



**THÈSE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité
Océanographie

Présentée par
Morgane Travers

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

**Couplage de modèles trophiques et effets combinés de
la pêche et du climat**

soutenue le 02 avril 2009 devant le jury composé de :

Yunne-Jai SHIN, *IRD Sète*
Philippe CURY, *IRD Sète*
Manuel BARANGE, *PML Plymouth*
Didier GASCUEL, *Agrocampus Rennes*
John FIELD, *UCT Cape Town*
Louis LEGENDRE, *LOV Villefranche sur Mer*
Patrick PROUZET, *Ifremer Anglet*

Directrice de Thèse
Co-directeur de Thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur

Résumé

La surexploitation et le changement climatique affectent le fonctionnement des écosystèmes marins, mais des incertitudes existent quant aux effets de leur action combinée. Par une approche de modélisation, ce travail de thèse vise à étudier comment les effets top-down de la pêche et les effets bottom-up du climat se combinent au sein du réseau trophique.

Une synthèse bibliographique préliminaire a révélé l'absence d'un modèle end-to-end applicable en l'état à notre écosystème d'étude - le sud-Benguela - qui permettrait l'étude des effets conjoints de la pêche et du climat. Le couplage des modèles de plancton ROMS-N₂P₂Z₂D₂ et de poissons OSMOSE s'est alors imposé comme une méthode innovante permettant de développer un outil approprié à nos objectifs. L'importance d'un couplage à double sens via la prédation est illustrée par l'étude des variabilités spatiale et temporelle du terme de rétroaction, puis par la comparaison des dynamiques planctoniques et écosystémiques lorsqu'il y a rétroaction ou non.

La simulation de scénarios climatique et halieutique montre que les effets combinés de la pêche et du climat sont généralement plus faibles que la somme de leurs effets individuels. Ce résultat reflète la forte résistance du système aux perturbations extérieures, induite par les relations trophiques nombreuses et variables entre les organismes. En accord avec les hypothèses de fonctionnement trophique basées sur l'intensité de la production primaire et la diversité des prédateurs, l'étude de la pyramide trophique montre que le contrôle bottom-up domine dans le sud-Benguela, i.e. que le climat affecte le fonctionnement trophique de cet écosystème plus fortement que de la pêche.

Mots clés : modèle end-to-end, couplage de modèle, réseau trophique, sud-Benguela, effets combinés, changement climatique, surexploitation

Abstract

Coupling trophodynamic models for assessing the combined effects of fishing and climate

Overfishing and climate change are now recognized to have important effects on marine ecosystem functioning but uncertainties remains about their combined effects. Using a modelling approach this thesis aims at assessing how the top-down effects of fishing and the bottom-up effects of climate combine themselves within the food web.

A preliminary review highlighted the lack of end-to-end model applicable as it stands to our study case - the southern Benguela - and suitable to study the combined effects of fishing and climate. Coupling the plankton model ROMS-N₂P₂Z₂D₂ and the fish model OSMOSE appeared as an innovative method allowing to develop an appropriate tool meeting our objectives. The importance of two-way coupling via the predation process is first illustrated by the study of spatial and temporal variabilities of the feedback term, and then by the comparison of plankton and ecosystem dynamics when there is feedback or not.

Simulating climate and fishing scenarios show that the combined effects of these factors are generally smaller than the sum of their individual effects. This result reflects the strong resilience of the ecosystem to external perturbations, induced by the numerous and weak trophic interactions between organisms. In agreement with hypotheses of trophic functioning based on the intensity of primary production and predators diversity, the study of the trophic pyramid show that bottom-up control dominates in the southern Benguela, i.e. that climate has stronger effects on the trophic functioning of this ecosystem than fishing.

Key words : end-to-end model, model coupling, food web, southern Benguela, combined effects, climate change, overfishing

*Life is just a simple game
Between up and down
Life is just a simple game
Makes things go around*

*What is down should go up
What is up must go down*

*Extrait des paroles de "Upside Down"
Emir Kusturica & The No Smoking Orchestra*



« Un gros poisson mange des petits poissons » par Bruegel l'Ancien, 1556

Remerciements

Je tiens à adresser un très grand merci à Yunne-Jai Shin, sans qui cette thèse n'aurait pas vu le jour. Merci de m'avoir proposé le stage qui a tout déclenché, d'avoir cru en moi au point de rédiger ce projet de thèse et de lui avoir trouvé un super financement ! Je tiens également à te remercier pour m'avoir appris tant de choses sur la vie de chercheur, pour toujours m'avoir mise en avant, pour m'avoir poussée quand il le fallait, et pour cette relation amicale (et gourmande !) qui a fait de cette thèse une expérience joyeuse et très agréable.

Je souhaite également remercier Philippe Cury, à la fois pour m'avoir co-encadrée et pour m'avoir accueillie au sein du CRH de Sète. Je reste très impressionnée par ta clairvoyance quant aux directions scientifiques à suivre, et j'ai beaucoup apprécié les conseils que tu as pu me donner à différentes occasions.

Grâce à un financement de thèse émanant du réseau européen Eur-Oceans, j'ai eu la chance d'être également co-encadrée par John Field et par Simon Jennings, et de bénéficier ainsi de vos savoirs respectifs. Non seulement vous m'avez accordé de l'attention au cours de ces 3 ans, mais vous m'avez également accueillie très chaleureusement dans vos laboratoires respectifs, à UCT et à CEFAS. J'ai vraiment aimé cette diversité de structures et de contacts, qui m'a permis d'élargir mes horizons. Merci encore pour votre participation à cette thèse.

Eur-Oceans visant à favoriser les échanges entre laboratoires, j'ai séjourné dans 3 pays au cours de cette thèse. D'Afrique du Sud, je tiens à remercier les chercheurs de l'University of Cape Town et du Marine and Coastal Management pour le temps qu'ils m'ont accordé et l'intérêt qu'ils ont porté à mon sujet. Plus particulièrement, merci à Lynne Shannon pour les nombreuses discussions et la découverte du pays, à Coleen Moloney, à Carl van der Lingen, à Rob Leslie, à Jenny Huggett, à Stan Pillar, à Larry Hutchings, à Astrid Jarre et à Fabienne Cassassius. Un grand merci aussi à Dawit Yemane et Sergio Neira qui m'ont fait une place dans leur bureau, qui m'ont fait découvrir les coins sympas de Rondebosch et Observatory, et qui m'ont raccompagnée tous les soirs ! Sans vous cette expérience ne m'aurait pas autant enthousiasmée ! D'Angleterre, je souhaite tout particulièrement remercier Julia Blanchard et Gurpreet Padda avec qui j'ai particulièrement travaillé. J'espère que

l'application du modèle à la Mer du Nord se fera rapidement pour que nous puissions voir l'aboutissement de nos discussions. Merci également à Sonja van Leeuwen et Paul McCloghrie pour m'avoir expliqué ERSEM, et à Georgi Daskalov et Steve Mackinson pour les discussions Ecopathiennes ! En France enfin, je remercie les chercheurs avec qui j'ai pu discuter des différents aspects de ma thèse, et notamment Hervé Demarcq, Eric Machu Vamara Koné et Pierrick Penven. J'ai appris beaucoup de votre expertise en hydrodynamique et biogéochimie, et grâce à vous j'ai réussi à mieux appréhender la partie planctonique de mon sujet de thèse.

Grâce à de nombreuses personnes du CRH, j'ai pu garder le sourire tout au long de ces 3 années de thèse, et je leur en suis très reconnaissante. Je pense surtout à Nicolas Bez et François Le Loc'h pour les bonnes rigolades, les petits ragots et toutes les autres discussions que nous avons pu avoir, sur de si nombreux sujets ! Merci aussi à la bande des thésards, Emilie Tew Kai (dite brune), Rémi Vergnon, Tristan Rouyer, Timothée Brochier, Karen Nieto, Ana Corbineau et Emily Walker (dite blonde). Je pense que nous repenserons tous à cette période avec nostalgie, à la façon dont nous nous sommes serrés les coudes, aux vendredis soirs « craquage » (et il n'y avait pas que des vendredis...) et à toutes ces soirées où nous discutons de nos sujets respectifs.

Enfin, merci tout simplement à tous ceux qui m'ont soutenue, à ma famille et amis qui ont compris mon éloignement de la patrie bretonne, à mes parents bien sûr qui m'ont soutenue dans la voie de la recherche même si ce n'était pas initialement prévu, et à Julien, sans qui rien ne serait pareil, qui m'a supportée, même aux pires moments, et qui a ce don incroyable de toujours savoir me faire rigoler, même dans les jours les plus durs, tels ceux des plantage d'ordi ou de la phase pénible de rédaction !



Table des matières

Résumé	iii
Abstract	v
Remerciements	ix
Table des matières	xiii
Introduction	1
1 De la modélisation écosystémique à l’approche end-to-end	7
1.1 Tour d’horizon des approches de modélisation écosystémique	8
1.1.1 Modélisation d’écosystèmes tronqués : bas ou haut du réseau trophique	8
1.1.2 Couplage de modèles entre plancton et poissons	10
1.1.3 Modélisation intégrée des écosystèmes	13
1.2 Vers une modélisation end-to-end	14
1.2.1 Où en est la modélisation écosystémique actuelle?	14
1.2.2 Quelles directions suivre pour développer l’approche end-to-end?	16
1.3 Conclusion	17
2 Développement d’un modèle end-to-end par couplage entre un modèle NPZD et OSMOSE	19
2.1 L’écosystème du sud-Benguela, un cas d’application idéal	19
2.1.1 Bref aperçu de l’hydrodynamisme et du réseau trophique du sud-Benguela	20
2.1.2 Approche écosystémique et modélisation dans la région : un environnement de recherche favorable	23
2.2 Construction d’un modèle couplé physique-plancton-poissons	25
2.2.1 Modélisation de l’hydrodynamisme et du plancton : ROMS-N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂	25
2.2.2 Modélisation des hauts niveaux trophiques par le modèle multi-spécifique OSMOSE	28
2.2.3 Couplage entre OSMOSE et ROMS-N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂ : liens trophiques à double sens	34

2.2.4	Aspects trophiques du modèle couplé	39
2.3	Etapes de calibration et validation du modèle couplé pour l'écosystème du sud-Benguela	41
2.3.1	Une méthode de calibration automatique : les algorithmes génétiques	41
2.3.2	Validation du modèle par la comparaison de patterns à différents niveaux hiérarchiques	45
2.3.3	Analyse de sensibilité du modèle couplé	50
2.4	Conclusion	52
3	Fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela et étude du modèle : analyse de l'état de référence	55
3.1	Caractéristiques du contrôle du plancton par les hauts niveaux trophiques	56
3.1.1	Variabilité spatio-temporelle de la mortalité par prédation	56
3.1.2	Intensité du contrôle top-down subit par le plancton	58
3.2	Effets du couplage sur les dynamiques simulées : propagation top-down puis bottom-up	60
3.2.1	Dynamiques planctoniques soumises à un contrôle top-down variable	60
3.2.2	Effets indirects du couplage : propagation bottom-up favorisant différentes chaînes trophiques	62
3.3	Représentation du réseau trophique dans ROMS-N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂ -OSMOSE	64
3.3.1	Signification écologique des liens trophiques envisageables	64
3.3.2	Identification des compartiments ou nœuds : vers des « trophospecies » ?	65
3.3.3	Vision top-down, bottom-up et réseau trophique synthétique	69
3.4	Conclusion	74
4	Effets de la pêche et du climat sur le réseau trophique du sud-Benguela	77
4.1	Etude comparative des effets de la pêche ciblant deux groupes fonctionnels différents	77
4.1.1	Comparaison des modèles via des indicateurs trophiques agrégés	78
4.1.2	Fonctionnement trophique du sud-Benguela sous deux forçages anthropiques	80
4.1.3	Conclusion	82
4.2	Combinaison des effets de la pêche et de l'environnement dans le réseau trophique	84
4.2.1	Principes de la combinaison de facteurs forçants	84
4.2.2	Analyse des effets individuels du climat et de la pêche	87
4.2.3	Effets combinés de la pêche et du climat sur les dynamiques du système	92

4.2.4 Réponse de l'écosystème aux forçage climatique et halieutique	99
4.3 Conclusion	100
5 Conclusion Générale	103
5.1 Synthèse de l'étude	103
5.2 Limites de l'étude	105
5.3 Perspectives de ce travail de thèse	106
5.3.1 Perspectives d'amélioration du modèle ROMS-N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂ -OSMOSE	106
5.3.2 Perspectives d'études des effets combinés de la pêche et du climat	108
Bibliographie	110
Publications et manuscrits	125

Introduction

Depuis que l'homme exploite les ressources marines, il perturbe les écosystèmes marins que ce soit par la pêche ou la destruction des habitats (Jackson *et al.*, 2001). Initialement faible, cette perturbation s'est accrue au fil du temps avec l'augmentation de l'efficacité des engins de capture et l'expansion des zones prospectées. Ainsi à l'heure actuelle 52% des stocks sont pleinement exploités, 17% sont considérés surexploités et 8% sont en voie d'extinction, ne laissant que 23% des stocks modérément ou sous-exploités (estimation pour 2005, FAO 2007). La pêche est considérée par Jackson *et al.* (2001) comme le plus perturbateur des facteurs anthropiques, affectant les écosystèmes marins directement et indirectement. Les effets directs consistent en la diminution d'abondance des espèces cibles, les changements dans la structure démographique, les impacts sur les espèces associées par les rejets et les prises accessoires, et enfin la dégradation des habitats (Goñi, 1998). Les effets indirects de la pêche sont quant à eux issus de la propagation des effets directs au reste de l'écosystème par des interactions biologiques de prédation et compétition. Certaines de ces perturbations sont de très grande ampleur et des changements drastiques du fonctionnement des écosystèmes ont été attribués à l'action de la surpêche. Un exemple marquant concerne l'écosystème marin Namibien où la biomasse de petits poissons pélagiques s'est effondrée au milieu des années 1970 suite à une mauvaise gestion de l'effort de pêche, laissant ainsi l'opportunité aux méduses et poissons détritivores de proliférer jusqu'à être largement dominants aujourd'hui (Cury et Shannon, 2004). Issue d'une prise de conscience générale des effets à large échelle de la pêche sur différents compartiments de l'écosystème, une approche écosystémique des pêches (EAF pour *ecosystem approach to fisheries*) a été prônée mondialement (FAO, 1995, 2001, 2003). Cette approche propose une meilleure gestion des pêcheries, avec pour objectifs le maintien durable de la ressource, du reste de l'écosystème, et la recherche du bien-être des populations présentes et futures. Le Sommet Mondial sur le développement durable (*World Summit on Sustainable Development*) réuni à Johannesburg en septembre 2002 a fortement encouragé l'application de l'approche écosystémique dans la gestion des pêcheries d'ici 2010.

