de températures que nous estimons dans l'estuaire de la Gironde liées au changement climatique vont entraîner des contraintes énergétiques sur les juvéniles de soles qui risquent de réduire les réserves individuelles ou de réduire drastiquement les densités de soles présentes et donc le recrutement (-30% pour le scénario RCP8.5).

## 6.5. Perspectives à court et moyen termes

### 6.5.1. *La prise en compte des effets multistress sur les besoins énergétiques dans les nourriceries*

Les pressions environnementales sur les poissons des nourriceries dans les estuaires sont nombreuses et variées (Courrat et al., 2009; Jennerjahn and Mitchell, 2013). Malgré l'abondance des travaux décrivant les effets des perturbations prises de façon isolée, notre capacité à comprendre les effets combinés reste limitée. La modélisation énergétique de type DEB offre un cadre conceptuel permettant d'explorer les conséquences de multiples pressions environnementales et de tester des scénarios écologiques complexes. Ainsi, dans le cadre de la thèse de Tristan Halna du Fretay, il est prévu de prendre en compte plusieurs de ces pressions et d'estimer leurs effets combinés. Nous avons récemment envisagé la prise en compte des effets liés à l'hypoxie à travers des modifications de paramètres du modèle DEB. Le modèle classique est capable d'estimer les consommations de dioxygène à partir de flux métaboliques (Kooijman, 2010). En effet, il fait l'hypothèse que la consommation d'oxygène est proportionnelle aux flux d'assimilation, de maintenance et de croissance. Ces estimations permettent de bien prédire les variations de respiration à travers le temps et les variations de température. Nous faisons avec Tristan le travail inverse en faisant l'hypothèse qu'une

limitation du dioxygène dissous dans l'eau limite les flux métaboliques et donc les capacités de développement et de croissance. Ce modèle est en cours de finalisation dans le cadre de la thèse de Tristan, et doit permettre de combiner les effets de la température et de l'hypoxie. Il est également prévu d'aller plus loin en prenant en compte les effets de contaminants chimiques présents dans l'estuaire de la Gironde.

#### 6.5.2. Une meilleure compréhension du potentiel de bioremédiation en AMTI

Comme mentionné précédemment, le potentiel de bioremédiation des rejets aquacoles par les holothuries est fortement limité par les faibles densités d'élevage possibles pour ces espèces. Dans le cadre d'HOLOFORS, nous proposons de mieux comprendre les facteurs zootechniques qui expliquent les réductions observées de croissance d'*H. forskali* afin d'apporter des solutions techniques pour limiter ces effets. Pour cela, nous faisons l'hypothèse qu'il s'agit d'une compétition pour l'espace avec des interactions négatives entre individus entraînant des situations de stress pouvant limiter l'assimilation ou augmentant le coût énergétique de maintenance de l'animal. De précédentes études observent des augmentations d'hormones du stress avec des densités qui augmentent (Pei et al., 2012). Nous mettons donc actuellement en place des marqueurs de stress chez *H. forskali*. J'encadre pour cela un technicien de recherche (Tino Jamme) et un ingénieur (Thomas Lamy) recrutés par le projet. Des marqueurs endocriniens, tel que le cortisol, et des marqueurs moléculaires, tels que l'expression de gènes du stress, sont actuellement testés. Nous avons également mis en place la mesure de la respiration chez cette espèce en construisant des chambres métaboliques adaptées à l'espèce et permettant d'évaluer la consommation en oxygène de façon précise. Nous avons fait l'acquisition pour cela d'un oxymètre optique de haute précision nécessaire à de telles mesures (Firesting Pro). L'ensemble de ces mesures permettront de proposer et tester de nouvelles structures d'élevage tentant de minimiser les facteurs réduisant les capacités d'élevage à forte densité.

Aussi, les données de consommation d'oxygène, associées à l'ensemble des données de croissance récoltées, seront également précieuses pour optimiser les paramètres d'un modèle DEB pour cette espèce. Ce modèle permettra d'estimer les capacités de bioremédiation de l'espèce en fonction de l'environnement thermique mais également de la densité d'élevage. Je pourrai pour cela m'appuyer sur le potentiel du package OptMyDEB.

Enfin, pour évaluer de manière rigoureuse les capacités de bioremédiation d'une espèce, il est indispensable de déterminer précisément les sources de nourriture réellement exploitées par les organismes présents dans un système AMTI. En effet, l'observation d'une bonne croissance d'une espèce au sein d'un tel système ne constitue pas en soi une preuve que cette espèce valorise effectivement les rejets issus des espèces d'élevage principales. Cette croissance peut résulter de plusieurs sources trophiques différentes : la consommation directe des déchets organiques produits par les organismes cultivés, permettant la bioremédiation, mais aussi l'ingestion de ressources extérieures au système apportées par les courants hydrodynamiques, ou l'exploitation de ressources autotrophes locales telles que le

biofilm, les microalgues ou les macroalgues se développant sur les structures d'élevage. Dans le deuxième cas, le système ne peut plus être considéré comme un système AMTI mais comme une coculture et ne bénéficie donc pas des mêmes effets positifs environnementaux. Il est donc essentiel de disposer d'outils permettant d'identifier et de quantifier les relations trophiques entre les différentes composantes du système. Pour cela, je souhaite m'appuyer sur plusieurs approches complémentaires issues de l'écologie trophique, en particulier l'analyse des isotopes stables et la caractérisation des profils en acides gras. Ces méthodes permettent de retracer les flux de matière et d'énergie au sein des réseaux trophiques et d'identifier les sources de matière organique assimilées par les organismes.

L'analyse de la composition isotopique, notamment du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), s'est révélée être un outil particulièrement pertinent pour l'étude des relations trophiques dans les écosystèmes aquatiques (Peterson et al., 1985). Cette approche repose sur le principe selon lequel la signature isotopique d'un consommateur tend à ressembler à celle de sa nourriture (suivant l'adage « on est ce que l'on mange »), modulo une différence bien établie et relativement stable à travers les niveaux trophiques. Cette différence est liée à l'utilisation préférentielle des isotopes légers ( $^{12}\text{C}$  et  $^{14}\text{N}$ ) lors des processus métaboliques, entraînant un enrichissement relatif des isotopes lourds dans l'animal ( $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) et donc une augmentation des rapports  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Cet enrichissement est de l'ordre de 1 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et d'environ 3-4 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$  par niveau trophique (Post, 2002). Grâce à ces propriétés, il est théoriquement possible de reconstituer les interactions trophiques à partir du moment où les signatures isotopiques des sources alimentaires potentielles sont également prélevées et analysées. La description simple des signatures isotopiques de consommateurs entre condition permet également de prouver des différences d'alimentation liées à la condition. Ce type d'approche m'a permis de suggérer que des individus d'*H. tubulosa* placés sous des cages piscicoles ne bénéficiaient pas des rejets des poissons (Sadoul et al., 2022d), et donc que le système ne peut pas être considéré comme un système AMTI. Je souhaite à court terme davantage creuser ces thématiques, et pour cela, j'ai récemment envoyé pour analyse isotopique (chez SINLAB, Canadian Rivers Institute) des échantillons d'holothuries *H. forskali* élevés en AMTI ou en monoculture ainsi que l'ensemble des sources alimentaires potentielles, afin de bien caractériser le réseau trophique du système aquacole.

L'analyse des profils en acides gras constitue également un outil pertinent pour l'étude des relations trophiques dans les écosystèmes aquatiques. L'approche est souvent considérée comme complémentaire aux signatures isotopiques car elle permet d'affiner les ressources alimentaires au niveau des groupes d'espèces et non seulement du niveau trophique (Dalsgaard et al., 2003). Cette approche repose sur le fait que certains acides gras sont synthétisés spécifiquement par certains groupes d'organismes et sont transférés le long de la chaîne trophique. Ainsi, la composition en acides gras des tissus d'un consommateur reflète en partie celle de ses sources alimentaires. La disponibilité de fortes compétences locales en analyse des acides gras (Vincent Rioux et Manuel Vlach, UMR NuMeCan) à proximité immédiate m'autorise d'envisager le développement de ces approches à courts termes.

D'ailleurs les premiers travaux réalisés dans le cadre d'un travail d'étudiants de première année du cursus ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers, montrent que les profils d'acides gras permettent de mettre en évidence des sources alimentaires spécifiques entre des individus *H. forskali* placés dans des cages en mer pendant plus de 2 ans avec ou sans ormeaux, *Haliotis tuberculata* (figure 14). Ces résultats suggèrent des spécificités alimentaires en présence ou non d'*H. tuberculata*. Des analyses supplémentaires sont actuellement en cours afin de vérifier que ces différences sont liées à une consommation des rejets d'*H. tuberculata*.

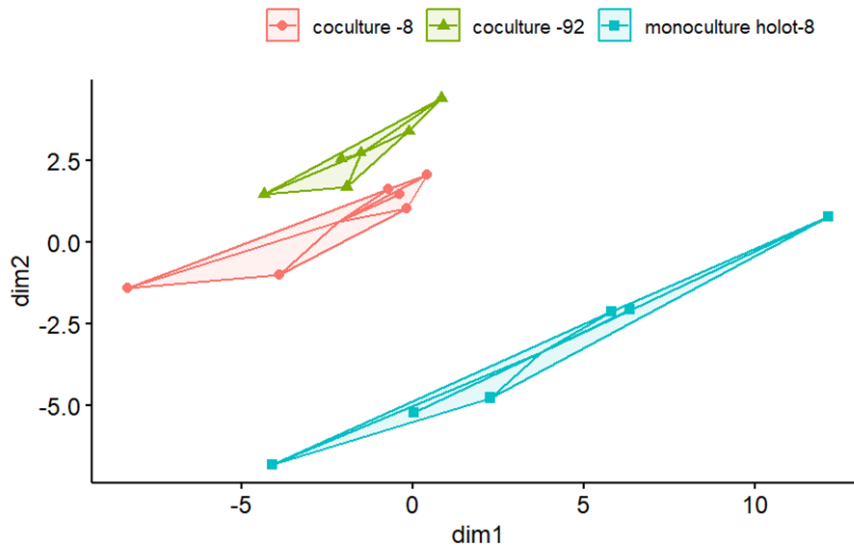


Figure 14. Différences par analyses en composantes principales de profils en acides gras d'individus *Holothuria forskali* placés en mer pendant 2 années sans coculture (condition bleue) ou en présence d'*Haliotis tuberculata* (condition rouge et verte). Les conditions rouges et vertes représentent une coculture avec 8 ou 92 individus *H. forskali* dans la cage expérimentale. Expérience réalisée chez France Haliotis. Extraits d'un poster réalisé par les étudiants en L3 agronomie Institut Agro Rennes-Angers en 2026.

## 7| Enseignement et implication dans l'Institut Agro

Bien que ce document ait pour vocation première de présenter mes travaux de recherche, il m'a paru étrange d'occulter ce qui représente 50% de mon activité professionnelle : l'enseignement. Il m'a semblé indispensable de présenter également cet aspect de mon travail, qui contribue à éclairer ma démarche scientifique. En effet, mes activités d'enseignement alimentent de façon croissante mes réflexions scientifiques, et expliquent en partie les orientations de recherche présentées dans la partie 8.

### 7.1. Des enseignements pour plus de durabilité des filières halieutiques et aquacoles

Mes activités d'enseignement s'effectuent au sein du Département d'Ecologie de l'Institut Agro Rennes Angers (IARA), dans l'unité pédagogique (UP) « Ecologie Halieutique » composée également de 3 professeurs, d'un maître de conférences, d'un ingénieur (IPEF), d'un ingénieur de recherche et de deux techniciens.

Nous portons la spécialisation « Sciences Halieutiques et Aquacoles » (SHA) du cursus ingénieur agronome de Rennes, ainsi que le master du même nom co-accrédité avec l'Université de Bretagne Occidentale. La spécialisation SHA étant pluridisciplinaire, avec l'intervention, par exemple, de collègues des sciences humaines ou d'économie (en dehors de notre UP), l'ensemble des enseignants impliqués dans la formation est membre du Pôle Halieutique Mer et Littoral.

Parmi les 30 à 40 étudiants de la spécialisation SHA, une dizaine (entre 7 et 17 sur les 5 dernières années) d'étudiants choisissent en M2 l'option « aquaculture », dans laquelle je suis très impliqué. Nous sommes 2 enseignants de l'UP spécialisés en aquaculture.

J'ai été recruté en Octobre 2020 en tant que Maître de Conférences en Aquaculture durable. Mon poste a été ouvert pour renforcer la thématique aquacole de l'Institut Agro, et non dans la continuité d'un départ. J'ai donc eu l'opportunité de proposer de nouveaux enseignements qui venaient compléter la formation. Une partie importante de mes enseignements a permis d'apporter de nouvelles valences aux enseignements autour de la durabilité des productions halieutiques et aquacoles. J'ai notamment mis en place des enseignements permettant d'aborder les enjeux d'atténuation et d'adaptation aux changements climatiques, de prise en compte des impacts environnementaux globaux (par analyse du cycle de vie) et de labellisation des produits halieutiques.

La construction de mes cours sur la durabilité des filières aquacoles m'a permis d'identifier les difficultés et enjeux de la filière. Les échanges et débat réalisés avec les étudiants et les professionnels du secteur m'ont permis d'acquérir une vision d'ensemble particulièrement enrichissante pour mes thématiques de recherche. Ce nouveau point de vue

m'amène à rediriger en partie mes recherches vers plus de recherches appliquées, proches des professionnels. Ma charge d'enseignement représente maintenant environ 250 heures équivalent TD annuellement.

## 7.2. La codirection du Pôle Halieutique, Mer et Littoral et le lien avec les professionnels

Depuis septembre 2024, je suis co-directeur du Pôle Halieutique, Mer et Littoral de l'Institut Agro et de ses trois écoles internes, l'Institut Agro Rennes-Angers, l'Institut Agro Montpellier et l'Institut Agro Dijon. Ce pôle rassemble l'ensemble des personnes de l'Institut Agro travaillant sur les thématiques halieutiques quelques soient leur domaine d'expertise, allant de l'écologie aquatique à la gouvernance des littoraux en passant par la transformation et la valorisation des produits halieutiques. Il a pour vocation de faire émerger des projets de recherche transdisciplinaires, appliqués et proches des professionnels, et de faire le lien avec la société civile. Dans le cadre de cette mission, j'organise et coordonne des événements visant à faire rayonner la formation Sciences Halieutiques et Aquacoles que nous proposons, nos travaux de recherche en lien avec les différentes UMR de rattachement (UMR DECOD, UMR SMART, UMR STLO et UMR ESO) et à favoriser les interactions entre acteurs de la filière. Dans ce cadre, j'ai par exemple été en charge de l'organisation d'un événement rassemblant plus de 300 personnes autour des enjeux du changement global pour les filières halieutiques en 2025. Cet événement nommé « Mer Nourricière, pêche et aquaculture face au changement global » a permis de faire interagir des acteurs de la recherche, de la gouvernance, de la société civile et des professionnels des filières halieutiques. Grâce à des tables rondes et des ateliers nous avons pu faire émerger des idées de réponses face au changement global, que nous avons résumé dans un article que j'ai dirigé et soumis au journal Aquatic living Ressources. J'ai également été en charge de la coordination d'un MOOC aquaculture qui a pu ouvrir en novembre 2025, et qui a vu 1700 personnes s'inscrire.

Cette mission de direction du Pôle Halieutique, Mer et Littoral me permet d'interagir avec de nombreux acteurs des filières halieutiques et aquacoles. Je suis par exemple en charge de la coordination de l'accord cadre Institut Agro-Ifremer, dont le comité de pilotage rassemble les directions des deux instituts et 8 chercheurs impliqués sur 4 thématiques liées à la durabilité des pêches et de l'aquaculture et de leur gestion. Dans le cadre de ma mission de direction, je participe également à de nombreux salons professionnels en lien avec la pêche et l'aquaculture et suis impliqué dans des conseils stratégiques ou conseils scientifiques d'organismes de la filière (CEVA, SMIDAP). Récemment, j'ai mis en place avec Marie Lesueur un comité du Pôle Halieutique, Mer et Littoral qui rassemble 25 personnalités des filières halieutiques et aquacoles.

Enfin, mon rôle est également de superviser scientifiquement les activités du Plateau d'expérimentation et de formation aquacoles de l'Institut Agro basé à Concarneau au sein de la station marine du MNHN. Le plateau, composé de 2 ingénieurs permanents, d'une

assistante ingénieur et d'une gestionnaire, a pour vocation de réaliser des recherches finalisées en partenariat direct avec les professionnels du secteur aquacole. Il est de ma responsabilité de faire vivre les activités du plateau en proposant des projets appliqués visant à promouvoir l'aquaculture durable. Cette mission diversifie mes activités de recherche mais représente une formidable occasion de les ancrer dans des problématiques opérationnelles.

La diversité de ces interactions me permet de mieux appréhender les enjeux des filières de productions halieutiques et aquacoles qui me permettront d'ancrer solidement mes recherches dans une démarche à long terme d'apport à la durabilité de ces productions.

## 8| Réflexion sur les perspectives à long terme

Depuis mon arrivée à l'Institut Agro en Octobre 2020, j'ai eu l'opportunité de m'impliquer dans des projets dans la continuité de mes travaux antérieurs mais également de diversifier mon expertise pour des thématiques plus halieutiques et aquacoles, et finalisées. Ainsi, j'ai participé, participe ou vais participer à 8 projets et 1 a été récemment soumis pour financement (Tableau 2, Figure 15). J'ai pour ambition de continuer mes recherches dans un contexte plus finalisé qui implique des conséquences en termes de durabilité des productions halieutiques et aquacoles. Ces recherches finalisées me permettront de m'ancrer plus spécifiquement dans les travaux des collègues du Pôle Halieutique, Mer et Littoral. Aussi, cette recherche alimente plus concrètement mes travaux d'enseignement.

*Tableau 2. Projets financés dans lesquels je suis impliqué actuellement*

<b>Nom du projet</b>	<b>Financier</b>	<b>Mon rôle</b>	<b>Budget total</b>	<b>Budget IARA</b>	<b>Dates du projet</b>
FishNess	ANR	Work Package leader	800K€	196K€	2022-2026
LIMAQUA	LMI-IRD	Executive comittee	200K€	10K€	2022-2027
AGEPPOP	France Filière Pêche	Partenaire	450K€	41K€	2023-2026
Soutien CAPWARM	Rennes Métropole	Porteur	10K€	10K€	2024-2026
HOLOFORS	Europe (FEAMPA)	Porteur	800K€	400K€	2024-2027
ESTEEM	EDF	Encadrant de thèse	165K€	0 K€	2024-2027

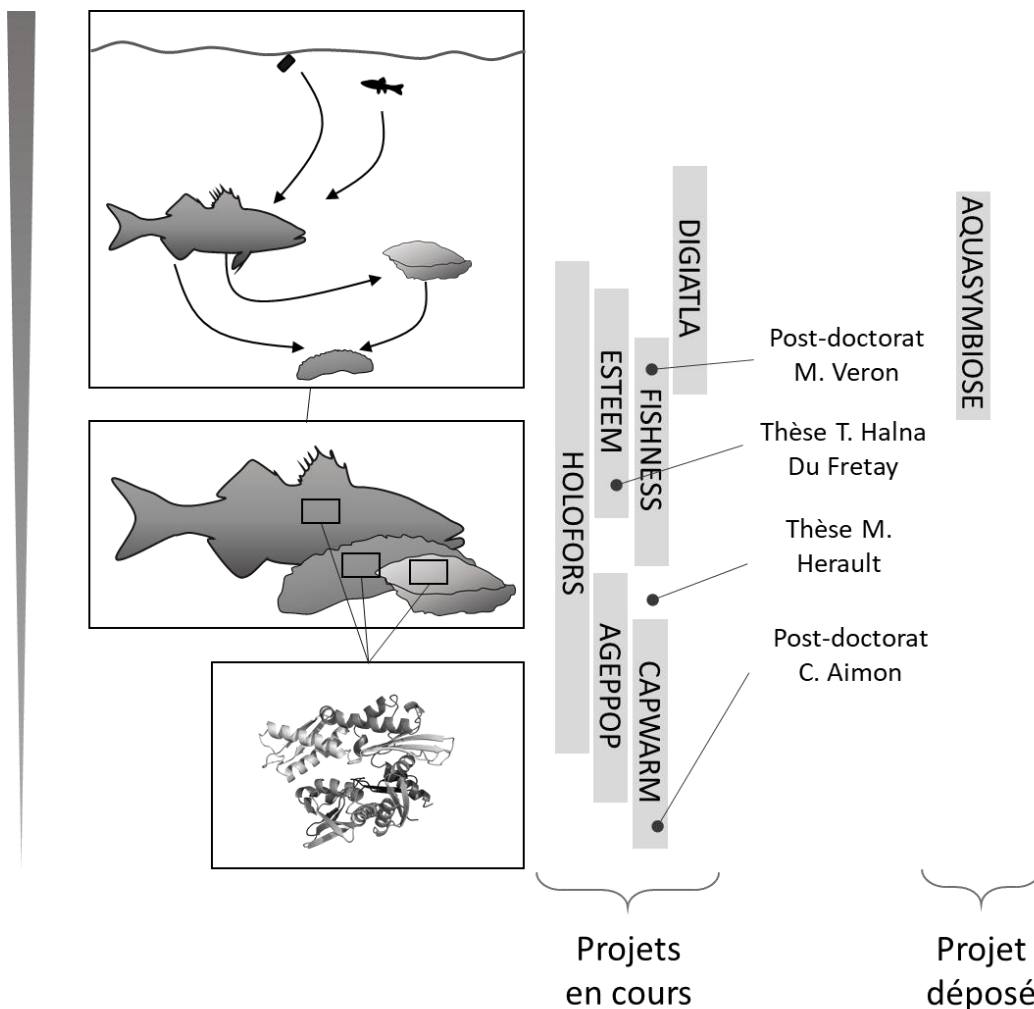


Figure 15. Les projets en cours et les projets déposés replacés dans le continuum du moléculaire au populationnel

## 8.1. Vers plus d'applications halieutiques : l'apport de la bioénergétique dans les modèles d'évaluation de stocks

Je souhaiterais à plus long terme utiliser mes compétences au niveau individuel pour aborder avec un nouvel angle les problématiques écologiques de mes collègues au sein de DECOD. En effet, bien que j'aie pu interagir avec des collègues proches, j'ai encore des difficultés à proposer des travaux qui me permettraient de réellement participer à la dynamique du collectif, notamment sur les aspects d'évaluation de stock. Ainsi, j'ai l'ambition d'utiliser la bioénergétique pour faire le lien entre mes activités à l'échelle individuelle et les travaux sur les dynamiques de populations, voire les évaluations de stocks réalisées par mes collègues de l'Institut Agro et plus largement de l'UMR DECOD.

Pour cela, je souhaite m'appuyer sur le fait que la dynamique des populations exploitées résulte de processus qui s'expriment à l'échelle individuelle. La croissance, la maturation, la

reproduction et la survie sont des réponses d'organismes vivants soumis à des contraintes physiologiques et environnementales, et ce sont les effets cumulés de ces processus individuels qui déterminent, à des échelles supérieures, la structure et l'évolution des populations. Pourtant, dans la majorité des modèles d'évaluation de stock, ces processus sont décrits directement à l'échelle populationnelle, au moyen de relations empiriques qui ne rendent que partiellement compte des mécanismes biologiques sous-jacents. Cette dissociation entre l'échelle à laquelle les processus opèrent réellement et celle à laquelle ils sont modélisés constitue une limite, en particulier lorsque l'on cherche à analyser ou à prévoir les réponses des stocks à des changements environnementaux ou anthropiques.