Parallèlement aux effets de la pêche, il est également reconnu depuis longtemps que l'environnement abiotique influence les dynamiques des organismes marins, comme l'annonçait déjà le chercheur norvégien Hjort au début du siècle passé (Hjort,

1914). Avec la prise de conscience ces dernières années de la véracité et la rapidité du changement climatique (IPCC, 2007), beaucoup d'études se sont penchées sur les effets du réchauffement global sur les écosystèmes marins (Stenseth *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002). Elles ont notamment montré que la température influence la distribution spatiale du zooplancton (Beaugrand *et al.*, 2002) et peut modifier la phénologie de certaines espèces (Durant *et al.*, 2005) ce qui entraîne des répercussions importantes sur le reste de l'écosystème (Beaugrand *et al.*, 2003). Grâce aux études de l'IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*), un panel de scénarios probables d'évolution climatique est disponible et peut être utilisé pour essayer d'évaluer les réponses des écosystèmes marins au forçage climatique des prochaines décennies. Certaines études ont déjà émis quelques prédictions quant aux futures distributions spatiales des organismes marins que pourrait induire le réchauffement climatique (Drinkwater, 2005). Cependant, il n'est actuellement pas possible de prédire quels seront les effets indirects du changement climatiques sur les écosystèmes marins, et une grande incertitude demeure quant aux effets directs du fait de leur non-linéarité démontrée. A cette non-linéarité viennent s'ajouter les effets de la pêche qui sont suspectés d'influencer la réponse des écosystèmes marins aux variations climatiques. Pauly *et al.* (2002) avance l'hypothèse que la pression de pêche diminuant l'abondance totale d'un stock, il devient d'autant plus sensible à un mauvais épisode climatique, et peut même disparaître de par son abondance fortement réduite. Harley *et al.* (2006) soulignent le fait que les effets d'un facteur (e.g. le climat) peuvent amplifier ou réduire les effets de l'autre facteur (e.g. la pêche), mais également que la combinaison des deux peut induire des variations extrêmes qui n'auraient jamais été atteintes par le forçage d'un seul facteur. Ce type de combinaison est probablement à l'origine des changements de régimes (*regime shift* en anglais) déjà observés par le passé (Folke *et al.*, 2004), et illustre les effets démesurés que peuvent avoir la pêche et le climat. Dans ce contexte, il devient indispensable d'étudier non plus les effets individuels de l'un ou l'autre de ces facteurs, mais leurs effets combinés sur les écosystèmes marins.

Pour cela, il s'agit de comprendre comment la pêche et le climat affectent directement les écosystèmes, mais également comment leurs effets directs se propagent au reste du réseau trophique et s'y combinent. Deux types de fonctionnement trophique ont été décrits par Cury *et al.* (2003) et associés aux facteurs forçants contrôlant le système. Ainsi, lors d'un contrôle bottom-up (du bas vers le haut, appelé aussi *resource-driven*), l'environnement abiotique affecte la biomasse des producteurs primaires qui influence à son tour la biomasse du reste du réseau trophique (Figure 1). La biomasse de chaque niveau trophique évolue de la même façon que celle des producteurs primaires (corrélations positives). Lorsque la pêche cible les prédateurs apicaux (« top-prédateurs »), les effets peuvent se propager aux autres organismes par un contrôle top-down (ou *consumer-driven*), pouvant aller jusqu'à induire une cascade trophique, c'est-à-dire avec des effets se répercutant jusqu'en bas du réseau trophique (e.g. Estes *et al.* 1998). Dans ce cas, on observe des corrélations négatives

entre niveaux trophiques successifs, du fait de la diminution de la pression de prédation des top-prédateurs sur les espèces fourrages, entraînant une augmentation d'abondance de ces dernières et donc de la prédation sur le zooplancton qui à son tour subit une réduction de biomasse et réduit son impact sur le phytoplancton. Depuis, plusieurs auteurs ont montré que le fonctionnement trophique des écosystèmes marins ne se résumait pas à l'existence d'un seul contrôle, mais bien à une co-existence des contrôles top-down et bottom-up, avec une dominance de l'un par rapport à l'autre variable dans le temps et dans l'espace (Frank *et al.*, 2006). Cette dominance dépend de différentes caractéristiques du réseau trophique : une forte production primaire favorise le contrôle bottom-up (Frank *et al.*, 2006), la diversité des top-prédateurs semble tempérer les effets top-down de la pêche (Yodzis, 2001; Frank *et al.*, 2006), et l'abondance des top-prédateurs atténue la variabilité de l'écosystème résultant de la variabilité climatique (Sala, 2006). Ces résultats sont les premiers jalons vers une meilleure compréhension de la propagation des effets de la pêche et du climat à l'ensemble du réseau trophique. Il importe désormais de comprendre comment ces contrôles co-existent sous l'influence des effets combinés de la pêche et de l'environnement.

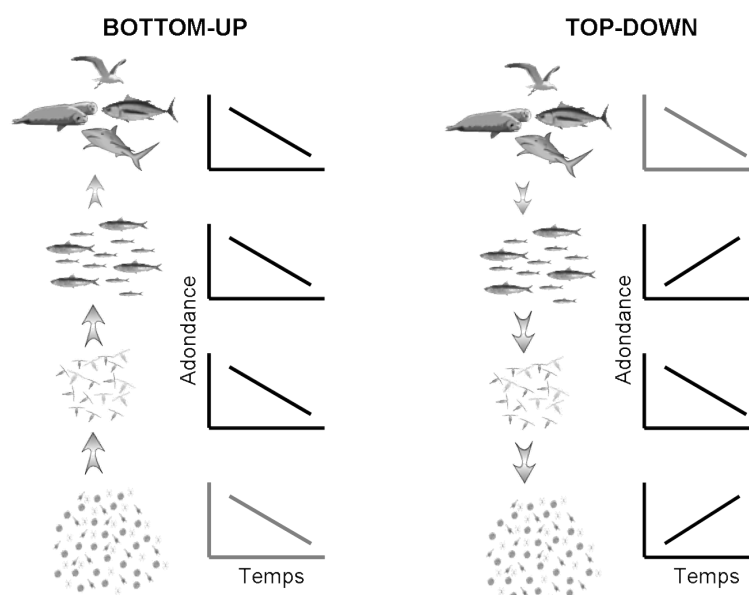


FIG. 1: Principe de fonctionnement des contrôles bottom-up et top-down. Dans le contrôle bottom-up, l'environnement abiotique perturbe le phytoplancton et cette perturbation se propage vers le haut du réseau trophique menant à des évolutions d'abondance corrélées positivement à tous niveaux. Dans le contrôle top-down, la pêche perturbe les top-prédateurs, effet qui se propage vers le bas du réseau trophique sous forme de cascade trophique. D'après Cury *et al.* (2003).

Dans la recherche halieutique, les observations permettant d'estimer les dynamiques des différents organismes composant le réseau trophique sont peu nombreuses et reflètent l'état d'un système soumis à plusieurs facteurs, dont les effets individuels ne sont généralement pas identifiables. Même avec un jeu de données abondant, déterminer les effets individuels et combinés de la pêche et du climat ainsi que leur

propagation peu s'avérer très difficile. Pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes et déterminer quels mécanismes sont à l'origine des patterns observés, la modélisation s'avère être un outil adapté. En effet, les résultats des simulations sont directement liés aux processus modélisés et à leur représentation, et il est donc relativement aisé de tester plusieurs scénarios afin de quantifier l'impact d'un processus par rapport à un autre. Pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat nous avons donc choisi de développer un modèle écosystémique, qui représentera les liens trophiques entre les différents composants du réseau trophique, permettant ainsi de simuler les effets indirects de la pêche et du climat en plus de leurs impacts directs.

L'objectif de cette thèse est de construire un modèle écosystémique nous permettant de comprendre comment les effets de la pêche et de l'environnement peuvent se combiner pour affecter les écosystèmes marins, et comment ces effets se propagent dans le réseau trophique. Afin d'y répondre, nous avons suivi une méthodologie structurée en trois étapes. Chaque partie a fait l'objet d'au moins une publication qui détaille la méthode utilisée ainsi que les résultats obtenus. L'ensemble des articles produits étant placé en annexe de ce document, seuls les résultats les plus importants ont été repris dans ce mémoire, qui constitue ainsi une synthèse du travail effectué. Le lecteur est toutefois invité à se référer aux articles pour obtenir plus d'informations sur les parties constituant ce mémoire.

Dans le cadre de cette thèse, il s'agira tout d'abord de réaliser une synthèse des modèles écosystémiques existants, en soulignant les qualités requises par un modèle pour répondre à notre objectif. Cette étape nous permettra d'évaluer la pertinence des modèles déjà construits et d'identifier les points clés devant être pris en compte pour développer un modèle capable de répondre à l'objectif de la thèse. Le **premier chapitre** est consacré à cette synthèse, qui a fait l'objet d'une publication dans *Progress in Oceanography*, placée en annexe A.

La deuxième étape consiste à construire un modèle adéquat à partir des conclusions de la synthèse sur la modélisation écosystémique. Le **deuxième chapitre** commence par décrire brièvement l'écosystème du sud-Benguela qui servira d'écosystème d'étude pour ce travail, ainsi que les caractéristiques qui l'ont désigné comme un cas d'étude approprié. Cette partie est suivie par la description du modèle développé dans cette thèse, construit par couplage de deux modèles existants, puis sont abordées les étapes de calibration et validation. Un article soumis à *Ecological Modelling* et correspondant à cette partie méthodologique est placé en annexe B. Le **troisième chapitre** rassemble les études préliminaires du modèle, où son fonctionnement est analysé pour la simulation de référence. Deux articles accompagnent cette partie (acceptés à *Progress in Oceanography* et *Ecological Modelling*).

Enfin le **quatrième chapitre** est consacré à l'étude des effets de la pêche et du

climat sur l'écosystème du Benguela. Il comprend tout d'abord une comparaison du modèle couplé avec un autre modèle écosystémique appliqué à la même région, Ecopath with Ecosim, soumis tous les deux à différents scénarios de pêche. Le manuscrit détaillant davantage cette étude est inséré en annexe E de ce document (accepté à *Journal of Marine Systems*). Dans la deuxième partie de ce chapitre, la combinaison des facteurs forçants et la propagation de leurs effets dans le réseau trophique sont étudiées en détail, via la comparaison des simulations de différents scénarios.

Une **conclusion** termine ce mémoire de thèse et synthétise les résultats principaux. Les limites de l'étude ainsi que les perspectives dégagées sont également présentées.

Chapitre 1

De la modélisation écosystémique à l'approche end-to-end

Depuis que le besoin d'appliquer une approche écosystémique des pêches est reconnu (FAO, 2003), des modèles variés ont été développés pour représenter une part de plus en plus grande de l'écosystème (Hollowed *et al.*, 2000; Whipple *et al.*, 2000; Latour *et al.*, 2003). L'objectif de ce chapitre est de synthétiser les grandes approches de la modélisation écosystémique afin d'identifier l'adéquation de chacune pour répondre à l'objectif de cette thèse. Récemment apparue comme outil adéquat pour l'étude des effets combinés de la pêche et de l'environnement (Cury *et al.*, 2008), la modélisation end-to-end (« d'un bout à l'autre ») se définit selon quatre critères (Travers *et al.*, 2007) :

- Les modèles end-to-end doivent représenter l'ensemble du réseau trophique ainsi que son environnement abiotique
- Ils intègrent les processus physiques et biologiques à différentes échelles
- Des interactions à double sens sont implémentées entre les composants de l'écosystème
- Les effets anthropiques et climatiques sont modélisés de façon dynamique et affectent plusieurs niveaux trophiques.

Dans une première partie, nous tâcherons d'identifier les avantages et inconvénients des modèles existants dans l'optique d'une telle approche, particulièrement en ce qui concerne leur degré de complexité et le mode de représentation de la pêche et du climat. Puisque l'approche end-to-end cherche à représenter l'ensemble du réseau trophique, la complexité des modèles augmente très rapidement avec le nombre de composants à représenter, leur diversité biologique ainsi que le nombre et la nature des interactions reliant ces composants. Il est important de garder un bon compromis entre le degré de détail de la représentation de l'écosystème et le degré de complexité. Dans un second temps et après avoir synthétisé l'état actuel de

la modélisation écosystémique, nous discuterons de l'intérêt du couplage de modèles pour la modélisation end-to-end.

1.1 Tour d'horizon des approches de modélisation écosystémique

Historiquement, les hauts et bas niveaux trophiques des écosystèmes marins ont été modélisés indépendamment et différemment (Franks, 2002; Latour *et al.*, 2003), reflétant l'existence de différents axes de recherche ayant leurs propres objectifs. Ainsi, des modèles biogéochimiques ont été développés pour étudier le cycle du carbone dans les océans et pour mieux comprendre les dynamiques planctoniques soumises à différentes conditions environnementales (Franks, 2002; Arhonditsis et Brett, 2004). A l'inverse, les grands organismes ont principalement été étudiés pour leur importance économique et sociale et l'effort de modélisation s'est porté sur la dynamique de population de quelques espèces exploitées. Depuis quelques décennies, ces deux grands champs disciplinaires ont commencé à se rapprocher et des passerelles entre les deux types de modèles ont pu être créées. En parallèle, des modèles intégrés ont été développés pour étudier l'écologie marine dans son ensemble, sans être rattaché à un champ disciplinaire particulier. La synthèse présentée ici est structurée en trois parties suivant cette évolution, décrivant tout d'abord les modèles de bas ou de hauts niveaux trophiques développés séparément, puis les modèles résultant de couplages entre les deux approches et enfin les modèles intégrés. Nous ne présenterons qu'un modèle pour illustrer chaque catégorie mais plusieurs modèles ont été analysés pour identifier les caractéristiques de chaque groupe, et sont détaillés dans l'article placé en annexe A (Travers *et al.*, 2007).

1.1.1 Modélisation d'écosystèmes tronqués : bas ou haut du réseau trophique

Modélisation du plancton

Le bas du réseau trophique, c'est-à-dire les producteurs et consommateurs primaires, est généralement modélisé de façon uniforme par des modèles biogéochimiques. Ces modèles simulent des flux d'éléments (généralement le carbone et/ou l'azote, qui est l'élément considéré comme le plus limitant dans les écosystèmes marins pélagiques) entre plusieurs compartiments représentant des groupes fonctionnels importants de l'écosystème. La structure classique de ces modèles de type NPZD permet de simuler la dynamique des nutriments (N), du phytoplancton (P),

du zooplancton (Z) et des détritiques (D) qui représentent indirectement l'activité bactérienne du système. Les flux entre ces compartiments représentent les processus tels que l'absorption de sels nutritifs, le broutage, la mortalité, la décomposition et la reminéralisation (Franks, 2002). Ce type de modèle a été décliné de plusieurs façons en fonction des objectifs visés, tout d'abord en modifiant les compartiments considérés (plusieurs compartiments phytoplanctoniques (e.g., PlankTOM10, LeQuéré *et al.* 2005) pour représenter les différents groupes fonctionnels ou *phytoplankton functional types*), en discrétisant les compartiments en fonction de la taille (Moloney et Field, 1991), mais aussi en intégrant plus ou moins fortement les dimensions spatiales. Ainsi, certains modèles biogéochimiques ont une structure verticale (e.g., Fasham *et al.* 1990, Dadou *et al.* 2001) et d'autres plus complexes représentent l'écosystème en 3 dimensions, souvent via le couplage du modèle biologique avec un modèle hydrodynamique (e.g., Sarmiento *et al.* 1993, Koné *et al.* 2005).

Ce couplage physique-biologie permet de simuler les dynamiques spatio-temporelles du plancton au sein d'un environnement abiotique variable, par la considération des effets du courant sur le plancton (équations d'advection et de diffusion) mais aussi par différentes variables d'état abiotiques. Ainsi, la température, la salinité, l'intensité lumineuse affectent directement la biologie du plancton, et le champ de courants, la turbulence, la profondeur de la couche de mélange ou encore le forçage par le vent influencent la distribution spatiale des organismes planctoniques, les soumettant à des conditions locales plus ou moins favorables. De tels modèles biogéochimiques s'avèrent tout à fait adaptés pour étudier les effets du climat sur les écosystèmes marins de part leur diversité de variables physiques explicitées. Cependant, bien que généralement dénommés "modèles écosystémiques" au sein de la communauté planctonologie, ils ne modélisent qu'une partie de l'écosystème dont le plus grand représentant en taille est souvent le zooplancton. Le taux de mortalité de ce compartiment est d'ailleurs généralement utilisé comme terme de fermeture, i.e. servant à calibrer le modèle (Edwards et Yool, 2000). La propagation des effets du climat vers le haut du réseau trophique ne peut donc pas être modélisée par les modèles de type NPZD.