Je souhaite dans un premier temps, évaluer la possibilité d'utiliser la modélisation DEB pour inférer des paramètres qui dicteraient des relations d'évaluation de stock classiquement utilisées par les collègues. Je pense notamment à la possibilité d'utiliser le DEB pour propager les conséquences individuelles de changements environnementaux (limitations trophiques, pollutions, température, hypoxie) aux relations stock-recrutement en contraignant les paramètres associés. Il est par exemple envisageable d'informer les paramètres de la relation de Beverton-Holt (Figure 16) largement utilisée par les collègues pour modéliser les effets de mortalités dépendances (Archambault et al., 2018; Champagnat et al., 2021; Massiot-Granier et al., 2014).

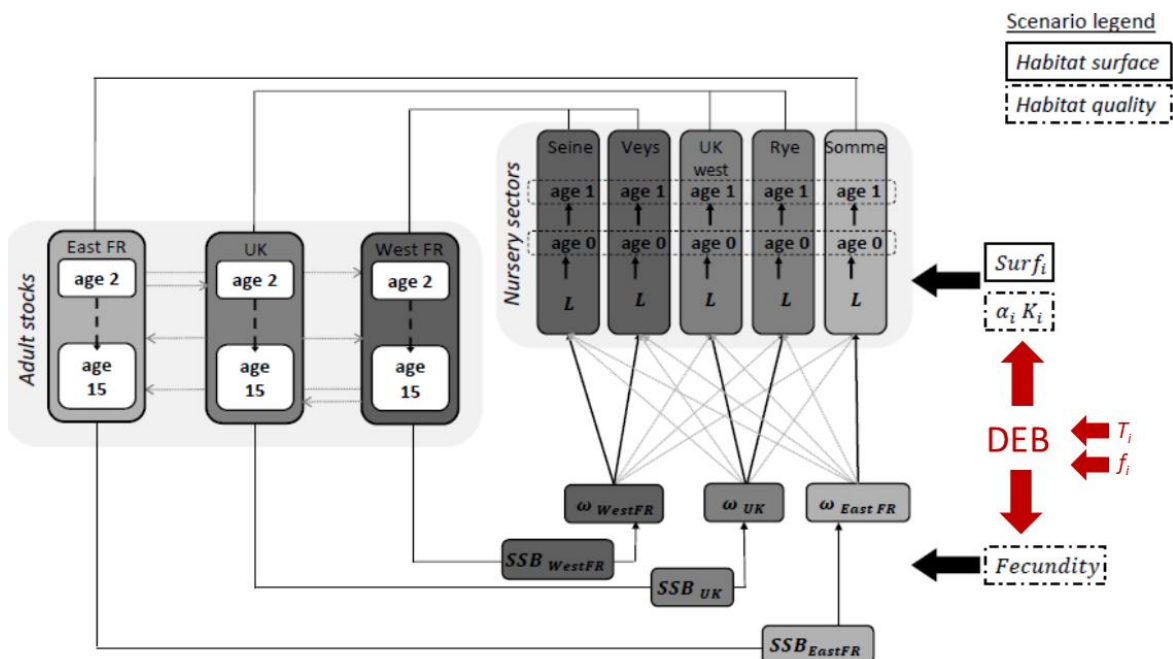


Figure 16. Proposition d'adaptation du modèle spatialisé de cycle de vie développé par Champagnat et al. (2021). SSB : biomasse du stock reproducteur ;  $\omega$  : nombre d'œufs ; Surf : surface de la nurricerie ;  $L_i$  : nombre de larves ;  $\alpha_i$  : taux de survie maximal ;  $K_i$  : capacité d'accueil par unité de surface ;  $T_i$  : profil thermique ;  $f_i$  : disponibilité alimentaire (quantité et qualité).  $L_i$ ,  $\alpha_i$ ,  $K_i$ ,  $T_i$ ,  $f_i$  sont spécifiques à chaque nurricerie  $i$ . Le DEB peut contraindre les paramètres  $L_i$ ,  $\alpha_i$ ,  $K_i$ , et la fécondité pour chaque nurricerie à partir de variable de forçage  $T_i$ ,  $f_i$ . Adapté de (Champagnat et al., 2021).

Ce changement d'échelle, rendu possible par l'approche bioénergétique, permettrait de construire des modèles de population dont les paramètres démographiques sont cohérents avec la physiologie individuelle. Les effets de la variabilité environnementale se propagent naturellement de l'échelle individuelle à l'échelle populationnelle, via leurs impacts sur l'assimilation, l'allocation de l'énergie et la condition corporelle. Cette continuité entre échelles permettrait aux modèles une capacité accrue à représenter des situations non stationnaires, telles que celles induites par le changement climatique ou par des modifications durables des écosystèmes trophiques. L'intégration d'un cadre DEB dans des modèles d'évaluation de stock constitue une extension logique de cette démarche.

Ce changement d'échelle, je commence à l'aborder à travers les projets FishNess et ESTEEM, mais je souhaite aller plus loin pour être capable de m'inscrire dans le cadre halieutique dans lequel l'équipe est particulièrement ancrée.

Dans cette optique, j'ai accueilli pendant 4 mois (2025-2026), Anna Sulc actuellement doctorante à l'université de Washington avec André Punt (U. Washington), Kirstin Holsman (NOAA) et Ray Hilborn (U. Washington). Anna Sulc a pour ambition de mettre en place un modèle DEB pour l'otarie d'Alaska (*Callorhinus ursinus*) afin de l'intégrer dans le modèle multi-espèce d'évaluation de stock CEATTLE (Climate-Enhanced, Age-based model with Temperature-specific Trophic Linkages and Energetics) développé par K. Holsman (Holsman et al., 2016). Pour cela, nous avons assemblé et intégré un ensemble de données biologiques disponibles pour l'espèce, en particulier des données de croissance et de morphométrie permettant de paramétrer le modèle avec les procédures classiques de paramétrisation actuelle disponible (Lika et al., 2011). Il est prévu de réaliser le travail dans les mois à venir avec OptMyDEB afin de prendre en compte la structuration hiérarchique dans les données. Notre modèle est d'ores et déjà capable de reproduire les trajectoires de croissance observées chez l'espèce et de simuler les flux d'énergie associés aux différentes fonctions biologiques (maintenance, croissance et reproduction). Il permet également d'estimer les besoins énergétiques individuels de l'otarie dans un contexte dynamique, notamment en fonction de la disponibilité alimentaire et des conditions environnementales. L'étape suivante consistera à mieux intégrer les flux vers le fœtus et la lactation. Nous souhaitons ensuite utiliser les sorties du modèle pour alimenter le modèle CEATTLE, qui simule la dynamique d'écosystèmes marins exploités en intégrant explicitement les interactions trophiques, la structure en âge des populations et l'influence des variables environnementales, notamment la température. L'intégration des sorties du modèle DEB devrait ainsi permettre d'améliorer la représentation des besoins énergétiques du prédateur dans CEATTLE et, plus largement, de mieux évaluer les effets combinés des changements environnementaux et de la dynamique trophique sur les populations exploitées.

## 8.2. Vers des productions aquacoles plus durables : Diversifier les productions pour réduire la dépendance des professionnels, et améliorer l'impact de leurs activités sur l'environnement

La production aquacole européenne stagne, voire décroît en France (Figure 17), malgré la forte demande en produit de la mer des consommateurs européens. Les autorités cherchent donc des solutions pour promouvoir l'aquaculture durable et la rendre compétitive (Commission européenne, 2021; Gouvernement Français, 2022).

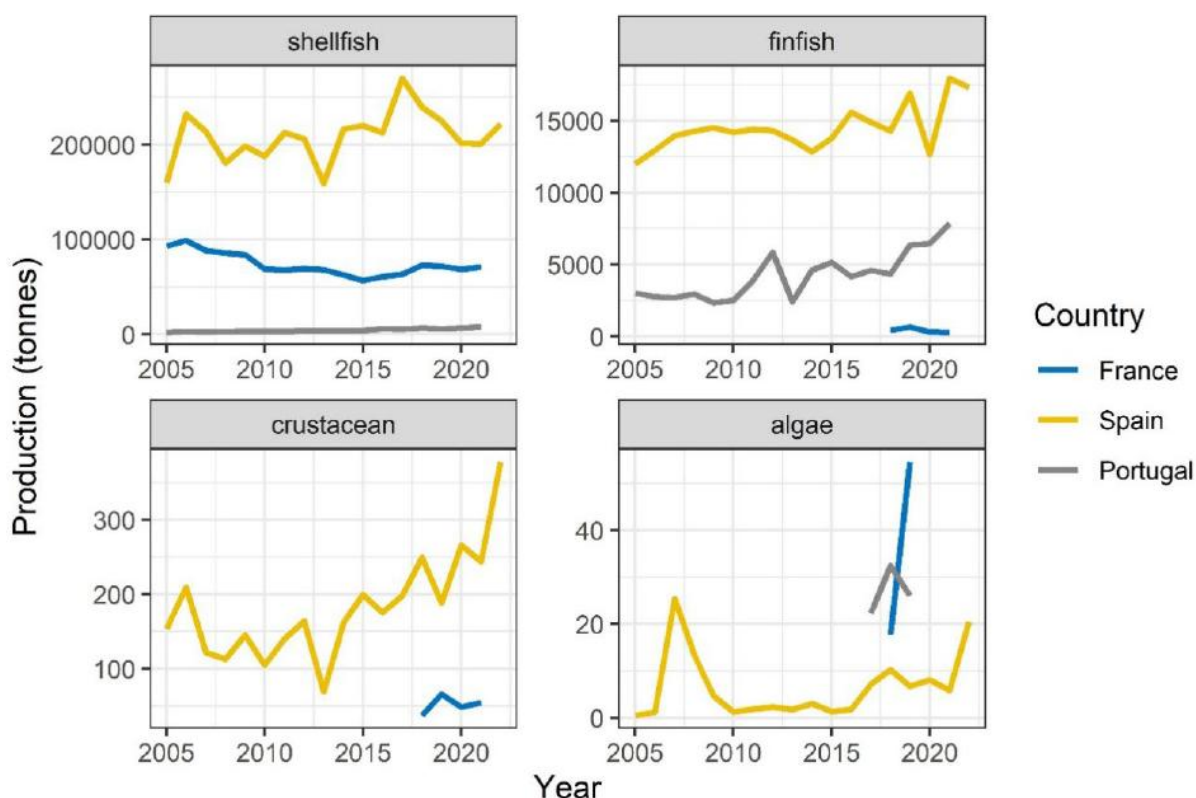


Figure 17. Dynamique de la production aquacole au cours du temps dans le Golfe de Gascogne. Figure que j'ai réalisée pour le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer). Extrait de (ICES, 2024)

Les systèmes aquacoles actuels sont largement dominés par les élevages monospécifiques, mono-produits et mono-sites. Un producteur produit généralement une seule espèce (ex. huîtres creuses ou truite), vend une seule gamme de produit (ex. huîtres de calibre 3), et dispose uniquement d'une zone de production (ex. sur estran). Ce type d'aquaculture est fortement exposée aux aléas environnementaux, sanitaires et aux variations des prix d'achat du produit. Pour l'ensemble de ces raisons, il semble maintenant bien établi que la diversité dans les systèmes de production augmente la durabilité des productions et leur résilience (Dumont et al., 2020).

Mon objectif est donc de favoriser la diversité des pratiques de production et de vente pour participer au développement européen d'une aquaculture durable. Lors d'une présentation à la World Aquaculture Society, j'ai pu proposer plusieurs stratégies pouvant être menées en parallèle afin de répondre à ce besoin de diversification (Figure 18).

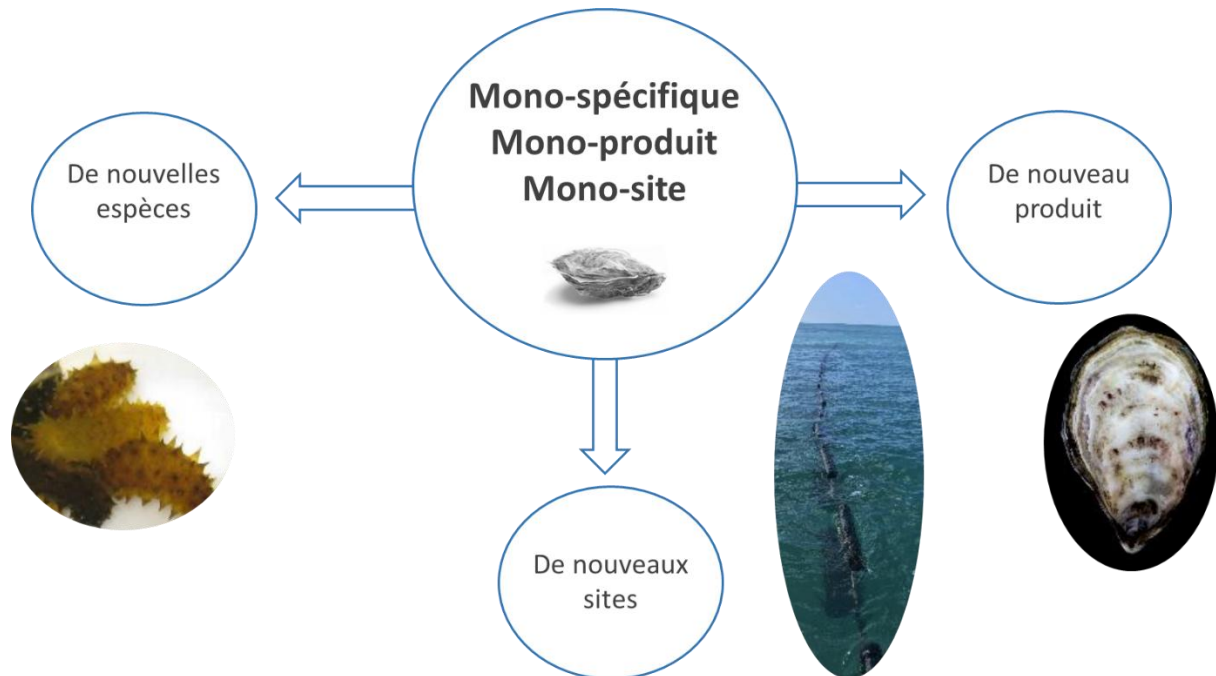


Figure 18. Les stratégies de diversifications des activités aquacoles. Extrait et traduit de (Raymond et al., 2024)

Premièrement, la diversification des espèces est souvent proposée comme une solution pour améliorer la durabilité des productions d'un point de vue économique et social (Garlock et al., 2024) et d'un point de vue environnemental (Thomas et al., 2021), bien que ce dernier point soit dans de rares cas remis en cause (Garlock et al., 2024). En proche collaboration avec les collègues de l'Institut Agro basés à Concarneau (Grégory Raymond, Florent Spinec et Morgane Nedellec) et ceux de la station marine du MNHN de Concarneau (Guillaume Massé, Nadia Améziane et Aïcha Badou), nous investiguons le potentiel de nouvelles espèces qui pourraient être ajoutés au système de production sans augmenter significativement les investissements humains et économiques. Les travaux que nous menons sur les holothuries vont clairement dans ce sens. Je souhaiterais continuer avec cette orientation en proposant davantage d'associations d'espèces. Pour cela, je souhaiterais bénéficier des viviers disponibles à la station marine de Concarneau pour mettre en place un système performant de criblage d'associations d'espèces. J'envisage dans un projet (AQUA-Symbiose soumis au FEAMPA National) de mettre en place 68 structures permettant de tester 17 associations d'espèces de coquillages en quatre réplicats (Figure 19). Ce projet, déposé en collaboration avec l'Ifremer (Elodie Fleury, LEMAR), le MNHN, et les Comités Régionaux Conchylicoles de Bretagne, est particulièrement ambitieux et pourrait répondre à cette première approche de diversification. Nous envisageons dans ce cadre de précisément comprendre les interactions

entre les espèces d'un point de vue trophiques et d'étudier les modifications physiologiques associées.

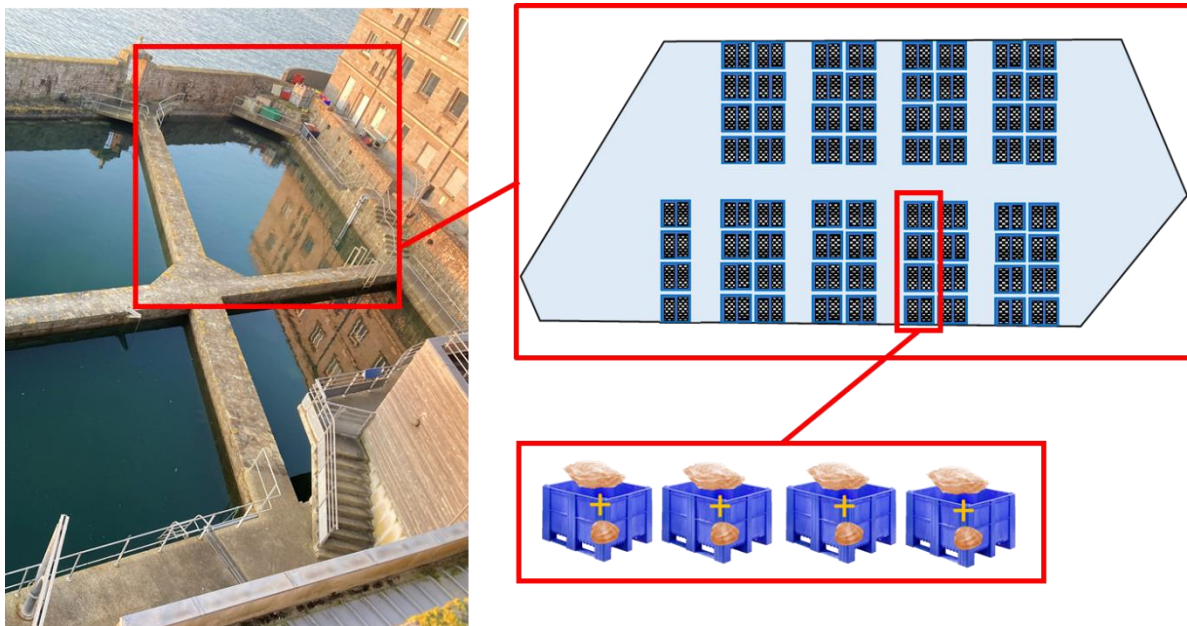


Figure 19. Le dispositif innovant prévu dans AQUA-Symbiose permettant de tester 17 associations d'espèces aquatiques de façon standardisée. La marée montante permet de renouveler chacune des unités expérimentales, tandis que le système permet de les maintenir en eau à marée basse.

La diversification des productions, peut également passer par une diversification des modes de production. La filière aquacole souffre actuellement d'un manque de place le long des côtes, et est soumise à des pressions grandissantes liées au changement climatique. L'une des possibilités est de déporter l'activité dans des zones plus éloignées des côtes afin de bénéficier d'un espace avec moins de concurrence d'activités, et d'élever dans des zones de températures plus fraîches. Les conséquences sur les paramètres physiologiques et sur les qualités nutritionnelles seront à étudier.

Enfin, il est possible de diversifier la gamme des produits, avec par exemple des produits plus travaillés pendant la phase d'élevage ou après la récolte. Il s'agit de proposer de nouveaux produits pour une nouvelle clientèle. Bien que je n'étudierai pas personnellement ces aspects dans le cadre de mes recherches, il est stratégique pour le Pôle Halieutique, Mer et Littoral que je co-dirige et dont certains membres sont spécialistes de ces thématiques.

Les modifications des impacts environnementaux globaux et locaux, liées aux changements de pratiques aquacoles, notamment associées à la diversification des productions, peuvent être évalués par la méthode d'Analyse de Cycle de Vie (ACV). Il s'agit d'un outil que j'utilise de façon croissante dans mes enseignements, car il me semble indispensable à la formation de nos ingénieurs agronomes. Nous bénéficions à Rennes d'un environnement particulièrement propice pour le développement de ces thématiques

d'enseignement et de recherche, avec notamment la présence sur le site de l'Institut Agro de Rennes de Joël Aubin et Aurélie Wilfart (INRAe, UMR SAS), deux spécialistes de la méthodologie appliquée à l'aquaculture. Cette proximité m'a déjà permis de mettre en place un TD de 8h proposé aux étudiants en Master 2 utilisant Simapro, l'outil classiquement utilisé pour ces approches. Aussi, le dernier chapitre de thèse de Mikael Herault que j'encadre s'intéresse actuellement à ces aspects pour estimer les impacts environnementaux de la supplémentation en hydrolysats chez les poissons carnivores. Cette partie de thèse fait l'objet d'une publication en cours de finalisation. Je continue sur ces aspects en collaboration avec Caroline Malnoë (INRAe) et Aurélie Wilfart dans le cadre du projet DigiATLA (INTEREG). Il est prévu que nous étoffions la formation des ingénieurs en proposant une semaine complète sur la méthodologie appliquée aux productions aquacoles.

Il me semblera particulièrement important de continuer cette thématique qui me permettra d'apporter un regard objectif sur l'impact environnemental des nouvelles pratiques que l'on propose.

### **8.3. Vers une optimisation des ressources nutritionnelles : De la source à l'assiette, une vision macroscopique des pratiques sur la disponibilité en éléments nutritifs essentiels pour l'alimentation humaine**

Il est parfois avancé qu'environ 1.5 million de décès par an seraient liés à une consommation insuffisante en produits de la mer à l'échelle mondiale, avec pour raison principale invoquée, un apport insuffisant en acides gras oméga-3 à longue chaîne, en particulier EPA et DHA (Afshin et al., 2019). Plusieurs agences nationales de santé, dont l'Agence nationale française de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES), recommandent ainsi la consommation de deux portions de poissons par semaine afin d'apporter quotidiennement 500 mg d'EPA et de DHA. A l'échelle mondiale, ces recommandations d'apport quotidien par individu, équivalent à une production annuelle d'environ 1.4 million de tonnes d'EPA et de DHA. Or, il est estimé que les productions combinées de l'aquaculture et de la pêche, fournissent seulement 30% de ces quantités alors que les produits aquatiques sont parmi les seuls sources alimentaires de ces nutriments essentiels (Hamilton et al., 2020).

En parallèle, il est désormais clairement établi que le changement climatique affecte la production de ces oméga-3 par le phytoplancton, qui constitue pourtant la source primaire de ces éléments dans le réseaux trophiques marins et donc des espèces prédatrices exploitées (Holm et al., 2022). Dans ce contexte, il paraît indispensable de trouver des solutions permettant d'optimiser l'utilisation et la valorisation de ces ressources nutritionnelles. Je souhaite, dans les années à venir, développer des projets de recherche visant à optimiser la disponibilité en oméga-3 à longue chaîne. Ces projets bénéficieront des approches déjà en place dans mes travaux actuels en termes de dispositifs expérimentaux, de méthodes analytiques et de modélisation. En effet, plusieurs leviers s'offrent à nous et font échos aux

travaux précédemment présentés. Des changements de pratiques de productions et de pêches peuvent notamment permettre de maximiser les quantités d'EPA et de DHA dans les produits aquatiques.