Modélisation des hauts niveaux trophiques

Les modèles utilisés pour représenter les hauts niveaux trophiques sont davantage diversifiés que ceux modélisant les bas niveaux trophiques. Nous pouvons par exemple évoquer les modèles globaux destinés à la gestion des stocks (modèle de Schaefer 1954), les modèles de dynamique de population structurés en cohortes, mono-spécifiques (VPA pour *virtual population analysis*) ou multi-spécifiques (MSVPA, *MultiSpecies VPA*, Pope 1979, Helgason et Gislason 1979), ou encore des modèles de population structurés en taille (e.g., OSMOSE, pour *Object-oriented Si-*

mulator of Marine ecOSystem Exploitation, Shin et Cury 2001). L'activité de pêche est représentée dans chacun de ces modèles par un taux de mortalité par pêche plus ou moins détaillé (possiblement par espèce, par cohorte et/ou par engin). La complexité de ces modèles dépend de la quantité et la qualité des données disponibles, abondantes pour les espèces à forte valeur commerciale et depuis longtemps exploitées mais quasiment absentes pour les espèces non pêchées. Par exemple, la MSVPA requiert des données de contenus stomacaux par espèce et par cohorte, information qui est difficilement disponible même pour des espèces soumises à une forte pression de pêche.

Contrairement aux autres modèles cités ci-dessus, OSMOSE ne modélise pas seulement des espèces exploitées mais également d'autres espèces non négligeables en terme de biomasse, pour lesquelles les paramètres biologiques classiques sont connus. La particularité de ce modèle individu-centré (IBM pour *individual-based model*) est qu'il modélise une prédation opportuniste basée sur la co-occurrence spatio-temporelle et l'adéquation de taille entre un prédateur et ses proies (Shin et Cury, 2001, 2004). Ce processus est structurant dans le modèle, et le succès de prédation influence la croissance, la mortalité et indirectement la reproduction. Cette prédation opportuniste relie des individus ou bancs de poissons de différents âges et différentes espèces interagissant localement dans un espace en deux dimensions, et permet l'émergence de relations trophiques à l'échelle de la communauté. Elle permet aussi la propagation des effets de la pêche au sein du réseau trophique via les nombreuses interactions localement possibles entre les organismes simulés.

Mis à part OSMOSE, les modèles développés pour représenter la dynamique des stocks de poissons ne sont pas spatialisés et considère l'écosystème de façon homogène, ce qui peut être limitant pour plusieurs études (Fulton *et al.*, 2004b). De même que le zooplancton sert de terme de fermeture des modèles biogéochimiques, il existe généralement un paramètre d'entrée des modèles de poissons représentant la capacité de charge du système. Ce type de paramètre correspond à la biomasse de poissons maximale que peut produire le système, et permet indirectement de représenter des variations de production primaire (Shin et Cury, 2004), et donc encore plus indirectement les variations de conditions environnementales.

1.1.2 Couplage de modèles entre plancton et poissons

Ces dernières années, plusieurs études ont visé à relier des modèles de plancton avec des modèles de poissons. Nous pouvons notamment mentionner la génération des « IBMs larvaires » qui consiste à coupler un modèle d'ichtyoplancton (œufs et larves de poisson) avec un modèle couplé hydrodynamique et biogéochimique (Hermann *et al.*, 2001; Mullon *et al.*, 2003). Ces études cherchent à mieux comprendre

le succès reproducteur de petits pélagiques notamment en déterminant la survie des larves en fonction de différents facteurs biotiques et abiotiques. Cependant ces modèles ne considèrent que la première partie du cycle de vie des poissons et sont monospécifiques. Dans le but d'une modélisation écosystémique, il est important de représenter le cycle de vie entier des organismes de haut niveau trophique, comme le fait le modèle détaillé ci-après.

Forçage ou couplage ?

Au cours de cette synthèse bibliographique, il est apparu que la majorité des auteurs utilisaient le terme « couplage » indifféremment pour évoquer un forçage ou un réel couplage impliquant des termes de rétroaction. Il est donc important de différencier ces termes et de leur attribuer une définition précise.

Nous parlons de **forçage** entre modèles lorsque les sorties d'un modèle A sont utilisées pour forcer un modèle B sans rétroaction de B vers A (on utilisera *forcing* ou *one-way coupling* en anglais). Le comportement du modèle A est donc complètement indépendant du modèle B. Jusqu'à récemment, le forçage était le mode le plus utilisé pour lier deux modèles.

Le forçage peut avoir lieu *on-line* ou *off-line*. Lorsqu'il est effectué **off-line**, le modèle B est forcé avec des sorties du modèle A qui ont été simulées à l'avance. Le forçage *off-line* est typiquement utilisé dans les modèles d'IBM larvaire, où la dynamique des œufs et larves est forcée par des champs de courant issus d'un modèle hydrodynamique et sauvegardés quotidiennement. Lorsque le forçage est **on-line**, les deux modèles tournent simultanément. C'est le cas des modèles biogéochimiques forcés à chaque pas de temps par un modèle hydrodynamique. Le forçage *on-line* est plus fin car les échanges entre modèles ont lieu à chaque pas de temps (et non pas quotidiennement par exemple via des sorties agrégées comme dans le cas du forçage *off-line*).

Enfin, nous parlons réellement de **couplage** lorsqu'il y a rétroaction du modèle forcé sur le modèle forçant (*two-way coupling*). Lors d'un couplage - obligatoirement *on-line* - les sorties du modèle A forcent le modèle B et les sorties du modèle B forcent le modèle A. Il faut noter que le terme « couplage » a été utilisé pendant des années pour décrire le lien entre modèles physiques et modèles biologique (Fennel et Neumann, 2004; Runge *et al.*, 2004; Dippner, 2006) alors que la plupart du temps il ne s'agit que d'un forçage du modèle biologique par le modèle hydrodynamique, que ce soit *off-line* ou *on-line* (Hermann *et al.*, 2001; Runge *et al.*, 2004).

Plusieurs études ont été menées sur le couplage entre le modèle biogéochimique de bas niveaux trophiques NEMURO (*North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography*, Kishi *et al.* 2007) et un modèle bioénergétique de dynamique des populations appliqué aux poissons, aboutissant au modèle NEMURO.FISH (*NEMURO For Including Saury and Herring*). Le modèle biogéochimique est relativement complexe puisqu'il comprend 11 compartiments représentant deux groupes phytoplanctoniques, trois groupes de zooplancton, trois compartiments de nutriments ainsi que de la matière organique particulaire (deux compartiments) et dissoute (Kishi *et al.*, 2004). Le modèle bioénergétique est quant à lui appliqué à une seule espèce de poisson, *Clupea harengus pallasii* ou *Cololabis saira* selon les cas. Il simule les processus de croissance (issu d'un bilan énergétique entre la consommation, la respiration, l'égestion et l'excrétion) et de production d'œufs. Ces processus

sont incorporés dans un modèle de dynamique des populations forcé par des mortalités naturelle et due à la pêche pour chaque cohorte, représentant ainsi le cycle de vie complet de l'espèce (Megrey *et al.*, 2007).

Initialement reliés par un forçage (Ito *et al.*, 2004), ces deux modèles ont récemment été véritablement couplés (Megrey *et al.*, 2007) par des processus permettant l'action et la rétroaction d'un modèle vers l'autre. Plusieurs processus interviennent dans ce couplage (Figure 1.1), notamment la prédation qui utilise la quantité de zooplancton comme nourriture des cohortes de poisson, et applique en retour un terme de mortalité sur le zooplancton dépendant de la quantité de poisson. Le processus d'égestion des poissons est également représenté dans ce couplage et alimente le compartiment de matière organique particulaire alors que le processus d'excrétion trace un lien entre les poissons et le compartiment ammonium. La comparaison des dynamiques simulées lors du couplage ou du forçage entre modèles montre que le couplage réduit la densité de zooplancton et affecte par densité-dépendance le taux de croissance des poissons (Megrey *et al.*, 2007). Ce modèle est un premier pas vers la modélisation écosystémique puisqu'il représente à la fois les compartiments planctoniques et une espèce de poisson, ainsi que leurs facteurs forçants associés : l'environnement abiotique (via la température, l'intensité lumineuse et la profondeur moyenne de la couche de mélange) et la pêche. Bien qu'utilisant des processus permettant le couplage des modèles dans les deux sens, NEMURO.Fish ne peut pas être utilisé en l'état actuel pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat car il ne représente que pauvrement les hauts niveaux trophiques (une seule espèce de poisson n'est pas suffisante pour étudier ces effets). Ce n'est pas le cas du modèle APECOSM (*Apex Predators ECOSystem Model*, O. Maury, IRD, com. pers.), actuellement développé suivant le même principe de couplage entre sous-modèles, et qui permettra de représenter l'ensemble des organismes constituant les niveaux trophiques supérieurs.

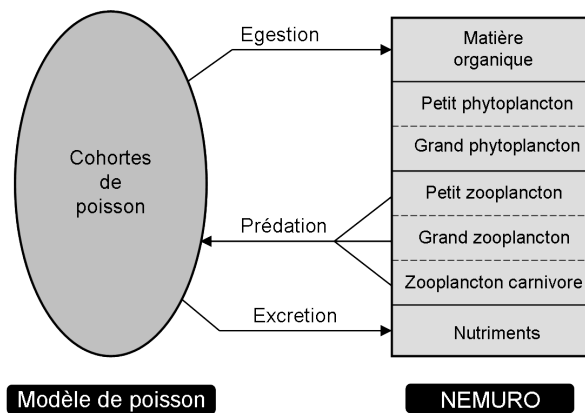


FIG. 1.1: Processus utilisés pour le couplage du modèle NEMURO.Fish. Les flèches indiquent le sens de transfert de matière entre les deux modèles. D'autres processus pourraient être utilisés pour un tel couplage, tels que la mortalité des poissons vers la matière organique ou encore la prédation des larves de poisson par le zooplancton carnivore.

1.1.3 Modélisation intégrée des écosystèmes

Un modèle intégré représente la majeure partie de l'écosystème, idéalement du bas jusqu'en haut du réseau trophique, ainsi que son environnement abiotique en utilisant généralement le même formalisme et la même représentation des composants quelque soit leur position trophique. Le modèle intégré le plus utilisé en écologie marine est Ecopath (www.ecopath.org), dont 130 applications ont déjà été publiées (Christensen et Pauly, 1992). Ecopath est un modèle représentant le réseau trophique à l'équilibre par un ensemble de flux quantifiés reliant les différents compartiments représentés (Christensen et Pauly, 1992). Ces compartiments constituent des groupes fonctionnels plus ou moins agrégés en fonction du centre d'intérêt de l'étude, qui représentent l'ensemble du réseau trophique marin allant des détritiques et phytoplancton jusqu'aux top-prédateurs. Une espèce peut constituer à elle seule un compartiment si elle est considérée comme importante dans le fonctionnement trophique du système modélisé. Pour chaque compartiment, la biomasse, la production et la consommation sont reliées entre elles par l'équation de conservation de masse proposée initialement par Polovina (1984), qui permet également d'estimer l'une de ces variables à partir des autres fournies en entrée du modèle.

L'hypothèse d'état d'équilibre d'Ecopath ayant été considérée comme limitante, un module dynamique appelé Ecosim a été développé par Walters *et al.* (1997). Cette version implémente un ensemble d'équations différentielles simulant la dynamique temporelle de la biomasse de chaque compartiment soumise à différents processus : production, mortalité par pêche, mortalité par prédation, mortalité naturelle, émigration et immigration depuis et vers le système. Ecosim permet également de simuler une production primaire variable, représentant ainsi indirectement les effets de l'environnement sur le réseau trophique. L'action de la pêche est quant à elle explicitement représentée par une mortalité par pêche pour chaque compartiment, éventuellement variable dans l'espace quand le module spatial est utilisé (Ecospace, Walters *et al.* 1999). Ce dernier permet de simuler une distribution spatiale de la biomasse des compartiments en 2 dimensions, suivant les habitats préférentiels de chacun.

Les différentes applications du modèle Ecopath ont été utilisés pour répondre à de nombreux objectifs, notamment pour évaluer les effets potentiels de différents modes de gestion et étudier l'importance de la pêche pour expliquer les variations temporelles d'abondance des ressources marines. Quelques études ont également été menées sur les effets environnementaux (Field *et al.*, 2006; Araujo *et al.*, 2006), mais il est important de rappeler que Ecopath ne modélise pas les effets directs de l'environnement. Finalement, malgré l'existence du module dynamique Ecosim, la structure du réseau trophique reste assez figée, et ne sera donc pas sensible aux effets combinés de la pêche et d'un changement de production primaire.

1.2 Vers une modélisation end-to-end

1.2.1 Où en est la modélisation écosystémique actuelle ?

La synthèse de la dizaine d'approches de modélisation écosystémique réalisée pendant la thèse (voir Travers *et al.* 2007) nous permet d'identifier les directions à suivre pour le développement de modèles end-to-end. Il s'avère que dans l'état actuel de la modélisation écosystémique, seuls les modèles intégrés peuvent prétendre à représenter l'ensemble du réseau trophique. Les autres modèles présentés ici ne représentent qu'une portion du réseau trophique de façon détaillée, et ne peuvent pas toujours être étendus pour en représenter une plus large partie pour des raisons de structure ou de processus modélisés mal adaptés. A la place, ces modèles considèrent le reste du réseau trophique par des paramètres agrégés tels que la mortalité zooplanctonique (modèles de type NPZD) ou les paramètres de capacité de charge (e.g., OSMOSE), bien que cette sur-simplification ait des effets non négligeables sur le fonctionnement du système (Edwards et Yool, 2000).

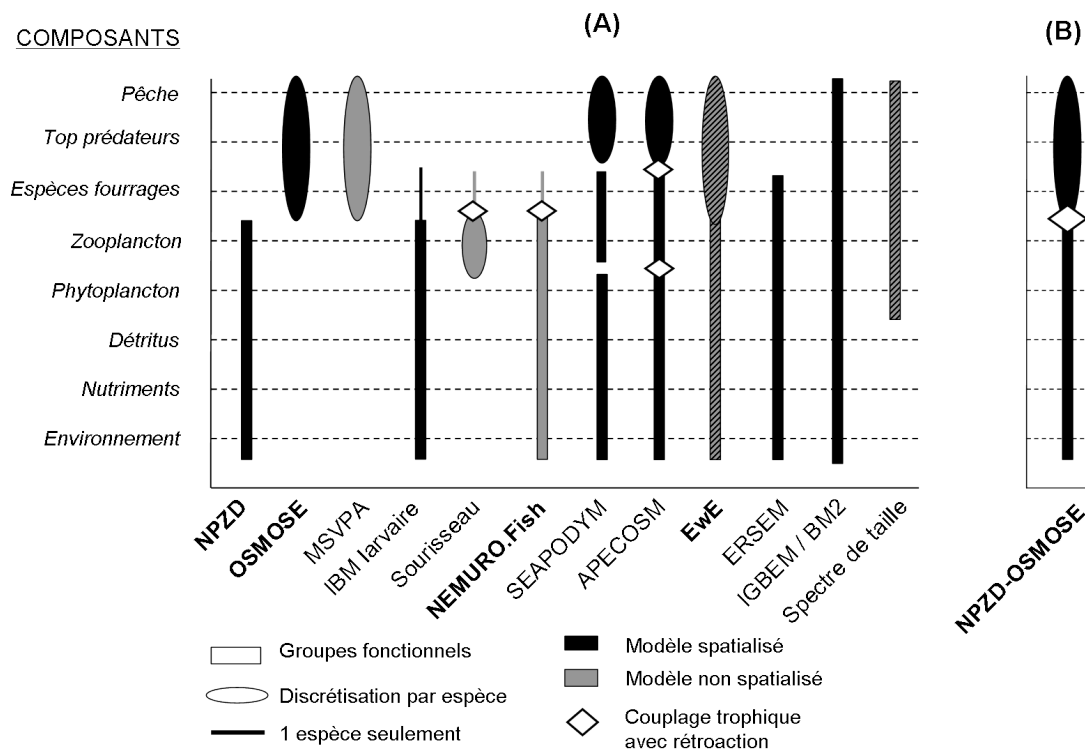


FIG. 1.2: (A) Synthèse des modèles étudiés pendant cette thèse, montrant l'étendue des composants de l'écosystème représentés, ainsi que la discrétisation employée. Les modèles détaillés dans ce chapitre sont indiqués en gras. (B) Représentation d'un modèle couplé NPZD-OSMOSE suivant les mêmes critères : ce couplage permet la prise en compte de l'ensemble du réseau trophique ainsi que des effets directs des facteurs forcants.