D'un point de vue aquacole, la réduction nécessaire de l'utilisation de farine et d'huile de poissons dans l'aliment des espèces nourries entraîne une réduction des concentrations de ces éléments dans la chair des espèces produites (Sprague et al., 2016). Les approches que nous proposons permettant de continuer à réduire l'utilisation de farine et d'huile de poissons se heurtent donc aux conséquences nutritionnelles pour les consommateurs. Afin d'éviter de réduire ces impacts, il est envisageable de modifier les pratiques et de proposer des périodes d'affinage en fin d'élevage qui utilisent des aliments riches en oméga-3 pour augmenter les teneurs avant abattage. En revenant à un aliment riche en huile de poisson pendant une période précédant l'abattage des poissons, la perte d'oméga-3 à longue chaîne survenue durant la phase d'élevage avec des aliments à base de lipides alternatifs, peut être partiellement compensée (Turchini et al., 2009). Bien que bien connu chez les poissons aquacoles, cette stratégie reste peu étudiée chez les autres organismes. Nous avons proposé cette approche sur la crevette à pattes blanches, *L. vannamei*, dans le cadre d'un projet étudiants mené en collaboration avec un professionnel (Guillaume Le Reste, fondateur d'Halieutica). L'expérimentation a montré le potentiel de cette méthode en rétablissement des niveaux intéressants d'EPA et de DHA en 5 jours d'élevage avec un aliment de finition riche en oméga-3 à longue chaîne.

Pour les espèces non-nourries ou extractives, les zones d'élevage, les saisons de récolte ou les systèmes de production sont des variables d'ajustement potentielles pour améliorer les qualités nutritionnelles des produits. Bien que les deux premières variables soient plutôt bien documentées (Linehan et al., 1999), l'impact d'association d'espèces sur les qualités nutritionnelles sont peu développées. Des travaux sont donc nécessaires pour optimiser les qualités nutritionnelles par les pratiques de production aquacole.

Concernant la pêche, le levier principal reste, bien entendu, l'amélioration de l'état des stocks afin de pouvoir prélever durablement des volumes significatifs pour apporter ces éléments nutritionnels essentiels. Plus à la marge, il est possible d'optimiser les périodes de pêche, en tenant compte des variations saisonnières de la qualité nutritionnelle des organismes, certaines espèces présentant, des teneurs en lipides, en acides gras oméga-3 ou en micronutriments nettement plus élevées à certaines périodes de l'année (Celik, 2008). Cette variabilité est bien documentée chez les petits pélagiques tels que la sardine, dont la valeur nutritionnelle fluctue fortement au cours du cycle reproducteur (Pethybridge et al., 2014).

Aussi, les effets indirects des modes de pêche sur les qualités nutritionnelles des poissons ne sont pas connus. Les études montrent clairement que la pêche impacte les traits d'histoire de vie en modifiant l'âge à maturité (Ernande et al., 2004) et les capacités de croissance (Yan et al., 2026). Les engins de pêche ciblent certains individus spécifiquement entraînant des évolutions génétiques (Marty et al., 2015) qui pourraient être associés à des

conséquences plus ou moins fortes sur les concentrations en oméga-3, un trait héritable (Horn et al., 2020). Comprendre les conséquences des méthodes de pêche sur les qualités nutritionnelles des espèces exploitées semble également contribuer à l'augmentation des quantités en EPA et DHA disponibles pour la population.

Enfin, l'exploration et la valorisation de nouvelles ressources alimentaires aquatiques, incluant des espèces aujourd'hui peu exploitées, des organismes de bas niveau trophique (algues, invertébrés, zooplancton) ou des produits innovants issus de la transformation, offrent des perspectives supplémentaires pour diversifier les apports nutritionnels tout en réduisant la pression sur les espèces traditionnellement consommées (Costello et al., 2020). Ces approches s'inscrivent dans une logique de transition vers des systèmes alimentaires aquatiques plus durables et résilients.

Globalement, je souhaite poursuivre mes travaux de recherche afin de mieux comprendre comment les productions halieutiques et aquacoles peuvent contribuer à optimiser les apports en nutriments essentiels pour l'alimentation humaine, tout en limitant les impacts environnementaux et sans compromettre l'accès à ces ressources pour d'autres populations. Cet objectif implique d'adopter une approche intégrée, tenant compte à la fois de la qualité nutritionnelle des produits, de la durabilité des pratiques et des enjeux d'équité dans l'usage des ressources marines.

## Conclusion générale

Produire durablement pour nourrir sainement dans un contexte de changements globaux représente un défi grandissant pour les agronomes et la communauté scientifique. Pour cela, il est indispensable de comprendre comment les individus et les populations naturelles ou élevées réagissent face à ces changements afin de qualifier leur vulnérabilité et proposer des solutions cohérentes. Je pense, en tout cas je l'espère, que les étudiants que j'accompagne en enseignement et en recherche, ont l'opportunité de comprendre l'importance de leurs activités actuelles ou futures dans ce contexte.

Mes projets de recherche s'appuient sur une grande diversité de sujets alimentés par mes activités d'enseignement que je mène depuis 5 ans. Je tâche d'éviter le syndrome de « l'Enseignant-Chercheur schizophrène », qui enseigne sur une thématique tout en développant ses recherches dans un domaine sans lien direct. Au fil de ces 5 années, mes activités de recherche se rapprochent donc progressivement des activités d'enseignement dont j'ai la charge et dont les sujets me passionnent. Formant des ingénieurs agronomes, nous avons la responsabilité de former de futurs cadres qui évolueront, pour la plupart, davantage en interaction avec les professionnels de la production que des chercheurs en sciences fondamentales. Cette réalité renforce l'importance de développer des recherches en lien avec les problématiques des filières. J'ai la chance d'évoluer dans un environnement particulièrement bénéfique à la réalisation de ces travaux. Les interactions au sein de mon UMR DECOD tendent à m'ouvrir aux thématiques halieutiques et aux outils de modélisation appliquée, tandis que mon investissement dans le Pôle Halieutique, Mer et Littoral de L'Institut Agro me rapproche des professionnels et m'amène à comprendre les problématiques du terrain.

Au cours de ces 15 années d'activités de recherche, j'ai eu l'opportunité de côtoyer une grande diversité de scientifiques remarquables (Figure 20) et de créer un réseau de collaborateurs que je compte cependant bien conserver et amplifier. Je pense que ces collaborateurs et mes expériences passées me permettront de suivre les orientations proposées tout en conservant mes connaissances acquises depuis le début de mon parcours de recherche.



## Références

- Aas, T.S., Åsgård, T., Ytrestøyl, T., 2022. Utilization of feed resources in the production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Norway: An update for 2020. *Aquaculture Reports* 26, 101316. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2022.101316>
- Aerts, J., Metz, J.R., Ampe, B., Decostere, A., Flik, G., De Saeger, S., 2015. Scales Tell a Story on the Stress History of Fish. *PLoS One* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123411>
- Afshin, A., Sur, P.J., Fay, K.A., Cornaby, L., Ferrara, G., Salama, J.S., Mullany, E.C., Abate, K.H., Abbafati, C., Abebe, Z., Afarideh, M., Aggarwal, A., Agrawal, S., Akinyemiju, T., Alahdab, F., Bacha, U., Bachman, V.F., Badali, H., Badawi, A., Bensenor, I.M., Bernabe, E., Biadgilign, S.K.K., Biryukov, S.H., Cahill, L.E., Carrero, J.J., Cercy, K.M., Dandona, L., Dandona, R., Dang, A.K., Degefa, M.G., Zaki, M.E.S., Esteghamati, A., Esteghamati, S., Fanzo, J., Farinha, C.S. e S., Farvid, M.S., Farzadfar, F., Feigin, V.L., Fernandes, J.C., Flor, L.S., Foigt, N.A., Forouzanfar, M.H., Ganji, M., Geleijnse, J.M., Gillum, R.F., Goulart, A.C., Grosso, G., Guessous, I., Hamidi, S., Hankey, G.J., Harikrishnan, S., Hassen, H.Y., Hay, S.I., Hoang, C.L., Horino, M., Ikeda, N., Islami, F., Jackson, M.D., James, S.L., Johansson, L., Jonas, J.B., Kasaeian, A., Khader, Y.S., Khalil, I.A., Khang, Y.-H., Kimokoti, R.W., Kokubo, Y., Kumar, G.A., Lallukka, T., Lopez, A.D., Lorkowski, S., Lotufo, P.A., Lozano, R., Malekzadeh, R., März, W., Meier, T., Melaku, Y.A., Mendoza, W., Mensink, G.B.M., Micha, R., Miller, T.R., Mirarefin, M., Mohan, V., Mokdad, A.H., Mozaffarian, D., Nagel, G., Naghavi, M., Nguyen, C.T., Nixon, M.R., Ong, K.L., Pereira, D.M., Poustchi, H., Qorbani, M., Rai, R.K., Razo-García, C., Rehm, C.D., Rivera, J.A., Rodríguez-Ramírez, S., Roshandel, G., Roth, G.A., Sanabria, J., Sánchez-Pimienta, T.G., Sartorius, B., Schmidhuber, J., Schutte, A.E., Sepanlou, S.G., Shin, M.-J., Sorensen, R.J.D., Springmann, M., Szponar, L., Thorne-Lyman, A.L., Thrift, A.G., Touvier, M., Tran, B.X., Tyrovolas, S., Ukwaja, K.N., Ullah, I., Uthman, O.A., Vaezghasemi, M., Vasankari, T.J., Vollset, S.E., Vos, T., Vu, G.T., Vu, L.G., Weiderpass, E., Werdecker, A., Wijeratne, T., Willett, W.C., Wu, J.H., Xu, G., Yonemoto, N., Yu, C., Murray, C.J.L., 2019. Health effects of dietary risks in 195 countries, 1990–2017: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2017. *The Lancet* 393, 1958–1972. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(19\)30041-8](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(19)30041-8)
- Agreste, 2025. *Enquête Aquaculture 2023*.
- Alfonso, S., Houdelet, C., Bessa, E., Geffroy, B., Sadoul, B., 2023. Water temperature explains part of the variation in basal plasma cortisol level within and between fish species. *Journal of Fish Biology* 103, 828–838. <https://doi.org/10.1111/jfb.15342>
- Alfonso, S., Sadoul, B., Cousin, X., Bégout, M.-L., 2020. Spatial distribution and activity patterns as welfare indicators in response to water quality changes in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science* 104974. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.104974>
- Alfonso, S., Sadoul, B., Gesto, M., Joassard, L., Chatain, B., Geffroy, B., Bégout, M.-L., 2019a. Coping styles in European sea bass: The link between boldness, stress response and neurogenesis. *Physiology & behavior* 207, 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.04.020>

- Alfonso, S., Sadoul, B., Gesto, M., Joassard, L., Chatain, B., Geffroy, B., Bégout, M.-L., 2019b. Coping styles in European sea bass: The link between boldness, stress response and neurogenesis. *Physiology & Behavior* 207, 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.04.020>
- Alsop, D., Aluru, N., 2011. The Pituitary| Development of the Hypothalamus-Pituitary-Interrenal Axis. *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*.
- Anderson, J.T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8, 55–66.
- Archambault, B., Le Pape, O., Bousquet, N., Rivot, E., 2014. Density-dependence can be revealed by modelling the variance in the stock–recruitment process: an application to flatfish. *ICES Journal of Marine Science* 71, 2127–2140. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst203>
- Archambault, B., Rivot, E., Savina, M., Le Pape, O., 2018. Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vectors of change in the marine environment* 201, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.009>
- Arlinghaus, R., Laskowski, K.L., Alós, J., Klefoth, T., Monk, C.T., Nakayama, S., Schröder, A., 2017. Passive gear-induced timidity syndrome in wild fish populations and its potential ecological and managerial implications. *Fish and Fisheries* 18, 360–373.
- Barrett, L.T., Theuerkauf, S.J., Rose, J.M., Alleway, H.K., Bricker, S.B., Parker, M., Petrolia, D.R., Jones, R.C., 2022. Sustainable growth of non-fed aquaculture can generate valuable ecosystem benefits. *Ecosystem Services* 53, 101396. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101396>
- Barton, B.A., 2002. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology* 42, 517–525. <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517>
- Besson, M., Allal, F., Chatain, B., Vergnet, A., Clota, F., Vandeputte, M., 2019a. Combining individual phenotypes of feed intake with genomic data to improve feed efficiency in sea bass. *Front. Genet.* 10. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00219>
- Besson, M., Aubin, J., Komen, H., Poelman, M., Quillet, E., Vandeputte, M., van Arendonk, J.A.M., de Boer, I.J.M., 2016. Environmental impacts of genetic improvement of growth rate and feed conversion ratio in fish farming under rearing density and nitrogen output limitations. *Journal of Cleaner Production* 116, 100–109. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2015.12.084>
- Besson, M., Vandeputte, M., Allal, F., Prunet, P., Bégout, M.-L., Sadoul, B., 2019b. Accounting for genetic variability in fitness-related traits using a Dynamic Energy Budget model, an example on European Seabass. Presented at the 6. International Symposium and Thematic School on ‘Dynamic energy Budget theory for metabolic organization’ (DEB2019), p. 47.
- Cairns, D.K., Gaston, A.J., Huettmann, F., 2008. Endothermy, ectothermy and the global structure of marine vertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* 356, 239–250. <https://doi.org/10.3354/meps07286>

- Carter, J., Jobson, S., Hamel, J.-F., Mercier, A., 2024. Efficacy of anesthetics in an echinoderm based on multifaceted stress biomarkers. *Sci Rep* 14, 26619. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-77627-9>
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.-L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2017. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 9, 23–41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>
- Celik, M., 2008. Seasonal changes in the proximate chemical compositions and fatty acids of chub mackerel (*Scomber japonicus*) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the north eastern Mediterranean Sea. *International Journal of Food Science & Technology* 43, 933–938. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2007.01549.x>
- Chalamaiah, M., Dinesh kumar, B., Hemalatha, R., Jyothirmayi, T., 2012. Fish protein hydrolysates: Proximate composition, amino acid composition, antioxidant activities and applications: A review. *Food Chemistry* 135, 3020–3038. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.06.100>
- Champagnat, J., Lecomte, J.-B., Rivot, E., Douchet, L., Martin, N., Grasso, F., Mounier, F., Labadie, P., Loizeau, V., Bacq, N., 2021. Multidisciplinary assessment of nearshore nursery habitat restoration for an exploited population of marine fish. *Marine Ecology Progress Series* 680, 97–109.
- Chary, K., Aubin, J., Sadoul, B., Fiandrino, A., Covès, D., Callier, M.D., 2020. Integrated multi-trophic aquaculture of red drum (*Sciaenops ocellatus*) and sea cucumber (*Holothuria scabra*): Assessing bioremediation and life-cycle impacts. *Aquaculture* 516, 734621.
- Chopin, T., Cooper, J.A., Reid, G., Cross, S., Moore, C., 2012. Open-water integrated multi-trophic aquaculture: environmental biomitigation and economic diversification of fed aquaculture by extractive aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 4, 209–220. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2012.01074.x>
- Colson, V., Cousture, M., Damasceno, D., Valotaire, C., Nguyen, T., Le Cam, A., Bobe, J., 2019. Maternal temperature exposure impairs emotional and cognitive responses and triggers dysregulation of neurodevelopment genes in fish. *PeerJ* 7, e6338.
- Colson, V., Sadoul, B., Valotaire, C., Prunet, P., Gaumé, M., Labbé, L., 2015. Welfare assessment of rainbow trout reared in a Recirculating Aquaculture System: Comparison with a Flow-Through System. *Aquaculture* 436, 151–159. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.047>
- Commission européenne, 2021. EU commission communication on Strategy for sustainable aquaculture 2021-2030.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of fish biology* 78, 395–435.
- Costello, C., Cao, L., Gelcich, S., Cisneros-Mata, M.Á., Free, C.M., Froehlich, H.E., Golden, C.D., Ishimura, G., Maier, J., Macadam-Somer, I., Mangin, T., Melnychuk, M.C., Miyahara, M., de Moor, C.L., Naylor, R., Nøstbakken, L., Ojea, E., O'Reilly, E., Parma, A.M., Plantinga, A.J., Thilsted, S.H., Lubchenco, J., 2020. The future of food from the sea. *Nature* 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2616-y>

- Cottrell, R.S., Blanchard, J.L., Halpern, B.S., Metian, M., Froehlich, H.E., 2020. Global adoption of novel aquaculture feeds could substantially reduce forage fish demand by 2030. *Nat Food* 1, 301–308. <https://doi.org/10.1038/s43016-020-0078-x>
- Cottrell, R.S., Metian, M., Froehlich, H.E., Blanchard, J.L., Sand Jacobsen, N., McIntyre, P.B., Nash, K.L., Williams, D.R., Bouwman, L., Gephart, J.A., Kuempel, C.D., Moran, D.D., Troell, M., Halpern, B.S., 2021. Time to rethink trophic levels in aquaculture policy. *Reviews in Aquaculture* 13, 1583–1593. <https://doi.org/10.1111/raq.12535>
- Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O., 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 179–190. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.017>
- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment, in: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 225–340. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)
- Danet, A., Giam, X., Olden, J.D., Comte, L., 2024. Past and recent anthropogenic pressures drive rapid changes in riverine fish communities. *Nat Ecol Evol* 8, 442–453. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02271-x>
- David, F., Raymond, G., Grys, J., Ameziane, N., Sadoul, B., 2024. Survival, Growth, and Food Resources of Juvenile Sea Cucumbers *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea) in Co-Culture with Shellfish in Brittany (France). *Aquaculture Nutrition* 2024, e7098440. <https://doi.org/10.1155/2024/7098440>
- Day, L., Le Bris, H., Saulnier, E., Pinsky, L., Brind'Amour, A., 2020. Benthic prey production index estimated from trawl survey supports the food limitation hypothesis in coastal fish nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 235, 106594. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106594>
- De Montmorillon, S., Pouil, S., Vandeputte, M., Bruant, J.-S., Bugeon, J., Acosta-Alba, I., Pincet, C., Quittet, B., Besson, M., Aubin, J., Haffray, P., 2026. Environmental consequences of genetic improvement of growth and fillet yield in gilthead seabream: A life cycle assessment from breeding to plate. *Aquaculture* 613, 743302. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2025.743302>
- Diaz Pauli, B., Sih, A., 2017. Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. *Evol Appl* 10, 231–240. <https://doi.org/10.1111/eva.12456>
- Diaz Pauli, B., Wiech, M., Heino, M., Utne-Palm, A.C., 2015. Opposite selection on behavioural types by active and passive fishing gears in a simulated guppy *Poecilia reticulata* fishery. *Journal of Fish Biology* 86, 1030–1045.
- Dingemanse, N.J., Réale, D., 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142, 1159–1184.
- Douhard, M., Geffroy, B., 2021. Males can adjust offspring sex ratio in an adaptive fashion through different mechanisms. *BioEssays* 43, 2000264.
- Dumont, B., Puillet, L., Martin, G., Savietto, D., Aubin, J., Ingrand, S., Niderkorn, V., Steinmetz, L., Thomas, M., 2020. Incorporating Diversity Into Animal Production Systems Can

- Increase Their Performance and Strengthen Their Resilience. *Front. Sustain. Food Syst.* 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00109>
- Ellis, T., James, J.D., Scott, A.P., 2005. Branchial release of free cortisol and melatonin by rainbow trout. *Journal of Fish Biology* 67, 535–540. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00740.x>
- Ellis, T., James, J.D., Stewart, C., Scott, A.P., 2004. A non-invasive stress assay based upon measurement of free cortisol released into the water by rainbow trout. *Journal of Fish Biology* 65, 1233–1252. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00499.x>
- Ernande, B., Dieckmann, U., Heino, M., 2004. Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, 415–423. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2519>
- EUMOFA, 2025. Fishmeal and fish oil: production and trade flows in the EU. Publications Office, LU.
- FAO, 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024 : Blue Transformation in action, Food and Agriculture Organization of the United Nations. ed.
- FAO, 2022. Socio-economic and biological impacts of the fish-based feed industry for sub-Saharan Africa. FAO ; WorldFish ; University of Greenwich ;
- Flint, S., Markle, T., Thompson, S., Wallace, E., 2012. Bisphenol A exposure, effects, and policy: A wildlife perspective. *Journal of Environmental Management* 104, 19–34. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.03.021>
- Froehlich, H.E., Jacobsen, N.S., Essington, T.E., Clavelle, T., Halpern, B.S., 2018. Avoiding the ecological limits of forage fish for fed aquaculture. *Nat Sustain* 1, 298–303. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0077-1>
- Galasso, H.L., Lefebvre, S., Aliaume, C., Sadoul, B., Callier, M.D., 2020. Using the Dynamic Energy Budget theory to evaluate the bioremediation potential of the polychaete *Hediste diversicolor* in an integrated multi-trophic aquaculture system. *Ecological Modelling* 437, 109296.
- Garlock, T.M., Asche, F., Anderson, J.L., Eggert, H., Anderson, T.M., Che, B., Chávez, C.A., Chu, J., Chukwuone, N., Dey, M.M., 2024. Environmental, economic, and social sustainability in aquaculture: the aquaculture performance indicators. *Nature Communications* 15, 5274.
- Gatlin III, D.M., Barrows, F.T., Brown, P., Dabrowski, K., Gaylord, T.G., Hardy, R.W., Herman, E., Hu, G., Krogdahl, Å., Nelson, R., Overturf, K., Rust, M., Sealey, W., Skonberg, D., J Souza, E., Stone, D., Wilson, R., Wurtele, E., 2007. Expanding the utilization of sustainable plant products in aquafeeds: a review. *Aquaculture Research* 38, 551–579. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01704.x>
- Geffroy, B., Sadoul, B., Bardonnnet, A., 2015. Behavioural syndrome in juvenile eels and its ecological implications. *Behaviour* 152, 147–166. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003236>
- Geffroy, B., Sadoul, B., Bouchareb, A., Prigent, S., Bourdineaud, J.-P., Gonzalez-Rey, M., Morais, R.N., Mela, M., Nobre Carvalho, L., Bessa, E., 2018. Nature-based tourism

- elicits a phenotypic shift in the coping abilities of fish. *Front. Physiol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00013>
- Gephart, J.A., Henriksson, P.J.G., Parker, R.W.R., Shepon, A., Gorospe, K.D., Bergman, K., Eshel, G., Golden, C.D., Halpern, B.S., Hornborg, S., Jonell, M., Metian, M., Mifflin, K., Newton, R., Tyedmers, P., Zhang, W., Ziegler, F., Troell, M., 2021. Environmental performance of blue foods. *Nature* 597, 360–365. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03889-2>
- Goikoetxea, A., Sadoul, B., Blondeau-Bidet, E., Aerts, J., Blanc, M.-O., Parrinello, H., Barrachina, C., Pratlong, M., Geffroy, B., 2021. Genetic pathways underpinning hormonal stress responses in fish exposed to short- and long-term warm ocean temperatures. *Ecological Indicators* 120, 106937. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106937>
- Gosling, S.D., John, O.P., 1999. Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-Species Review. *Curr Dir Psychol Sci* 8, 69–75. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.00017>
- Gouvernement Français, 2022. Plan aquacultures d’avenir.
- Grosso, L., Rakaj, A., Fianchini, A., Morroni, L., Cataudella, S., Scardi, M., 2021. Integrated Multi-Trophic Aquaculture (IMTA) system combining the sea urchin *Paracentrotus lividus*, as primary species, and the sea cucumber *Holothuria tubulosa* as extractive species. *Aquaculture* 534, 736268. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736268>
- Halna Du Fretay, T., Lobry, J., Drouineau, H., Mounier, F., Sadoul, B., 2025. Energy restriction cancels the effect of temperature on the growth of common soles (*Solea solea*) in the Gironde estuary, in: 9th International Symposium on DEB Theory for Metabolic Organization.
- Halna Du Fretay, T., Lobry, J., Drouineau, H., Mounier, F., Sadoul, B., Submitted. Climate change consequences on juvenile common soles in a food-limited Gironde estuary using bioenergetic modeling.
- Halpern, B.S., Frazier, M., O’Hara, C.C., Vargas-Fonseca, O.A., Lombard, A.T., 2025. Cumulative impacts to global marine ecosystems projected to more than double by mid-century. *Science* 389, 1216–1219. <https://doi.org/10.1126/science.adv2906>
- Halpern, B.S., Selkoe, K.A., Micheli, F., Kappel, C.V., 2007. Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats. *Conserv Biol* 21, 1301–1315. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00752.x>
- Hamel, J.-F., Jobson, S., Caulier, G., Mercier, A., 2021. Evidence of anticipatory immune and hormonal responses to predation risk in an echinoderm. *Sci Rep* 11, 10691. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89805-0>
- Hamilton, H.A., Newton, R., Auchterlonie, N.A., Müller, D.B., 2020. Systems approach to quantify the global omega-3 fatty acid cycle. *Nat Food* 1, 59–62. <https://doi.org/10.1038/s43016-019-0006-0>
- Hellmann, J.K., Rogers, M.M., 2024. The transgenerational consequences of paternal social isolation and predation exposure in threespined sticklebacks. *Journal of Animal Ecology* 93, 1328–1337. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14151>
- Herault, M., Gunathilaka, B.E., Fournier, V., Le Bris, H., Lee, K.-J., Sadoul, B., 2026. Shrimp hydrolysate-based palatability enhancer: A strategy to reduce fish-in fish-out ratio in