Les quatre modèles présentés précédemment illustrent bien la différence de discrétisation utilisée pour les bas niveaux trophiques et les hauts niveaux trophiques (Figure 1.2). Les bas niveaux trophiques sont quasiment systématiquement représentés par des groupes fonctionnels séparant au minimum les producteurs primaires (phytoplancton) et les consommateurs primaires (zooplancton). A l'inverse, les espèces d'intérêt commercial (souvent à haut niveau trophique) sont représentées avec une discrétisation taxonomique et parfois plus finement encore par la division de l'espèce en cohortes. Ceci s'explique par la sélectivité de la pêche qui cible des espèces particulières, leur assénant une forte mortalité sans affecter directement d'autres espèces ayant un rôle fonctionnel proche. Nous pouvons remarquer que le modèle Ecopath utilise les deux modes de discrétisation, en détaillant les espèces d'intérêt et en constituant des groupes fonctionnels pour les plus bas niveaux trophiques et les compartiments moins connus. Ainsi, il permet de représenter les effets de la pêche de façon suffisamment détaillée et conserve la représentation des organismes planctoniques par fonction, avec un niveau de discrétisation correspondant aux données disponibles (ex : biomasse phytoplanctonique globale déduite de l'observation satellitaire).

Pour étudier les effets conjoints de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins il est primordial que ces facteurs forçants soient bien représentés. Cette synthèse a montré que la pêche est généralement représentée d'une seule et même façon par un paramètre de mortalité par pêche appliquée de façon spécifique aux classes d'âges recrutées. Des variations existent cependant, où la mortalité par pêche varie en fonction de l'âge (cas de la MSVPA), spatialement (Ecospace) ou encore avec la possibilité de spécifier plusieurs engins de pêche (SEAPODYM, Lehodey *et al.* 2003, 2008). Alors que la pêche n'affecte qu'une partie du réseau trophique (principalement les poissons), le climat peut influencer la dynamique de tous les organismes. Il entraîne des variations de production primaire, mais affecte également le taux de croissance des organismes et leur répartition spatiale (pouvant induire des situations de *match/mismatch*, Cushing 1990). Parmi les modèles étudiés, l'environnement abiotique est modélisé de façon très varié, par la température, la salinité, l'oxygène, les courants, l'intensité lumineuse, la profondeur de la couche de mélange, le vent, ou indirectement par la production primaire ou un paramètre de capacité de charge. Nous pouvons enfin noter que peu de modèles permettent l'étude des effets combinés de la pêche et du climat, car ils ne représentent généralement pas à la fois les effets directs de ces deux facteurs et les processus responsables de leur propagation, menant à l'émergence d'effets indirects.

1.2.2 Quelles directions suivre pour développer l'approche end-to-end ?

Dans la synthèse effectuée précédemment, aucun modèle ne concentre les quatre critères de la définition de l'approche end-to-end. Cependant, une approche semble avoir du potentiel pour mener à ce type de modèle : celle du couplage de modèles tel que réalisé pour le modèle NEMURO.Fish. Coupler un modèle biogéochimique de plancton avec un modèle de hauts niveaux trophiques adéquat permettrait de développer un modèle end-to-end susceptible de répondre à l'objectif de cette thèse (Cury *et al.*, 2008). Le haut et le bas du réseau trophique pourraient être discrétisés différemment, affectés par la pêche et l'environnement abiotique de manière directe, les processus seraient représentés à bonne échelle et les effets pourraient se propager vers le haut et bas du réseau trophique si le couplage comprend des processus rétro-actifs. Bien entendu, réaliser un tel couplage comporte des difficultés et doit résoudre trois problèmes majeurs que sont : *i*) le couplage de formalisme et de discrétisation différents, *ii*) la structure même du couplage et quels processus utiliser pour lier les modèles, et enfin *iii*) le couplage d'échelles spatio-temporelles différentes.

Le couplage permet de maintenir une discrétisation différente pour les composants de l'écosystème, en groupes fonctionnels pour les organismes planctoniques et par espèce pour les plus hauts niveaux trophiques. Maintenir la discrétisation employée par chaque communauté scientifique permet notamment de bénéficier des avancées faites dans chacun des domaines, d'utiliser des formulations de processus adéquates et d'avoir accès aux données et paramètres correspondants. Cependant ces discrétisations utilisent souvent des variables d'état et unités différentes. Ainsi les modèles biogéochimiques de plancton simulent des flux de carbone ou d'azote entre les groupes, alors qu'au niveau supérieur la dynamique des poissons est généralement représentée par des biomasses exprimées en poids humide. Pour coupler deux modèles différents, il devient nécessaire d'utiliser des facteurs de conversion permettant de transformer des valeurs de concentration d'azote en équivalent biomasse. Plusieurs études se sont focalisées sur ces facteurs de conversion (e.g. Walve et Larsson 1999) dont le plus connu est le ratio de Redfield, et il apparaît que ces facteurs peuvent varier en fonction de l'organisme considéré, de l'espace, ou encore des conditions abiotiques. Le couplage de modèles à bas et hauts niveaux trophiques soulève également la question de l'éventuelle redondance des composants représentés. En effet, nous avons vu dans la synthèse que de nombreux modèles représentent implicitement une partie de l'écosystème par une variable agrégée. Lors d'un couplage avec un modèle représentant explicitement certains de ces composants, le paramètre en question doit être modifié, que ce soit un terme de fermeture ou un terme de capacité de charge.

Le couplage de modèles peut se faire via plusieurs processus, comme le montre

l'exemple de NEMURO.Fish (figure 1.1). Le choix du ou des processus à représenter dépend de la structure de chacun des modèles mais aussi de l'objectif visé lors du couplage. Un des objectifs de cette thèse est d'étudier la propagation des effets du climat et de la pêche vers le haut et le bas du réseau trophique. Cette propagation est permise par le processus de prédation qui régit le fonctionnement des contrôles trophiques présentés en introduction. Dans ce contexte le couplage des modèles devra faire intervenir le processus de prédation, modélisé avec rétroaction. Il s'agit donc d'utiliser le modèle de plancton comme nourriture disponible pour le modèle à hauts niveaux trophiques, et en échange d'explicitier cette mortalité par prédation dans le modèle de plancton. Il est également possible de coupler le modèle de hauts niveaux trophiques avec le modèle physique lié au modèle de plancton. Dans ce cas, la température peut intervenir sur le taux de croissance des hauts niveaux trophiques ou sur leur distribution spatiale (Lehodey *et al.*, 2008), permettant ainsi de représenter les effets directs du climat sur tous les organismes modélisés.

Enfin, le couplage de modèles permet la représentation des processus avec une échelle adéquate au sein de chaque sous-modèle. Cependant, si les échelles spatiale et temporelle des deux modèles sont très différentes, des discontinuités vont apparaître lors du couplage. L'échange d'information entre deux modèles de résolutions spatiales différentes peut facilement être solutionné par les techniques de moyenne pondérée et d'interpolation existantes. Les problèmes liés aux différences d'échelle temporelle sont plus délicats à résoudre. Les procédures de couplage asynchrone apportent un premier élément de solution et les méthodes itératives par exemple simulent répétitivement un pas de temps avec les deux modèles couplés jusqu'à ce que les résultats convergent avant de passer à la simulation du pas de temps suivant. Les méthodes itératives sont cependant très coûteuses en temps de calcul, et l'utilisation d'autres méthodes (e.g., transfert d'échelle, Duboz *et al.* 2003) pourrait être envisagée.

1.3 Conclusion

Pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins, l'implémentation d'approche end-to-end par couplage de modèles à bas et hauts niveaux trophiques semble prometteuse. Les modèles de plancton ayant une structure homogène de type NPZD, nous utiliserons un modèle biogéochimique de ce genre comme modèle de la partie planctonique, forcé par un modèle hydrodynamique représentant les caractéristiques abiotiques du système. En ce qui concerne la partie hauts niveaux trophiques, les modèles sont plus diversifiés et la sélection de l'un d'entre eux pour un couplage avec un modèle de plancton doit être raisonnée. Au cours de la synthèse présentée dans ce chapitre, le modèle OSMOSE est apparu comme un modèle adéquat, non seulement parce qu'il représente des espèces ciblées

et non ciblées par la pêche, mais également parce qu'il est basé sur une prédation opportuniste. Ce dernier point semble primordial pour étudier les effets non linéaires de la pêche et du climat, ainsi que leur propagation.

Le couplage d'OSMOSE avec un modèle biogéochimique par le processus de prédation permet de répondre aux contraintes présentées précédemment (figure 1.2B). Il permet de représenter le réseau trophique du haut jusqu'en bas, avec une discrétisation adéquate à chaque niveau : en groupes fonctionnels pour le plancton et de façon taxonomique pour les hauts niveaux trophiques, constitués d'espèces ciblées par la pêche ou non. L'environnement et la pêche sont tous les deux représentés, par des variables abiotiques en trois dimensions et par une mortalité par pêche appliquée aux poissons recrutés. Chaque modèle a sa propre échelle spatio-temporelle correspondant aux organismes modélisés : plus petite pour le modèle biogéochimique et plus grande pour OSMOSE. Finalement grâce à la prédation opportuniste comme processus de couplage, les perturbations peuvent se propager vers le haut et vers le bas du réseau trophique et ainsi représenter les effets indirects des facteurs forçants.

Chapitre 2

Développement d'un modèle end-to-end par couplage entre un modèle NPZD et OSMOSE

Pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins, nous avons choisi d'appliquer le modèle couplé à un écosystème pélagique relativement bien étudié. L'écosystème du Benguela s'est avéré être un cas d'étude adéquat, non seulement parce qu'une grande communauté de chercheurs contribue à une connaissance de plus en plus approfondie du système, mais également parce qu'une approche écosystémique des pêches est déjà en place en Afrique du Sud.

2.1 L'écosystème du sud-Benguela, un cas d'application idéal

Le Benguela est un courant longeant la côte sud-ouest de l'Afrique remarquable par l'upwelling qu'il génère à la côte. Couvrant la façade maritime de la Namibie et de l'Afrique du Sud, il a la particularité d'être bordé par deux courants chauds : le courant de l'Angola au nord et le courant des Aiguilles au sud (figure 2.1). L'écosystème du Benguela est souvent divisé en deux sous-systèmes séparés par la cellule d'upwelling très active de Lüderitz (27 °S), qui constitue un front relativement constant entre le nord et le sud (Shannon et O'Toole, 1999). Le nord-Benguela longe la Namibie et est caractérisé par un upwelling côtier permanent. Le sud-Benguela longe l'Afrique du Sud et est soumis à un upwelling saisonnier, avec un maximum observé de septembre à mars. Ce sous-système régional qui s'étend jusqu'au plateau des Aiguilles, au sud de l'Afrique du Sud, fait l'objet d'une description plus pous-

sée dans la section suivante, où l'hydrodynamisme, la productivité du système et le réseau trophique sont détaillés.

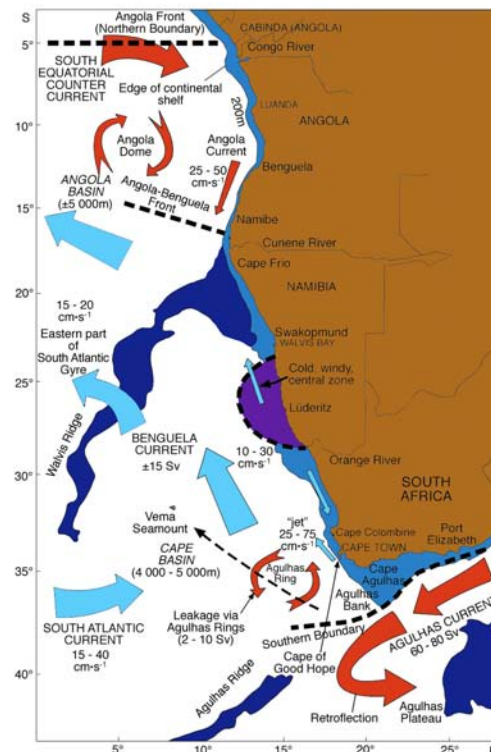


FIG. 2.1: Schéma de l'hydrodynamisme de la côte sud-ouest de l'Afrique. Le courant du Benguela est bordé par deux courants chauds au nord et au sud et divisé en deux sous-parties de part et d'autre de la cellule de Lüderitz (d'après Field et Shillington 2004).

2.1.1 Bref aperçu de l'hydrodynamisme et du réseau trophique du sud-Benguela

L'hydrodynamisme de la région du sud-Benguela diffère des autres régions d'upwelling du fait de la présence du courant des Aiguilles. Alors que la côte ouest de l'Afrique du Sud est soumise à un upwelling saisonnier, la côte sud possède des eaux beaucoup plus chaudes, alimentées par le courant des Aiguilles venant de l'Océan Indien. Ce courant de surface est l'un des plus puissants de l'océan avec un débit atteignant les 75 Sv au large de la côte sud-est (Penven, 2000). Le courant des Aiguilles longe la pente du plateau continental sur la partie est du banc des Aiguilles, s'éloignant de la côte au fur et à mesure que le plateau s'élargit, jusqu'à son maximum de 230 km au niveau de Cape Infanta (figure 2.2). A la pointe de ce plateau, le courant des Aiguilles fait demi-tour vers l'Océan Indien (rétroflexion), non sans créer de grandes structures tourbillonnaires (appelées *Agulhas rings*) qui assurent un transport de masse d'eau chaude vers l'Atlantique Sud. Au niveau de la jonction

entre ces deux océans, un jet se forme également le long des isobathes 200-300 m (Strub *et al.*, 1998), au point le plus étroit du plateau continental situé au niveau de Cape Town (figure 2.2). Ce jet est très important d'un point de vue biologique, puisqu'il assure le transport passif des œufs et larves de poissons entre le banc des Aiguilles et la zone de nourricerie située à l'ouest.

Ecosystèmes d'upwelling

Les upwellings sont des remontées d'eaux profondes vers la surface, induites par un forçage du vent. Les plus forts sont localisés à l'équateur et sur la bordure est des océans. Ces grands upwelling côtiers sont au nombre de quatre : l'upwelling californien, l'upwelling du Humboldt (longeant les côtes péruviennes et chiliennes), l'upwelling des Canaries et enfin l'upwelling du Benguela (Hill *et al.*, 1998).

Les upwellings côtiers sont soumis à de forts régimes de vent soufflant vers l'équateur, parallèlement à la côte. Suivant le principe de la spirale d'Eckman, les masses d'eau de surface sont exportées dans une direction perpendiculaire à la direction du vent (vers la droite dans l'hémisphère nord et vers la gauche dans l'hémisphère sud, sous l'influence de la force de Coriolis), induisant un transport d'eau vers le large. Ce transport entraîne un remplacement des eaux de surface par les eaux profondes, créant ainsi un courant vertical à la côte (figure). Les eaux profondes situées sous la couche de mélange sont froides et riches en nutriments. Propulsées à la surface, elles bénéficient de l'éclairement suffisant pour alimenter une forte production primaire. Le reste du réseau trophique bénéficie de cette production phytoplantonique, et les petits pélagiques tels que l'anchois et la sardine prolifèrent dans ce type d'écosystème. Ainsi, bien que ne représentant que 0.1% de la surface des océans, les systèmes d'upwelling produisent 30% des captures mondiales de poissons (Durand *et al.*, 1998) et permettent une forte abondance de top-prédateurs tels que les oiseaux et mammifères marins.

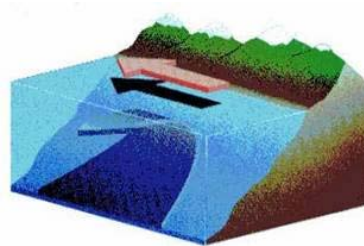


Figure : Principe de fonctionnement de l'upwelling dans l'hémisphère sud. La flèche rouge représente le vent soufflant vers l'équateur parallèlement à la côte. La flèche bleue représente la remontée d'eau profonde, froide et riche en nutriments, et l'exportation des eaux de surface vers le large.

L'upwelling de la côte ouest est forcé par un régime de vent induit par la cellule atmosphérique anticyclonique de l'Atlantique Sud. Des petites cellules dépressionnaires circulent régulièrement en été (toutes les 1 à 2 semaines) au sud du continent africain, induisant des pulsations dans le régime de vent (Field et Shillington, 2004). Ceci se traduit par un upwelling le long de la côte ouest variant selon une période de 3 à 6 jours (Penven, 2000). En plus de cette variabilité à court terme, l'upwelling du Benguela montre une forte variabilité intra-annuelle puisqu'il est présent de

septembre à mars (soit l'été austral), mais disparaît pendant l'hiver. Le banc des Aiguilles est lui aussi marqué par la variabilité saisonnière, avec des eaux fortement stratifiées en été alors qu'elles sont bien mélangées en hiver.

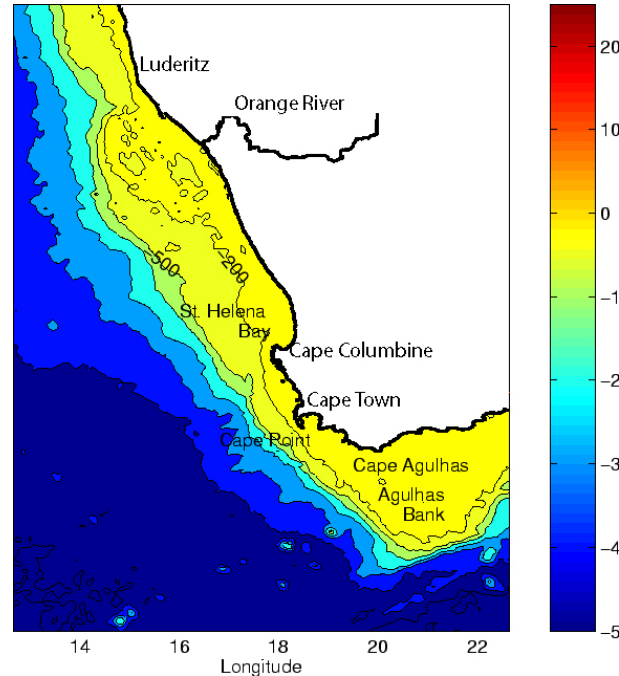


FIG. 2.2: Bathymétrie du sud-Benguela dérivée de la base de données ETOPO2. Tiré de Penven (2000).

Les conditions hydrodynamiques du sud-Benguela, et notamment la remontée d'eau riche en nutriments en période estivale (i.e. quand une forte intensité lumineuse est présente) sont favorables à une forte productivité phytoplanctonique dans la région, s'élevant à $1.25 \text{ kg C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ soit environ 6 fois la valeur estimée pour la mer du Nord (Koné, 2006). La composition spécifique du phytoplancton est diversifiée (Koné, 2006) mais on peut noter une dominance des grosses cellules de diatomées dans les eaux turbulentes de l'upwelling, alors que les petites cellules à flagelles sont favorisées par des environnements plus calmes (eaux stratifiées). Le phytoplancton produit sert de nourriture au zooplancton qui se développe avec une saisonnalité associée au cycle de l'upwelling (Andrews et Hutchings, 1980). Ces consommateurs primaires sont principalement composés de communautés de copépodes et d'euphausiacés, mais aussi de thaliacés qui indiquent alors des intrusions d'eaux chaudes dans le système.

Le fort niveau de production planctonique dans le sud-Benguela permet d'alimenter une forte biomasse et diversité de niveaux trophiques supérieurs (Shannon et O'Toole, 2003). Ainsi, cet écosystème est riche en poissons, oiseaux et mammifères marins, et permet l'existence de nombreuses pêcheries dans la région. Les deux groupes fonctionnels principalement pêchés sont les petits pélagiques (principalement anchois et sardine) et les prédateurs démersaux (merlus, kingklip et snoek).

Toutefois, il semblerait que cet écosystème ne soit pas aussi productif en terme de poissons que le laisse supposer sa production primaire. Carr (2002) a comparé la production primaire et les débarquements de poissons des quatre upwellings côtiers, et montre que dans le sud-Benguela le transfert d'énergie du plancton aux hauts niveaux trophiques n'est pas efficace comparé à l'écosystème du Humboldt. Cette observation pourrait s'expliquer par la forte hétérogénéité spatiale du milieu qui entraînerait des situations de *mismatch* spatial (Cushing, 1990) entre prédateurs et proies planctoniques, et donc un faible transfert de biomasse aux échelons trophiques supérieurs.

L'hétérogénéité spatiale du sud-Benguela est en effet une caractéristique qui le distingue fortement des autres systèmes d'upwelling. Elle est bien entendu importante d'un point de vue hydrodynamique, mais également détectable par le comportement particulier des organismes vivants. En effet, les petits pélagiques se sont adaptés à cet environnement et effectuent de fortes migrations au sein du système. Les adultes de ces espèces migrent vers le banc des Aiguilles pour y pondre et les œufs relâchés sont transportés par le courant des Aiguilles vers la côte ouest et plus particulièrement vers la baie de St Hélène où ils sont retenus dans une zone de nourricerie (Hutchings, 1992). D'autres phénomènes de migration illustrant l'importance de la variabilité spatiale sont observables dans cette région, tels que le « sardine run », cette remarquable migration des sardines vers l'est puis le nord, qui vont jusqu'à s'échouer sur les plages poursuivant un objectif encore incompris des chercheurs.

2.1.2 Approche écosystémique et modélisation dans la région : un environnement de recherche favorable

L'écosystème du sud-Benguela a été et continue d'être le terrain de nombreuses études scientifiques, et est désormais un écosystème très bien connu des spécialistes de la région. Très tôt, le fonctionnement de ce système a été étudié, à la fois par des physiciens, des biogéochimistes et des écologues marins. La figure 2.3 illustre par exemple la structure du réseau trophique de la région telle que décrite par Field *et al.* (1991). Cet effort de recherche a naturellement conduit à une réflexion sur l'application de l'approche écosystémique des pêches en Afrique du Sud. Une importante réunion de travail en 2002 a permis de réaliser une synthèse des travaux existants qui serviront de base à l'EAF (Shannon *et al.*, 2004). Depuis, des réunions ont été régulièrement organisées entre les différents acteurs de l'EAF, et cette approche est désormais véritablement implémentée en Afrique du Sud (C. Moloney, UCT, com. pers.).

Dans ce contexte, les chercheurs souhaitent développer plusieurs modèles éco-

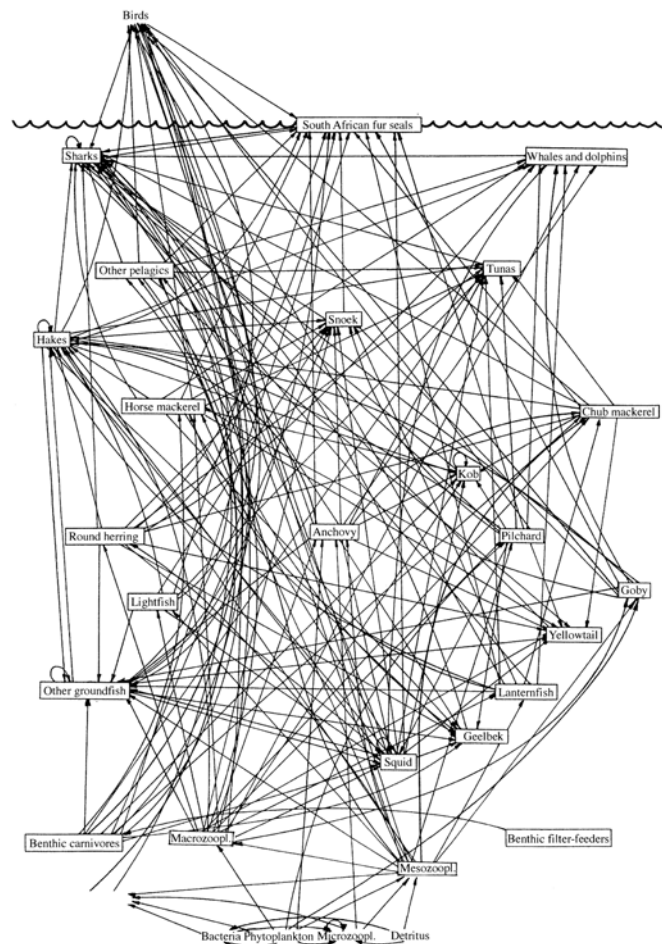


FIG. 2.3: Schéma du réseau trophique du sud-Benguela d'après Field et al. (1991). Figure tirée de Yodzis (2000).

systémiques appliqués au Benguela pour obtenir un panel d'outils pouvant fournir un ensemble de réponses possibles aux questions d'actualité tels que le changement climatique et la surexploitation. L'écosystème du sud-Benguela est en effet considéré potentiellement sensible à ces perturbations, pour deux raisons principales :

Sensibilité au changement climatique. L'écosystème du Benguela est le seul endroit au monde où il y a un transport net de chaleur vers l'équateur, induit par les intrusions d'eaux chaudes du courant des Aiguilles dans les eaux de l'Atlantique Sud. Cette caractéristique rend le Benguela vulnérable au réchauffement climatique en cours mais également à l'augmentation de la variabilité du climat (Shannon et O'Toole, 2003).

Sensibilité à la surexploitation. La menace d'une extinction des stocks est bien présente dans les esprits sud-africains qui ont suivi l'effondrement des stocks de petits pélagiques au cours des années 1970 chez leur voisin namibien. En effet, suivant la tendance climatique générale (Cury et Shannon, 2004), la sardine s'est vu remplacée par l'anchois au milieu des années 1970 dans le nord-Benguela. Devant la raréfaction de l'espèce cible des pêcheries, les nami-

biens ont voulu réduire l'abondance des anchois considérés comme étant les principaux compétiteurs des sardines en augmentant la pression de pêche sur cette espèce. Résultat : les deux stocks de petits pélagiques se sont effondrés, induisant un régime shift dans le système désormais dominé par les gobies et les méduses (Shannon et O'Toole, 2003; Cury et Shannon, 2004).

La combinaison des facteurs climatiques et anthropiques a complètement perturbé le fonctionnement du nord-Benguela. Bien qu'il ait un fonctionnement hydrodynamique et biogéochimique différent du sud-Benguela, les compositions spécifiques des communautés de poissons exploitées étaient similaires avant l'effondrement des petits pélagiques et du merlu dans le nord-Benguela. Au vu de cette expérience passée, il apparaît indispensable d'étudier les effets combinés de la pêche et de l'environnement sur l'écosystème du sud-Benguela.

Ce travail de thèse portant sur l'écosystème du sud-Benguela a été réalisé en collaboration avec l'université de Cape Town (UCT) et plus particulièrement les laboratoires d'océanographie et de zoologie. En effet, les océanographes de UCT ont une grande connaissance des processus physiques observés dans le Benguela et ont développé plusieurs modèles physiques pour la région, certains ayant été couplés avec des modèles biogéochimiques. Le laboratoire de zoologie a quant à lui une expertise sur les organismes constituant le réseau trophique marin, et sur leurs interactions entre eux et avec leur environnement. Des collaborations ont également été menées avec le MCM (*Marine and Coastal Management*), sur des aspects précis de la dynamique des stocks exploités, sur la structure des communautés de zooplancton, sur le degré d'exploitation des espèces de poissons et enfin sur des aspects de modélisation puisqu'un modèle Ecopath a déjà été appliqué à la zone (Shannon *et al.*, 2003, 2008).

2.2 Construction d'un modèle couplé physique-plancton-poissons

2.2.1 Modélisation de l'hydrodynamisme et du plancton : ROMS-N₂P₂Z₂D₂

L'hydrodynamisme de la région sud-africaine a depuis longtemps intéressé les physiciens qui ont réalisé plusieurs études de modélisation hydrodynamique cherchant à représenter l'upwelling, les tourbillons entre l'Atlantique Sud et le courant des Aiguilles (*Agulhas Rings*) ou encore la rétroflexion de ce même courant le long du banc des Aiguilles. Le modèle hydrodynamique ROMS (*Regional Ocean Modeling Systems*, Shchepetkin et McWilliams 2005) a largement été utilisé pour modéliser cet écosystème, d'abord localement avec la configuration PLUME développée par

Penven (2000), puis récemment à plus grande échelle avec la configuration SAFE (Southern Africa Experiment Project, Penven *et al.* 2006). Cette dernière représente toute la partie africaine de l'hémisphère sud et permet l'incorporation de zooms (zones à plus fine échelle) sur les parties d'intérêt telles que l'upwelling du Benguela (Veitch *et al.*, acc). Ce type de modélisation imbriquée permet un meilleur forçage aux frontières et une bonne représentation des processus à méso-échelle dans les zones d'intérêt. En parallèle, des études biogéochimiques ont été couplées à ces modèles hydrodynamiques, permettant de simuler les communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques. La configuration PLUME a ainsi été utilisée pour développer un modèle biogéochimique simple, avec une structure NPZD, avant d'évoluer vers une version avec des compartiments doublés à chaque niveau ($N_2P_2Z_2D_2$). Face à la rapide évolution des modèles physiques vers la configuration SAFE, la modélisation biogéochimique a pris un peu de retard et n'a pas encore été développée pour ces nouveaux modèles physiques. Le modèle biogéochimique $N_2P_2Z_2D_2$ développé par Koné (2006) est le plus récent sur la zone, et possède l'avantage de représenter plusieurs compartiments planctoniques. Il est en effet important de représenter plusieurs groupes de plancton pour étudier les effets de l'environnement, qui peuvent se traduire par des changements de composition spécifique (e.g., Beaugrand *et al.* 2002). C'est donc cette version de modèle biogéochimique que nous utiliserons dans ce travail.