- marine fish species. *Aquaculture Reports* 46, 103291.  
<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2025.103291>
- Herault, M., Gunathilaka, B.E., Fournier, V., Le Bris, H., Lee, K.-J., Sadoul, B., 2023. Aquatic product hydrolysates increase rearing performance in red seabream (*Pagrus major*), fed a low fish meal diet, in both controlled and stressed conditions: From growth to stress responses. *Aquaculture* 576, 739830.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739830>
- Holm, H.C., Fredricks, H.F., Bent, S.M., Lowenstein, D.P., Ossolinski, J.E., Becker, K.W., Johnson, W.M., Schrage, K., Van Mooy, B.A.S., 2022. Global ocean lipidomes show a universal relationship between temperature and lipid unsaturation. *Science* 376, 1487–1491.  
<https://doi.org/10.1126/science.abn7455>
- Holsman, K.K., Ianelli, J., Aydin, K., Punt, A.E., Moffitt, E.A., 2016. A comparison of fisheries biological reference points estimated from temperature-specific multi-species and single-species climate-enhanced stock assessment models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Understanding Ecosystem Processes in the Eastern Bering Sea IV* 134, 360–378. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.08.001>
- Horn, S.S., Meuwissen, T.H.E., Moghadam, H., Hillestad, B., Sonesson, A.K., 2020. Accuracy of selection for omega-3 fatty acid content in Atlantic salmon fillets. *Aquaculture* 519, 734767. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734767>
- Hou, S., Jin, Z., Jiang, W., Chi, L., Xia, B., Chen, J., 2019. Physiological and immunological responses of sea cucumber *Apostichopus japonicus* during desiccation and subsequent resubmersion. *PeerJ* 7. <https://doi.org/10.7717/peerj.7427>
- Huntingford, F., Jobling, M., Kadri, S., 2011. *Aquaculture and Behavior*. John Wiley & Sons.
- Huo, Y., Elliott, M.S., Roy, K., Drawbridge, M., 2026. The culture of fish, sea cucumbers and seaweeds in a tiered flow-through cascade integrated multi-tropic aquaculture (IMTA) system: Performance and waste removal efficiencies. *Aquaculture* 618, 743818.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2026.743818>
- ICES, 2024. Workshop on the Bay of Biscay and Iberian Coast ecoregion Aquaculture Overview (WKBøBICAO) (report). ICES Scientific Reports.  
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.25942471.v2>
- Idler, D.R., Truscott, B., 1966.  $1\alpha$ -hydroxycorticosterone from cartilaginous fish: a new adrenal steroid in blood. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 23, 615–619.
- Jennerjahn, T.C., Mitchell, S.B., 2013. Pressures, stresses, shocks and trends in estuarine ecosystems – An introduction and synthesis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Pressures, Stresses, Shocks and Trends in Estuarine Ecosystems* 130, 1–8.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.008>
- Jobson, S., Hamel, J.-F., Hughes, T., Mercier, A., 2021. Cellular, Hormonal, and Behavioral Responses of the Holothuroid *Cucumaria frondosa* to Environmental Stressors. *Front. Mar. Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.695753>
- Kok, B., Malcorps, W., Tlusty, M.F., Eltholth, M.M., Auchterlonie, N.A., Little, D.C., Harmsen, R., Newton, R.W., Davies, S.J., 2020. Fish as feed: Using economic allocation to quantify

- the Fish In : Fish Out ratio of major fed aquaculture species. *Aquaculture* 528, 735474. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735474>
- Kooijman, S.A.L.M., 2010. *Dynamic energy budget theory for metabolic organisation*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23, 925–935. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)
- Kristensen, K., Nielsen, A., Berg, C.W., Skaug, H., Bell, B.M., 2016. TMB: Automatic Differentiation and Laplace Approximation. *Journal of Statistical Software* 070.
- Kristensen, T.N., Ketola, T., Kronholm, I., 2020. Adaptation to environmental stress at different timescales. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1476, 5–22. <https://doi.org/10.1111/nyas.13974>
- Kuempel, C.D., Frazier, M., Verstaen, J., Rayner, P.-E., Blanchard, J.L., Cottrell, R.S., Froehlich, H.E., Gephart, J.A., Jacobsen, N.S., McIntyre, P.B., Metian, M., Moran, D., Nash, K.L., Többen, J., Williams, D.R., Halpern, B.S., 2023. Environmental footprints of farmed chicken and salmon bridge the land and sea. *Current Biology* 33, 990-997.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.037>
- Lazaro-Cote, A., Sadoul, B., Jackson, L.J., Vijayan, M.M., 2018. Acute stress response of fathead minnows caged downstream of municipal wastewater treatment plants in the Bow River, Calgary. *PLoS one* 13.
- Lefebvre du Prey, M., Lobry, J., Brind'Amour, A., Le Bris, H., Sadoul, B., 2023. Assessing food limitation for marine juvenile fishes in coastal nurseries using a bioenergetic approach. *Ecological Modelling* 482, 110419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110419>
- Lika, K., Kearney, M.R., Freitas, V., van der Veer, H.W., van der Meer, J., Wijsman, J.W.M., Pecquerie, L., Kooijman, S.A.L.M., 2011. The “covariation method” for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: Philosophy and approach. *Journal of Sea Research, The AquaDEB project (phase II): what we've learned from applying the Dynamic Energy Budget theory on aquatic organisms* 66, 270–277. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.010>
- Linehan, L.G., O'Connor, T.P., Burnell, G., 1999. Seasonal variation in the chemical composition and fatty acid profile of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Food Chemistry* 64, 211–214. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(98\)00144-7](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(98)00144-7)
- Madaro, A., Olsen, R.E., Kristiansen, T.S., Ebbesson, L.O., Flik, G., Gorissen, M., 2016. A comparative study of the response to repeated chasing stress in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr and post-smolts. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 192, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.11.005>
- Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., Kooijman, S.A.L.M., 2018. The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLoS Comput Biol* 14. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006100>

- Marty, L., Dieckmann, U., Ernande, B., 2015. Fisheries-induced neutral and adaptive evolution in exploited fish populations and consequences for their adaptive potential. *Evolutionary Applications* 8, 47–63. <https://doi.org/10.1111/eva.12220>
- Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Potter, T., Smith, G., White, J., Mäntyniemi, S., Rivot, E., 2014. Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic. *ICES J Mar Sci* 71, 1653–1670. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst240>
- McGhee, K.E., Barbosa, A.J., Bissell, K., Darby, N.A., Foshee, S., 2021. Maternal stress during pregnancy affects activity, exploration and potential dispersal of daughters in an invasive fish. *Animal Behaviour* 171, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.11.003>
- Michałowicz, J., 2014. Bisphenol A – Sources, toxicity and biotransformation. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 37, 738–758. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2014.02.003>
- Millot, S., Bégout, M.-L., Chatain, B., 2009. Risk-taking behaviour variation over time in sea bass *Dicentrarchus labrax*: effects of day-night alternation, fish phenotypic characteristics and selection for growth. *J. Fish Biol.* 75, 1733–1749. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02425.x>
- Ministère des solidarités et de la santé, 2019. Programme National Nutrition Santé 2019-2023. Ministère des solidarités et de la santé.
- Ministères chargés de la Santé, de la Transition écologique et de l’Agriculture, 2026. Stratégie nationale pour l’alimentation, la nutrition et le climat 2025-2030.
- Moltesen, M., Laursen, D.C., Thörnqvist, P.-O., Andersson, M.Å., Winberg, S., Höglund, E., 2016. Effects of acute and chronic stress on telencephalic neurochemistry and gene expression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* 219, 3907–3914. <https://doi.org/10.1242/jeb.139857>
- Newton, R.W., Little, D.C., 2018. Mapping the impacts of farmed Scottish salmon from a life cycle perspective. *Int J Life Cycle Assess* 23, 1018–1029. <https://doi.org/10.1007/s11367-017-1386-8>
- Oehlmann, J., Schulte-Oehlmann, U., Kloas, W., Jagnytsch, O., Lutz, I., Kusk, K.O., Wollenberger, L., Santos, E.M., Paull, G.C., Look, K.J.W.V., Tyler, C.R., 2009. A critical analysis of the biological impacts of plasticizers on wildlife. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 364, 2047–2062. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0242>
- Opinion, A.G.R., Vanhomwegen, M., De Boeck, G., Aerts, J., 2023. Long-term stress induced cortisol downregulation, growth reduction and cardiac remodeling in Atlantic salmon. *J Exp Biol* 226, jeb246504. <https://doi.org/10.1242/jeb.246504>
- Palacio, R.D., Clark, J.S., 2023. Incorporating intraspecific variation into species responses reveals both their resilience and vulnerability to future climate change. *Ecography* 2023, e06769. <https://doi.org/10.1111/ecog.06769>

- Pei, S., Dong, S., Wang, F., Tian, X., Gao, Q., 2012. Effects of density on variation in individual growth and differentiation in endocrine response of Japanese sea cucumber (*Apostichopus japonicus* Selenka). *Aquaculture* 356–357, 398–403. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.04.032>
- Peterson, B.J., Howarth, R.W., Garritt, R.H., 1985. Multiple Stable Isotopes Used to Trace the Flow of Organic Matter in Estuarine Food Webs. *Science* 227, 1361–1363. <https://doi.org/10.1126/science.227.4692.1361>
- Pethybridge, H., Bodin, N., Arsenault-Pernet, E.-J., Bourdeix, J.-H., Brisset, B., Bigot, J.-L., Roos, D., Peter, M., 2014. Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: lipid content and fatty acid compositional changes. *Marine Ecology Progress Series* 512, 39–54.
- Poore, J., Nemecek, T., 2018. Reducing food's environmental impacts through producers and consumers. *Science* 360, 987–992. <https://doi.org/10.1126/science.aag0216>
- Post, D.M., 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology* 83, 703–718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083%255B0703:USITET%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083%255B0703:USITET%255D2.0.CO;2)
- Purcell, S.W., Shea, S.K.H., Gray, B.C.T., 2025. Decadal changes in value of dried sea cucumbers (bêche-de-mer) in Hong Kong markets. *Marine Policy* 171, 106450. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2024.106450>
- Rakaj, A., Fianchini, A., 2024. Mediterranean sea cucumbers—Biology, ecology, and exploitation, in: *The World of Sea Cucumbers*. Elsevier, pp. 753–773.
- Raymond, G., Nedelec, M., Spinec, F., Lesueur, M., Thoby, S., Le Bris, H., Sadoul, B., 2024. Diversification and aquaculture : testing paths in breton oyster farming. Presented at the AQUA 2024, Copenhagen, Denmark.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P.-O., 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Ridler, N., Wowchuk, M., Robinson, B., Barrington, K., Chopin, T., Robinson, S., Page, F., Reid, G., Szemerda, M., Sewuster, J., Boyne-Travis, S., 2007. Integrated multi-trophic aquaculture (IMTA) : a potential strategic choice for farmers. *Aquaculture Economics & Management* 11, 99–110. <https://doi.org/10.1080/13657300701202767>
- Roque d'orbcastel, E., Bettarel, Y., Dellinger, M., Sadoul, B., Bouvier, T., Amandé, J.M., Dagorn, L., Geffroy, B., 2021. Measuring cortisol in fish scales to study stress in wild tropical tuna. *Environmental Biology of Fishes* 1–8.
- Ru, X., Zhang, L., Yang, H., 2021. Plasticity of Locomotor Activity Permits Energy Homeostasis During Reproduction in a Female Sea Cucumber. *Front. Mar. Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.748571>