La configuration PLUME représente l'écosystème du Benguela par une structure horizontale curvilinéaire de façon à épouser parfaitement la ligne de côte (figure 2.4a). Le domaine modélisé inclut toute la partie sud et sud-ouest des côtes de l'Afrique du Sud de Lüderitz à Cape St. Francis, avec une résolution horizontale de 18 km à la côte et 31 km au large. La structure verticale est quant à elle en coordonnées sigma, c'est-à-dire dépendant de la topographie, et comporte 20 couches (Figure 2.4b). L'utilisation d'une telle structure permet la représentation de nombreuses couches verticales dans les eaux superficielles, c'est-à-dire les eaux concentrant les plus grandes variabilités et ayant une forte influence sur les compartiments biologiques.

Le modèle biogéochimique $N_2P_2Z_2D_2$ (Koné *et al.*, 2005) représente des flux d'azote entre huit compartiments : deux compartiments de nutriments (ammonium et nitrates), le micro-phytoplancton et méso-phytoplancton représentés respectivement par les communautés de dinoflagellés et diatomées, le micro-zooplancton et méso-zooplancton représentés par les ciliés et les copépodes, et enfin deux compartiments détritiques séparés en fonction de leur taille (et donc de leur vitesse de sédimentation). La concentration en azote de chaque compartiment varie en fonction du temps par des équations différentielles modélisant les processus d'assimilation de nutriments, de broutage, de mortalité, d'excrétion, d'égestion (par production de pelotes fécales), de reminéralisation et de nitrification (figure 2.5). Cette concentration varie également dans l'espace tridimensionnel suivant l'équation classique

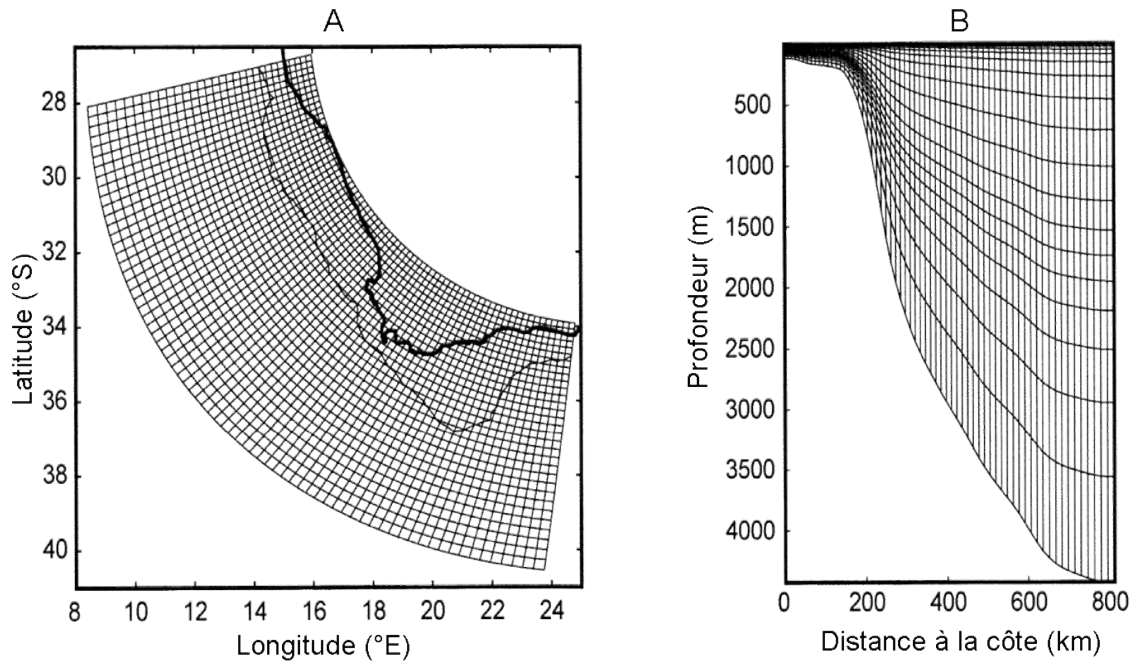


FIG. 2.4: (A) Grille horizontale du modèle ROMS. La ligne de côte et l'isobathe 500m sont représentées. (B) Structure verticale du modèle ROMS en coordonnées sigma où la profondeur de chaque couche dépend de la topographie.

d'advection-diffusion ainsi que par un terme de sédimentation appliqué aux compartiments détritiques et aux diatomées. Les autres organismes biologiques ne subissent pas de sédimentation car ils possèdent un flagelle, des cils ou des appareils natatoires permettant de se maintenir en suspension activement. Les processus sont représentés sur la figure 2.5, et plus de détails sur leur formulation et leur paramétrisation peuvent être trouvés dans Koné *et al.* (2005) et en annexe B.

Le modèle hydrodynamique est forcé par une climatologie mensuelle dérivée de COADS (*Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set*, Da Silva *et al.* 1994), qui inclut notamment la friction du vent et le flux de chaleur à la surface de l'eau. La partie biologique a été calibrée sur une année moyenne, avec une attention portée sur la bonne représentation de la saisonnalité. Bien que de meilleurs forçages aient été proposés depuis (notamment les champs de vents issus de QuickScat, E. Machu, IRD, com. pers.), il n'y a pas eu de nouvelle calibration du modèle biogéochimique. De même, des forçages interannuels sont désormais disponibles et ont été appliqués aux nouveaux modèles physiques (P. Penven, IRD, com. pers.), mais n'ont pas encore été utilisés pour la modélisation biologique. La calibration des modèles biogéochimiques est un processus long, qui a été réalisé pour le modèle $N_2P_2Z_2D_2$ par Koné *et al.* (2005) avec un forçage COADS. Il n'était pas envisageable de refaire ce travail dans le cadre de cette thèse avec un autre type de forçage. Nous utiliserons donc ce modèle représentant la dynamique saisonnière moyenne du plancton dans le sud-Benguela. Il serait cependant très intéressant de refaire le travail qui suit avec de nouvelles

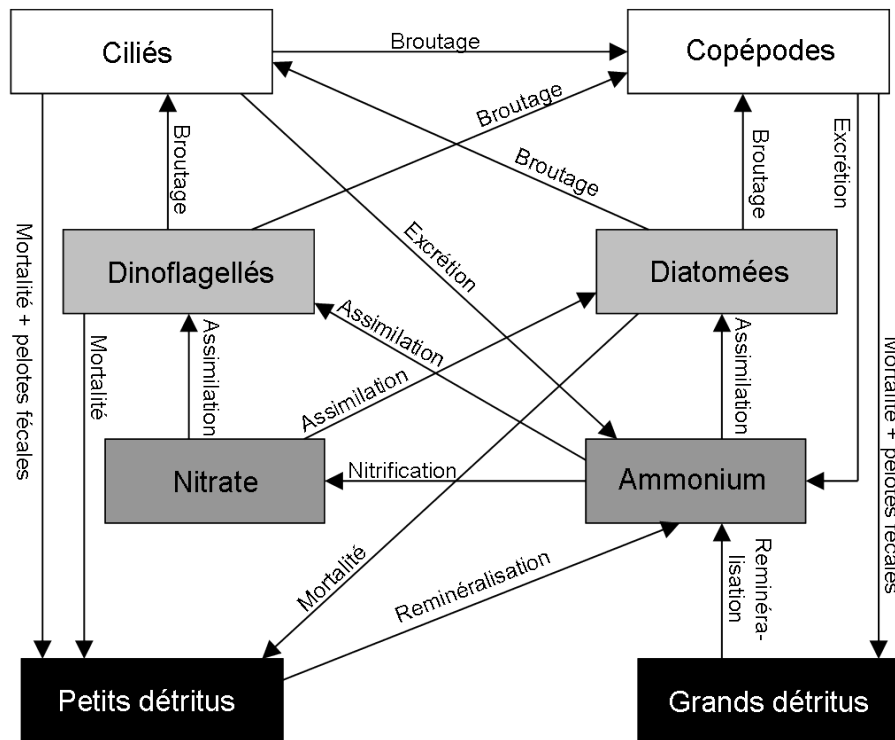


FIG. 2.5: Schéma conceptuel du modèle $N_2P_2Z_2D_2$: représentation des flux d'azote entre les huit compartiments biogéochimiques. Tiré de Koné et al. (2005).

versions calibrées du modèle biogéochimique correspondantes à différents forçages lorsque celles-ci seront disponibles.

2.2.2 Modélisation des hauts niveaux trophiques par le modèle multi-spécifique OSMOSE

Le modèle OSMOSE (*Object-oriented Simulator of Marine eCOsystems Exploitation*) a été initialement développé pour représenter les communautés de poissons structurées en taille, interagissant via une prédation opportuniste (Shin, 2000; Shin et Cury, 2001, 2004). Ce modèle est individu-centré, permettant la simulation de la variabilité individuelle observée chez les espèces de poissons marins. Pour des raisons pragmatiques de mémoire informatique, mais tout en maintenant un réalisme écologique, l'unité de base de ce modèle a été fixée comme étant un ensemble de poissons s'apparentant à un banc, appartenant à la même espèce, ayant le même âge, la même taille et se trouvant au même endroit à un instant donné.

OSMOSE a déjà été appliqué à l'écosystème du sud-Benguela (Shin *et al.*, 2004; Travers *et al.*, 2006) mais dans sa version initiale, c'est-à-dire en ne modélisant que des poissons limités par une capacité de charge. Pour réaliser un couplage entre

OSMOSE et le modèle biogéochimique présenté précédemment, il est nécessaire de modifier certains aspects de ce modèle, notamment la formulation du processus de prédation qui servira au couplage. Dans la version initiale du modèle, ce processus n'affectait que les poissons piscivores, c'est-à-dire les adultes des espèces prédatrices. Les individus non piscivores étaient quant à eux régulés par une capacité de charge représentant la biomasse maximale de poissons non piscivores supportable par le système (Shin et Cury, 2004). Implicitement, cette capacité de charge représente la biomasse maximale de poissons se nourrissant sur le plancton, et ne peut donc pas être maintenue dans le modèle si ce dernier est couplé explicitement avec un modèle de plancton.

Ajustement du processus de prédation en vue du couplage

Selon les hypothèses de base du modèle OSMOSE, le processus de prédation est opportuniste et dépend de deux conditions :

- une co-occurrence spatio-temporelle : le prédateur et ses proies doivent se situer dans la même cellule au cours du même pas de temps pour qu'il y ait interaction trophique
- une adéquation de taille entre un prédateur et ses proies.

Dans la version initiale du modèle, un prédateur avait accès à toutes les proies présentes dans sa cellule (l'espace bidimensionnel étant divisé en cellules carrées de 0.3° de côté) et dont la taille était inférieure à une taille seuil, déterminée par un rapport de taille prédateur/proie maximal (figure 2.6A). Pour intégrer explicitement la nourriture planctonique, un rapport de taille minimal a été introduit dans le modèle, réduisant le spectre de taille alimentaire du prédateur (figure 2.6B). Les hypothèses structurantes du modèle sont ainsi maintenues, la prédation restant opportuniste et structurée en taille. L'ajout de ce paramètre permet d'éviter la prédation de trop petits organismes (tel que le phytoplancton) par des espèces se nourrissant activement et ciblant de plus grandes proies.

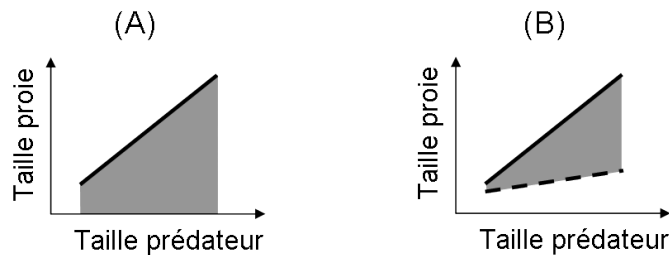


FIG. 2.6: Spectre alimentaire définissant la taille de proies possibles (en grisé) en fonction de la taille du prédateur. (A) Spectre alimentaire dans la version initiale d'OSMOSE, où seul un rapport prédateur/proie maximal existe (B) Version développée dans cette thèse où un rapport prédateur/proie minimal a été ajouté (limite pointillée du spectre)

La collecte de paramètres pour renseigner ces seuils de prédation n'est pas aisée. En effet, les données disponibles concernant la prédation présentent généralement les régimes alimentaires des espèces où les proies sont discrétisées par groupe fonctionnel ou au mieux par espèce. Certaines études différencient le régime alimentaire par classes de taille de prédateur (Punt *et al.*, 1992; Griffiths, 2002), mais les proies restent discrétisées par espèce. Seules quelques études se penchent sur la relation en taille existant entre un prédateur et ses proies (e.g., Juanes 2003), et elles sont loin de couvrir l'ensemble des espèces représentées ici. Devant le manque d'information concernant ce type de paramètre, Shin (2000) avait fait le choix d'un rapport prédateur/proie maximal unique pour toutes les espèces et fixé à 3.5 (estimé d'après Froese et Pauly 1997). Il serait également possible de déduire des rapports prédateur/proie spécifiques en fonction de relations entre l'ouverture maximale de la bouche et la longueur du corps du prédateur d'une part, et entre le diamètre et la longueur du corps de la proie d'autre part. Ce type de données peut conduire à l'estimation du rapport maximal puisqu'en milieu pélagique un poisson ne peut pas manipuler ses proies et l'ingestion dépend de l'ouverture buccale maximale. Cependant de telles données ne peuvent malheureusement pas servir à l'estimation du rapport minimal, et une autre méthode d'estimation est nécessaire. Ici, ces paramètres ont été déterminés spécifiquement à partir d'études de régime alimentaire, si possible spécifiant plusieurs classes de taille pour le prédateur, et en considérant une taille moyenne pour les proies. Il faut cependant noter qu'une forte incertitude est attachée à l'estimation de ces paramètres, et qu'il est probable qu'ils aient un effet non négligeable sur les résultats de simulation.

Déroulement du pas de temps

Dans sa version initiale (Shin et Cury, 2001), le pas de temps d'OSMOSE correspondait à une année, avec certains processus tels que la répartition spatiale, la prédation ou la croissance apparaissant deux fois au cours du pas de temps (une fois par semestre). Pour des raisons évidentes de couplage avec un modèle de plancton où les dynamiques sont très rapides, il a fallu diminuer ce pas de temps (ainsi que la résolution spatiale) et donc re-structurer l'enchaînement des processus.

Dans le milieu marin, certains processus opèrent en continu (e.g. la croissance) alors que d'autres sont intermittents dans le temps, tels que la mortalité par pêche. Lorsqu'ils sont modélisés, ces processus sont discrétisés et l'ordre dans lequel ils s'enchaînent dans un IBM a une importance non négligeable (Grimm et Railsback, 2005). Certains processus s'enchaînent de façon logique : ainsi la croissance doit suivre la prédation puisqu'elle dépend de la quantité de nourriture ingérée. Par contre tous les processus ne s'articulent pas les uns après les autres, et des choix arbitraires d'enchaînement des processus ont été faits. Toutefois, puisque le pas de

temps a été réduit et est relativement court (15 jours), l'ordre des processus aura moins d'importance que dans la version initiale d'OSMOSE. En effet, plus le pas de temps est fin et plus les variations dues aux processus sont petites, jusqu'à idéalement approcher les dynamiques continues lorsque le pas de temps tend vers 0. Dans cette nouvelle version d'OSMOSE, le pas de temps est de 15 jours et commence par la mise à jour de la distribution spatiale des organismes, puis la mortalité naturelle est représentée avant le processus de prédation. De ce dernier découle les processus de croissance ou de mortalité par jeun. Le pas de temps se termine par les processus de mortalité par pêche puis de reproduction (figure 2.7).