- Sadoul, B., Alfonso, S., Bessa, E., Bouchareb, A., Blondeau-Bidet, E., Clair, P., Chatain, B., Bégout, M.L., Geffroy, B., 2018. Enhanced brain expression of genes related to cell proliferation and neural differentiation is associated with cortisol receptor expression in fishes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 267, 76–81. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.06.001>
- Sadoul, B., Alfonso, S., Cousin, X., Prunet, P., Bégout, M.-L., Leguen, I., 2021a. Global assessment of the response to chronic stress in European sea bass. *Aquaculture* 544, 737072. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737072>
- Sadoul, B., Alfonso, S., Goold, C., Pratlong, M., Rialle, S., Geffroy, B., Bégout, M.-L., 2022a. Transcriptomic profiles of consistent risk-taking behaviour across time and contexts in European sea bass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0399>
- Sadoul, B., Alfonso, S., Goold, C., Pratlong, M., Rialle, S., Geffroy, B., Bégout, M.-L., 2022b. Transcriptomic profiles of consistent risk-taking behaviour across time and contexts in European sea bass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, 20220399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0399>
- Sadoul, B., Augustine, S., Zimmer, E., Bégout, M.-L., Vijayan, M.M., 2019. Prediction of long-term variation in offspring metabolism due to BPA in eggs in rainbow trout using the DEB model. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 222–230. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.05.011>
- Sadoul, B., Birceanu, O., Aluru, N., Thomas, J.K., Vijayan, M.M., 2017a. Bisphenol A in eggs causes development-specific liver molecular reprogramming in two generations of rainbow trout. *Scientific Reports* 7, 14131. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13301-7>
- Sadoul, B., Blumstein, D.T., Alfonso, S., Geffroy, B., 2021b. Human protection drives the emergence of a new coping style in animals. *PLOS Biology* 19, e3001186. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001186>
- Sadoul, B., Caprioli, J.-P., Barrier-Loiseau, C., Cimiterra, N., Laugier, T., Lagarde, F., Chary, K., Callier, M.D., Guillermand, M.-O., Roque d'Orbcastel, E., 2022c. Is *Holothuria tubulosa* the golden goose of ecological aquaculture in the Mediterranean Sea? *Aquaculture* 554, 738149. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738149>
- Sadoul, B., Caprioli, J.-P., Barrier-Loiseau, C., Cimiterra, N., Laugier, T., Lagarde, F., Chary, K., Callier, M.D., Guillermand, M.-O., Roque d'Orbcastel, E., 2022d. Is *Holothuria tubulosa* the golden goose of ecological aquaculture in the Mediterranean Sea? *Aquaculture* 554, 738149. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738149>
- Sadoul, Bastien, Foucard, A., Valotaire, C., Labbé, L., Goardon, L., LeCalvez, J.-M., Médale, F., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., Geurden, I., 2016. Adaptive capacities from survival to stress responses of two isogenic lines of rainbow trout fed a plant-based diet. *Scientific reports* 6, 35957. <https://doi.org/10.1038/srep35957>
- Sadoul, B., Foucard, A., Valotaire, C., Labbé, L., Goardon, L., LeCalvez, J.M., Médale, F., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., Geurden, I., Prunet, P., Colson, V., 2016. Adaptive capacities from

- survival to stress responses of two isogenic lines of rainbow trout fed a plant-based diet. *Scientific Reports* 6, 35957. <https://doi.org/10.1038/srep35957>
- Sadoul, B., Friggens, N., Valotaire, C., Labbé, L., Colson, V., Prunet, P., Leguen, I., 2017b. Physiological and behavioral flexibility to an acute CO<sub>2</sub> challenge, within and between genotypes in rainbow trout. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 209, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.04.002>
- Sadoul, B., Geffroy, B., 2019. Measuring cortisol, the major stress hormone in fishes. *Journal of fish biology* 94, 540–555. <https://doi.org/10.1111/jfb.13904>
- Sadoul, B., Geffroy, B., Alfonso, S., In prep. Is cortisol the major and ubiquitous stress hormone in marine species?
- Sadoul, B., Leguen, I., Colson, V., Friggens, N.C., Prunet, P., 2015. A multivariate analysis using physiology and behavior to characterize robustness in two isogenic lines of rainbow trout exposed to a confinement stress. *Physiology & behavior* 140, 139–147.
- Sadoul, B., Mengues, P.E., Friggens, N.C., Prunet, P., Colson, V., 2014. A new method for measuring group behaviours of fish shoals from recorded videos taken in near aquaculture conditions. *Aquaculture* 430, 179–187. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.04.008>
- Sadoul, B., Raymond, G., Delaporte-Blanc, J., Sourou Dossou, T., Le Berre, T., Vlach, M., Rioux, V., 2023. *Holothuria forskali* reared under flat oysters: polyculture or integrated multitrophic aquaculture? Presented at the Aquaculture Europe 2023, p. 1 p.
- Sadoul, B., Vijayan, M.M., 2016. 5 - Stress and Growth, in: Schreck, C.B., Tort, L., Farrell, A.P., Brauner, C.J. (Eds.), *Fish Physiology, Biology of Stress in Fish*. Academic Press, pp. 167–205. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802728-8.00005-9>
- Sandström, V., Chrysafi, A., Lamminen, M., Troell, M., Jalava, M., Piipponen, J., Siebert, S., van Hal, O., Virkki, V., Kummu, M., 2022. Food system by-products upcycled in livestock and aquaculture feeds can increase global food supply. *Nat Food* 3, 729–740. <https://doi.org/10.1038/s43016-022-00589-6>
- Saulnier, E., Le Bris, H., Tableau, A., Dauvin, J.C., Brind'Amour, A., 2020. Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 241, 106670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106670>
- Scherer, E., 1992. Behavioural responses as indicators of environmental alterations: approaches, results, developments. *Journal of Applied Ichthyology* 8, 122–131. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1992.tb00674.x>
- Schreck, C.B., Tort, L., 2016. 1 - The concept of stress in fish, in: Carl B. Schreck, L.T., Anthony P. Farrell and Colin J. Brauner (Ed.), *Fish Physiology, Biology of Stress in Fish*. Academic Press, pp. 1–34.
- Shama, L.N.S., Mark, F.C., Strobel, A., Lokmer, A., John, U., Mathias Wegner, K., 2016. Transgenerational effects persist down the maternal line in marine sticklebacks: gene expression matches physiology in a warming ocean. *Evol Appl* 9, 1096–1111. <https://doi.org/10.1111/eva.12370>

- Shea, L.A., Wabnitz, C.C.C., Cheung, W.W.L., Pauly, D., Sumaila, U.R., 2025. Spatial distribution of fishmeal and fish oil factories around the globe. *Science Advances* 11, eadr6921. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adr6921>
- Smith, B.R., Blumstein, D.T., 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol* 19, 448–455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Sokolova, I.M., 2013. Energy-Limited Tolerance to Stress as a Conceptual Framework to Integrate the Effects of Multiple Stressors. *Integr. Comp. Biol.* ict028. <https://doi.org/10.1093/icb/ict028>
- Sprague, M., Dick, J.R., Tocher, D.R., 2016. Impact of sustainable feeds on omega-3 long-chain fatty acid levels in farmed Atlantic salmon, 2006–2015. *Sci Rep* 6, 21892. <https://doi.org/10.1038/srep21892>
- Swanson, D., Block, R., Mousa, S.A., 2012. Omega-3 Fatty Acids EPA and DHA: Health Benefits Throughout Life. *Adv Nutr* 3, 1–7. <https://doi.org/10.3945/an.111.000893>
- Thomas, J.K., Birceanu, O., Sadoul, B., Vijayan, M.M., 2018. Bisphenol A in eggs impairs the long-term stress performance of rainbow trout in two generations. *Environmental science & technology* 52, 7951–7961.
- Thomas, M., Pasquet, A., Aubin, J., Nahon, S., Lecocq, T., 2021. When more is more: taking advantage of species diversity to move towards sustainable aquaculture. *Biological reviews* 96, 767–784.
- Tian, R., Wang, H., Wu, G., Sun, J., Miao, Z., Ding, J., Chang, Y., Zhao, C., 2025. Effects of stocking density on behavior, physiology, and gene expression of the sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture* 594, 741389. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741389>
- Tickner, D., Opperman, J.J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A.H., Bunn, S.E., Cooke, S.J., Dalton, J., Darwall, W., Edwards, G., Harrison, I., Hughes, K., Jones, T., Leclère, D., Lynch, A.J., Leonard, P., McClain, M.E., Muruven, D., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Robinson, J., Tharme, R.E., Thieme, M., Tockner, K., Wright, M., Young, L., 2020. Bending the Curve of Global Freshwater Biodiversity Loss: An Emergency Recovery Plan. *Bioscience* 70, 330–342. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa002>
- Tolon, M.T., Emiroglu, D., Gunay, D., Ozgul, A., 2017. Sea cucumber (*Holothuria tubulosa* Gmelin, 1790) culture under marine fish net cages for potential use in integrated multi-trophic aquaculture (IMTA). *IJMS Vol.46(04)* [April 2017].
- Troell, M., Jonell, M., Crona, B., 2019. The role of seafood in sustainable and healthy diets. The EAT-Lancet Commission report Through a Blue Lens. Stockholm: The Beijer Institute.
- Turchini, G.M., Torstensen, B.E., Ng, W.-K., 2009. Fish oil replacement in finfish nutrition. *Reviews in Aquaculture* 1, 10–57. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2008.01001.x>
- Vindas, M.A., Madaro, A., Fraser, T.W.K., Höglund, E., Olsen, R.E., Øverli, Ø., Kristiansen, T.S., 2016. Coping with a changing environment: the effects of early life stress. *Royal Society Open Science* 3, 160382. <https://doi.org/10.1098/rsos.160382>
- Wendelaar Bonga, S.E., 1997. The stress response in fish. *Physiological Reviews* 77, 591–625. <https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591>

- Xu, C., Su, L., Qiu, N., Hou, M., Yu, F., Zou, X., Wang, J., 2022. The Effect of Unpredictable Chronic Stress on Rare Minnow (*Gobiocypris rarus*): Growth, Behaviour and Physiology. *Biology* 11. <https://doi.org/10.3390/biology11121755>
- Yan, H.F., Watkins, H.V., Siqueira, A.C., Bellwood, D.R., 2026. Over a century of global decline in the growth performance of marine fishes. *Nat Commun.* <https://doi.org/10.1038/s41467-026-69416-x>
- Yeramilli, V., Rizek, C.S., Graham, J., Taylor, C., Cheddadi, R., Patterson, S., Watts, S., Martin, C., 2024. Parental preconception stress in zebrafish induces long-lasting anxiety in offspring. *Physiology & Behavior* 277, 114477. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2024.114477>
- Zhao, Z., Yu, Y., Wang, H., Huang, X., Ding, P., Sun, Y., Ding, J., Chang, Y., Zhao, C., 2023. Effects of circadian rhythm on behavior and physiology of the sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Marine Environmental Research* 189, 106069. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106069>