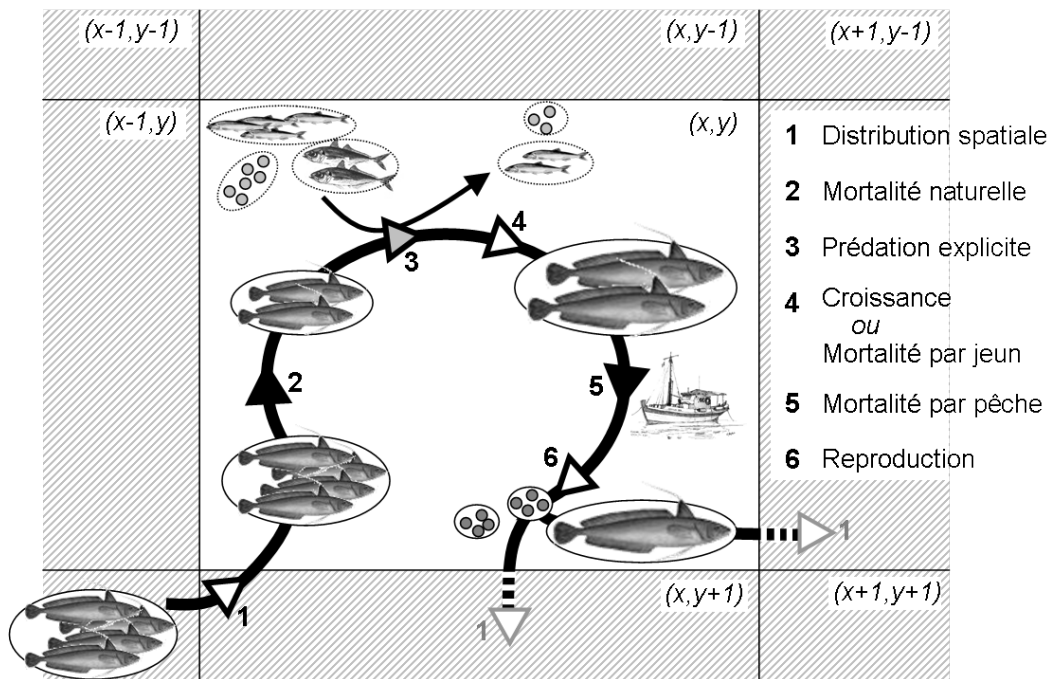


FIG. 2.7: Schéma de déroulement du pas de temps (15 jours) dans la version modifiée d'OSMOSE. La distribution spatiale permet le mouvement des bancs vers une case adjacente. Les deux processus de mortalité (naturelle et par pêche) sont représentés par les flèches noires. Du processus principal (la prédation, en gris) découle les processus de croissance et indirectement de reproduction. Lors de ce dernier, de nouveaux individus sont créés, et subiront le pas de temps suivant comme bancs indépendants.

La formulation de la plupart des processus reste inchangée comparativement à la version initiale d'OSMOSE, et ne sera pas présentée ici (voir Travers et Shin (sub) en annexe B pour plus de détails). Toutefois, la réduction du pas de temps a été prise en compte dans l'ensemble des processus, comme on peut le voir par exemple pour l'équation de survie suivante :

$$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} \cdot e^{-\Delta t \cdot M_{nat}}$$

Où $N_{i,t}$ est l'abondance d'un banc i au temps t et M_{nat} est le taux de mortalité naturelle. Ce dernier est exprimé en an^{-1} mais ramené à l'échelle du pas de temps par le facteur Δt .

Du fait de la réduction du pas de temps, la modélisation de la croissance a légèrement été modifiée pour mieux prendre en compte les premiers stades du cycle de vie. En effet, dans le modèle initial, la croissance moyenne suit le modèle de von Bertalanffy pour toute la durée de vie des poissons. Or ce modèle n'est pas très performant pour déterminer la taille des jeunes stades, principalement parce qu'il est calibré grâce à des données issues d'individus plutôt âgés. Une croissance sigmoïdale pendant les premiers mois de vie semble plus réaliste, mais la paramétrisation d'une telle fonction n'est pas aisée pour toutes les espèces modélisées. Dans un esprit de simplicité nous considérons donc que la croissance au cours de la première année de vie est linéaire, entre la taille des œufs (1 mm pour toutes les espèces, Cury et Pauly 2000) et la taille calculée à l'âge 1 par le modèle de von Bertalanffy (figure 2.8).

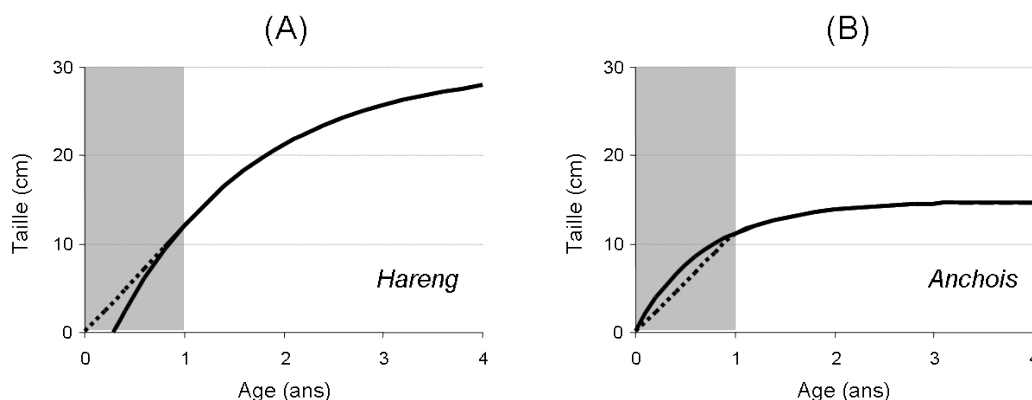


FIG. 2.8: Courbe de croissance issues du modèle de von Bertalanffy (en trait plein) pour le hareng et l'anchois. La courbe en pointillés représente la croissance linéaire utilisée dans le modèle pour représenter la croissance des poissons au cours de la première année de développement (zone grisée).

La réduction du pas de temps de l'année à une période de 15 jours a également permis la prise en compte de certaines saisonnalités. Ainsi, le taux de mortalité par pêche et la fécondité des poissons adultes sont deux paramètres qui varient désormais en fonction du temps. Une pondération leur est appliquée à chaque pas de temps pour rendre compte de l'effet saison.

Application à l'écosystème du Benguela

OSMOSE a été appliqué à l'écosystème du sud-Benguela la première fois par Shin *et al.* (2004) pour les années 1980, puis pour les années 1990 par Travers *et al.* (2006). Pour l'application réalisée pendant cette thèse, la grille spatiale (figure 2.9) s'étend de l'embouchure d'Orange River au nord (16 °E - 28.8 °S) et va jusqu'au banc des Aiguilles au sud, s'arrêtant au niveau de Cape St Francis (24.4 °E - 37.7 °S) pour rester dans le domaine représenté par le modèle biogéochimique ROMS-N₂P₂Z₂D₂. Elle est divisée en cellules carrées de 0.15 ° de côté, dont la surface (d'environ 280 km²) est du même ordre de grandeur que l'aire moyenne explorée par un banc

d'espèces fourrages pendant un pas de temps de quinze jours (P. Fréon, IRD, com. pers.).

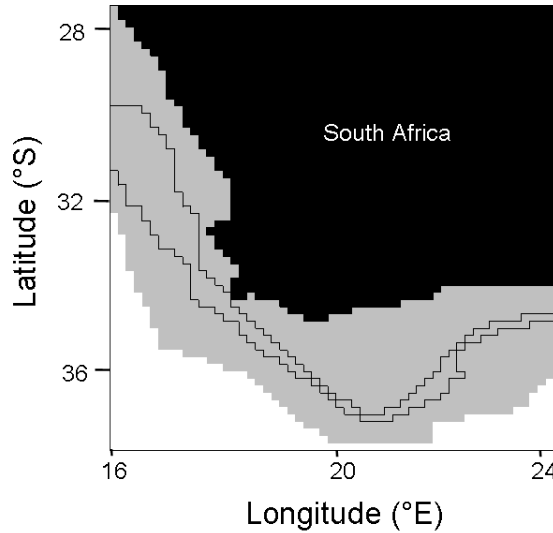


FIG. 2.9: Grille horizontale du modèle OSMOSE, divisée en cellules de 0.15° de côté. L'aire grisée correspond à l'aire totale de distribution des espèces modélisées par OSMOSE.

L'ensemble des espèces choisies pour représenter la communauté des hauts niveaux trophiques a été légèrement modifié depuis la version étudiée par Travers *et al.* (2006). Le principal changement est l'introduction des euphausiacés dans le modèle OSMOSE. En effet, il s'avère que le modèle de plancton utilisé pour le couplage ne représente que le micro- et méso-zooplancton, bien que le macro-zooplancton principalement représenté par les euphausiacés soit un lien trophique majeur dans l'écosystème du sud-Benguela (Pillar, 1987) et à ce titre doit apparaître dans ce modèle. Les euphausiacés ont une durée de vie d'un an environ. Malgré des différences existants entre poissons et crustacés pour certains processus (e.g. croissance par mues successives pour ces derniers), la formulation des processus d'OSMOSE est en moyenne transposable pour les euphausiacés. La courbe de croissance d'*Euphausia lucens* étudiée par Pillar (1987) est d'ailleurs similaire au modèle de croissance de von Bertalanffy. D'autre part, deux espèces ont été retirées de l'ensemble des espèces représentées par le modèle : le kingklip et le maquereau. Le maquereau (ou *chub mackerel*) était très abondant dans les années 1980, ce qui a conduit à sa représentation par Shin *et al.* (2004). Cette espèce est devenue beaucoup plus rare dans les années 1990, et puisque que le stock migrait hors de la zone d'étude une partie de l'année, il a été retiré des espèces représentées pour éviter d'éventuelles discontinuités. Le kingklip quant à lui n'est pas très abondant, mais représente une espèce ciblée par les pêcheries et à ce titre était modélisé par OSMOSE. Cependant, au cours des recherches de paramètres sur les rapports de taille définissant le spectre alimentaire de cette espèce, il est apparu qu'elle se nourrissait peu des autres espèces modélisées et ciblait principalement les espèces benthiques (telles que le *rattail*). Des recherches plus poussées nous ont permis d'identifier le comporte-

ment de prédation du kingklip comme celui d'une espèce en embuscade, guettant ses proies depuis les anfractuosités rocheuses. A ce titre, cette espèce n'a pas une grande place dans le fonctionnement trophique de la partie pélagique du sud-Benguela, et n'est donc plus modélisée ici. Finalement, les espèces représentées sont au nombre de 11 (figure 2.10), dont un groupe de crustacés, les euphausiacés représentés par *Euphausia lucens* et 10 espèces de poissons : l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), la sardine (*Sardinops ocellatus*), le hareng (*Etrumeus whiteheadi*), les mésopélagiques (*Lampanyctodes hectoris*) (*Maurolicus muelleri*), le chinchard (*Trachurus trachurus capensis*), les deux espèces de merlu (*Merluccius capensis* et *Merluccius paradoxus*) le snoek (*Thyrssites atun*) et le silver kob (*Argyrosomus inodorus*). Cet ensemble d'espèces est représentatif de la communauté pélagique des hauts niveaux trophiques en termes de biomasse, de captures et de position trophique. Les paramètres biologiques utilisés pour chaque espèce sont issus de la littérature et détaillés dans Travers et Shin (sub).

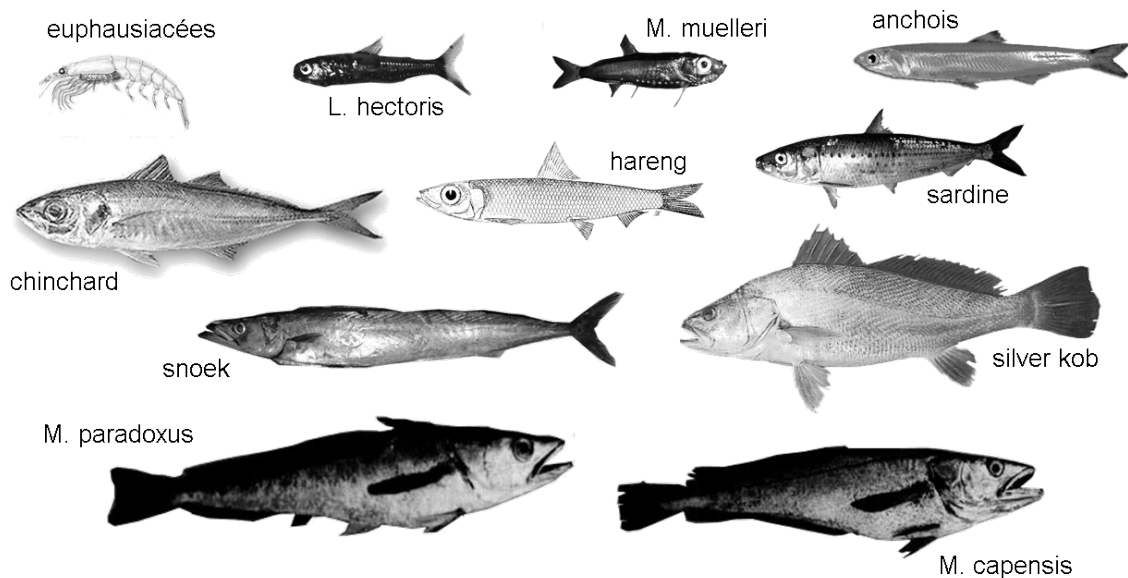


FIG. 2.10: Espèces modélisées par OSMOSE et constituant une large partie de la communauté pélagique des hauts niveaux trophiques du sud Benguela.

2.2.3 Couplage entre OSMOSE et ROMS-N₂P₂Z₂D₂ : liens trophiques à double sens

Principe du couplage par prédation

Le couplage de OSMOSE et ROMS-N₂P₂Z₂D₂ est réalisé par le processus de prédation qui permet l'échange d'information entre les modèles dans les deux sens (couplage *two-way*), et garantit la possibilité de propagation des effets de la pêche et

du climat. Le principe de ce couplage est d'utiliser la biomasse planctonique comme nourriture disponible pour les organismes à hauts niveaux trophiques et d'appliquer en échange une mortalité due à la prédation sur les groupes planctoniques.

Le mode de représentation de la prédation servant au couplage est similaire à celui utilisé entre les organismes d'OSMOSE. La prédation est donc opportuniste et dépend d'une co-occurrence spatio-temporelle et d'une adéquation de taille. Cette dernière est possible grâce à l'attribution de classes de taille aux différents groupes planctoniques. Nous avons choisi les gammes de taille classiquement utilisées pour chaque compartiment (Moloney et Field, 1991), i.e. 2-20 μm pour les dinoflagellés, 20-200 μm pour les diatomées et les ciliés, et 200 μm -3 mm pour les copépodes (la taille supérieure initialement fixée à 2 mm a été augmentée pour mieux représenter la communauté de copépodes du Benguela, F. Cazassus, MCM, com. pers.). Le processus de prédation est appliqué dans chaque cellule en fonction de la biomasse de plancton disponible et des rapports prédateur/proie maximum et minimum définis dans la partie précédente. Si le spectre alimentaire d'un prédateur ne couvre pas toute la gamme de taille d'un groupe planctonique, la biomasse de plancton disponible sera réduite, et calculée proportionnellement à la gamme de taille du plancton située dans le spectre alimentaire du prédateur. La biomasse de plancton disponible pour les organismes à hauts niveaux trophiques dépend de plusieurs facteurs, notamment de la fréquence de rencontres entre proies et prédateur qui selon les espèces dépend du taux de filtration, de la turbulence, de la stratification, des migrations nyctémérales et plus généralement de la distribution verticale des organismes. Il est très difficile d'estimer de telles fréquences et nous avons donc décidé de déterminer ces paramètres par calibration. Un paramètre de disponibilité est attribué à chaque groupe planctonique (a_p) et peut varier entre 0 (indisponible) et 1 (entièrement disponible). En fonction de son spectre alimentaire, un prédateur peut se nourrir à la fois sur le plancton disponible et des organismes de plus hauts niveaux trophiques, de façon homogène (i.e. relativement à l'abondance de chaque proie), jusqu'à ce qu'il atteigne satiété ou réduise à zéro toutes les proies disponibles.

La mortalité par prédation (m_{HTL}) appliquée aux groupes planctoniques dépend directement de la proportion de biomasse mangée par les hauts niveaux trophiques (BM) par rapport à la biomasse initialement présente (B). Elle est calculée dans chaque cellule (x, y) à partir du rapport entre BM et la biomasse présente multipliée par le pas de temps Δt , période sur laquelle l'intégration du taux de mortalité est réalisée. La biomasse de plancton mangée par les prédateurs supérieurs peut varier de 0 à la biomasse maximale disponible ($a_p \cdot B$). Le taux de mortalité par prédation induite par les hauts niveaux trophiques variera alors entre 0 et $a_p/\Delta t$.

$$m_{HTL}(x, y, t + \Delta t, p) = \frac{BM_{\Delta t}(x, y, p)}{\Delta t \cdot B(x, y, t, p)}$$

Dans la version initiale du modèle biogéochimique, la mortalité naturelle m_p appliquée aux différents groupes planctoniques p prenait en compte cette mortalité par

prédation. Il faut donc diminuer cette mortalité naturelle lorsque la mortalité par prédation devient explicite, sans pour autant la fixer à zéro puisqu'il reste un terme de mortalité naturelle due à la prédation par les organismes non représentés (e.g. le zooplancton gélatineux) mais aussi due à la sénescence ou encore la mortalité par famine. Nous fixons la mortalité résiduelle m_{res} égale à la mortalité naturelle initiale moins la médiane de la mortalité induite par les hauts niveaux trophiques, soit $m_p - a_p/2\Delta t$. La mortalité totale appliquée au plancton, variable dans le temps et dans l'espace, s'exprime alors de la façon suivante.

$$m(x, y, t + \Delta t, p) = m_{HTL} + m_{res} = \frac{BM_{\Delta t}(x, y, p)}{\Delta t \cdot B(x, y, t, p)} + \left(m_p - \frac{a_p}{2\Delta t}\right)$$

Cette mortalité peut varier entre $m_p - a_p/2\Delta t$ et $m_p + a_p/2\Delta t$, c'est-à-dire être localement plus faible ou plus forte que la mortalité naturelle initialement utilisée dans le modèle biogéochimique.

Ajustements supplémentaires liés au couplage

Le couplage entre OSMOSE et ROMS-N₂P₂Z₂D₂ ne se réduit pas à l'implémentation du processus couplant tel que décrit dans la section précédente. En effet, il est nécessaire de résoudre certains problèmes inhérents au couplage de modèles présentant des différences de formalisme, de discrétisation spatiale, d'unité et enfin de langage informatique. Pour cela, quelques ajustements supplémentaires ont été réalisés pour permettre l'échange d'informations entre ces modèles.

Différence de formalisme

Le modèle biogéochimique de plancton est un modèle eulérien gouverné par des équations différentielles représentant la variation de concentration en azote de chaque compartiment planctonique dans chaque cellule de la grille. A l'inverse, OSMOSE est un modèle individu-centré, ou lagrangien, dont le point de vue est de suivre l'évolution des particules dans l'espace. Il semble a priori difficile de lier ces deux modes de représentation opposés, l'un étant continu et l'autre discret. Cependant, les individus modélisés par OSMOSE ne sont pas à un endroit précis à un instant donné, mais occupent en moyenne un espace défini au cours d'un pas de temps (leur cellule). Cette distinction permet le couplage des deux modèles aisément, puisqu'à chaque instant la totalité de la grille est occupée par les hauts niveaux trophiques (de par leur occupation moyenne des cellules), ce qui évite l'apparition de discontinuités spatiales du champ de mortalité par prédation à appliquer au plancton.

Différence de discrétisation spatiale

La principale source de différence de discrétisation spatiale entre les modèles concerne la représentation de la dimension verticale puisque ROMS-N₂P₂Z₂D₂ est un modèle tridimensionnel alors que la grille d'OSMOSE ne comporte que deux dimensions, ho-

horizontales. Pour résoudre ce problème, nous considérons que les organismes modélisés par OSMOSE sont largement mobiles et ont accès, à un facteur a_p d'accessibilité du plancton près, à toute la colonne d'eau dans le milieu pélagique côtier. Ainsi lors de la première partie du couplage la biomasse planctonique est intégrée verticalement pour constituer un champ bi-dimensionnel de proies disponibles. La deuxième partie du couplage suit le même principe et le taux de mortalité par prédation appliqué au plancton est considéré homogène verticalement.

Le problème lié à la différence notable entre les grilles horizontales des deux modèles est plus facile à résoudre. En effet, il existe de nombreuses méthodes d'interpolation permettant l'échange d'information entre grilles de résolutions différentes. Nous avons choisi ici une méthode simple d'interpolation bilinéaire où la biomasse de plancton présente dans une cellule de la grille OSMOSE est une moyenne pondérée de la biomasse planctonique des quatre cellules ROMS avoisinantes (pondération par l'inverse de la distance aux centres des différentes cellules, voir figure 2.11). Les mêmes relations sont utilisées pour transformer le champ de mortalité par prédation de la grille OSMOSE à la grille ROMS. Il faut noter que le couplage entre cellules n'a véritablement lieu que dans l'espace de co-existence du plancton et des hauts niveaux trophiques, c'est-à-dire correspondant à l'aire grisée de la figure 2.9. Dans les autres cellules ROMS, la mortalité appliquée au plancton est maintenue égale à la mortalité initiale utilisée dans le modèle $N_2P_2Z_2D_2$.

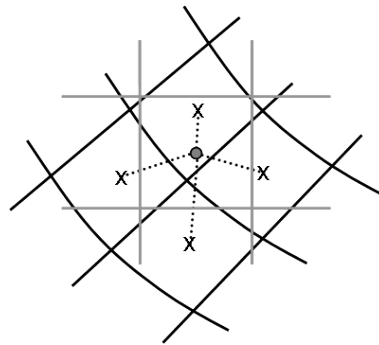


FIG. 2.11: Principe d'interpolation bilinéaire utilisée entre les grilles de ROMS (en noir) et d'OSMOSE (en gris). La biomasse de plancton de la cellule d'OSMOSE est calculée à partir de la biomasse planctonique des quatre cellules ROMS avoisinantes, pondérée par l'inverse de la distance au centre de la cellule d'OSMOSE (distances en pointillés).

Différence d'unité

Les deux modèles à coupler utilisent des unités différentes : le modèle biogéochimique représente des flux d'azote entre les compartiments alors qu'OSMOSE modélise des biomasses (poids humide). Il a donc fallu utiliser des coefficients de conversion pour faire correspondre les variables de chaque modèle. Ces coefficients ont été dérivés de relations type azote/carbone et carbone/poids sec ou poids humide issues de la littérature pour les quatre groupes planctoniques (tableau 2.1). Dans un second temps, nous avons transformé la biomasse de plancton en production disponible

TAB. 2.1: Facteurs de conversion utilisés pour transformer les concentrations d'azote du modèle biogéochimique en poids humide pour le modèle OSMOSE. Les masses molaires de l'azote et du carbone respectivement égales à 14 et 12g.mol⁻¹ ont également été utilisées pour la calcul des facteurs de conversion.

	C:N	C:poids humide	Poids humide : poids sec	N:poids sec	Facteur final de conversion	Coefficients de productivité (an ⁻¹)
Dinoflagellés	6 ^a	10 ^b			720	133.3 ^d
Diatomées	6 ^a	10 ^b			720	133.3 ^d
Ciliés	4.5 ^a	12.5 ^b			675	482 ^d
Copépodes			7.143 ^c	8,2-11,2 ^c	1000	20 ^d

^a issu de Moloney et Field (1991)

^b issu de Dow et al. (2006)

^c issu de James (1987)

^d issu de Shannon et al. (2003)

pendant un pas de temps en utilisant les coefficients de productivité P/B issus de Shannon *et al.* (2003), les sorties directes de production planctonique n'étant pas disponibles dans la version du modèle utilisée. Le problème d'unité ne s'applique pas à la rétroaction de la prédation sur le plancton. En effet, la mortalité par prédation est directement fournie par OSMOSE sous forme de taux exprimé en jour⁻¹, donc directement applicable aux groupes planctoniques dans ROMS-N₂P₂Z₂D₂.

Différence de langage informatique

Enfin, pour pallier la difficulté de coupler deux modèles développés dans un langage différent non directement compatibles (java pour OSMOSE et fortran pour ROMS-N₂P₂Z₂D₂), nous avons utilisé la fonction « restart » présente dans ROMS qui permet de commencer une simulation d'une durée donnée (ici 15 jours) à partir d'un état précédent sauvegardé. Ainsi, nous avons fait tourner les modèles l'un après l'autre à chaque pas de temps (figure 2.12), le code Java lançant la simulation du modèle biogéochimique d'une durée de 15 jours à chaque début du pas de temps.

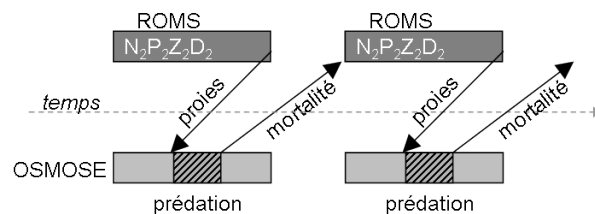


FIG. 2.12: Organisation des échanges entre les deux modèles OSMOSE et ROMS-N₂P₂Z₂D₂. Chaque barre grise représente la simulation de 15 jours par un modèle (correspondant à un pas de temps d'OSMOSE). Les flèches représentent l'échange d'information entre modèles, i.e. le champ de proies planctoniques dans un sens et le champ de mortalité par prédation dans l'autre sens.

Généralement, ce type de couplage est accompagné d'une méthode itérative simulant le même pas de temps plusieurs fois jusqu'à ce que les modèles convergent, avant de simuler le pas de temps suivant. Bien que coûteuse en temps de calcul,

ce type de méthode permet de compenser la non-simultanéité des modèles. Dans notre cas particulier cependant, ce type de méthode est inefficace. En effet, la partie OSMOSE du modèle couplé est stochastique, et deux simulations du même pas de temps ne conduiront pas exactement au même résultat. La convergence ne peut donc pas avoir lieu, même au prix d'un long temps de calcul, et ce type d'itération n'a pas été implémenté.

2.2.4 Aspects trophiques du modèle couplé

En couplant OSMOSE avec un modèle de plancton, le calcul du niveau trophique de chaque banc devient possible puisque la base du réseau trophique (le phytoplancton) est représentée. De nombreuses applications peuvent être envisagées à partir de cette information trophique, et il est donc important de détailler le calcul du niveau trophique des organismes modélisés.

Le niveau trophique (TL pour *trophic level*) d'un organisme est calculé en fonction de ce qu'il mange. Par définition, les producteurs primaires ont un TL de 1, les herbivores ont un TL égal à 2 et les carnivores ont un TL de 3. Dans cette étude nous considérons des niveaux trophiques fractionnels (Odum et Heald, 1975) qui permettent de mieux représenter l'éventuelle omnivorie des organismes. D'une façon générale, le niveau trophique fractionnel d'un organisme est défini par le niveau trophique moyen de ses proies additionné de 1.

$$TL_{\text{predateur}} = 1 + \sum_{\text{proie}} TL_{\text{proie}} \cdot DC_{\text{proie,predateur}}$$

où $DC_{\text{proie,predateur}}$ est la proportion d'une proie dans le régime alimentaire du prédateur

Dans le cas du modèle couplé, le niveau trophique de base est donné par le phytoplancton. Les deux groupes phytoplanctoniques ont un niveau trophique de 1, les ciliés étant herbivores ont un TL fixé à 2, et les copépodes se verront attribuer un niveau trophique de 2.5 pour refléter leur régime alimentaire composé à la fois de phytoplancton et de ciliés. A partir de ces TLs fixés dans le modèle biogéochimique, le niveau trophique de chaque banc modélisé par OSMOSE pourra être calculé à la fin de chaque processus de prédation, en fonction de la biomasse de proies ingérées et de leur niveau trophique.

Bien que suivant ce principe simple, l'implémentation du calcul des niveaux trophiques dans OSMOSE est assortie de plusieurs complications :

Niveau trophique à un temps donné. Au sein d'OSMOSE, la prédation est appliquée aux bancs de poissons tirés dans un ordre aléatoire. Il est donc probable

qu'au moment où un prédateur effectuera sa prédation ses proies n'auront pas encore effectué ce processus et n'auront donc pas encore de niveau trophique attribué pour ce pas de temps. Ainsi, au cours du processus de prédation le TL des bancs sera déduit du TL des proies calculé au pas de temps précédent.

Niveau trophique des œufs. Les œufs ne se nourrissent pas et ne peuvent donc pas avoir de niveau trophique *sensu stricto*. Cependant, ils constituent des proies potentielles pour d'autres organismes et il est donc nécessaire de leur attribuer un TL. D'un point de vue isotopique, les œufs devraient avoir une signature trophique proche de celle de leur génitrice. Cependant, ils font partie du plancton (plus précisément de l'ichtyoplancton) et pourraient donc par convention avoir un TL proche de celui du zooplancton. D'ailleurs, à la résorption du sac vitellin les jeunes larves se nourrissent essentiellement de zooplancton. Ainsi, nous fixons le niveau trophique des œufs à 3. Il s'avère que cette valeur n'a pas de grande influence sur le TL des autres organismes (Ferrer, 2008), de part la faible biomasse des œufs mangés comparativement au reste du plancton.

Cas du jeun des individus Au cours d'un pas de temps donné, il est possible qu'un banc de poissons fasse face à une absence de nourriture dans sa cellule, et subisse alors une mortalité par famine. Le banc ne disparaît pas pour autant et le calcul de son niveau trophique ne peut pas se faire s'il n'a rien mangé. Dans ce cas précis, nous considérons que le niveau trophique du banc ayant jeûné ne varie pas et est égal à son niveau trophique au pas de temps précédent.

Taux de renouvellement Le niveau trophique des organismes ne varie pas d'un jour à l'autre mais constitue une vision moyenne de l'alimentation du poisson à une période donnée. D'un point de vue isotopique, le taux de renouvellement moyen des tissus de poisson est considéré être d'environ deux mois (F. Le Loc'h, IRD, com. pers.). Le calcul du niveau trophique doit donc tenir compte de ce taux de renouvellement et faire intervenir le passé alimentaire de l'organisme sur deux mois, i.e. quatre pas de temps d'OSMOSE. Le calcul du niveau trophique suit donc la formule suivante :

$$TL_{p,t+1} = \frac{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x \cdot (1 + \sum TL_{i,x} \cdot DC_{i,p,x})}{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x}$$

Où $TL_{p,t}$ est le niveau trophique de p au temps t , $DC_{i,p,t}$ est la proportion de i dans le régime alimentaire de p au temps t , et ΔW_t est l'accroissement de poids du prédateur au cours du pas de temps t .

En intégrant ces considérations, il est alors possible de calculer un niveau trophique pour chaque banc modélisé par OSMOSE. En plus de la variabilité individuelle en taille déjà explorée par ce modèle, la variabilité individuelle d'un point de vue trophique peut ainsi être étudiée. Une information fine est disponible dans le temps, dans l'espace et par espèce. Il est également possible de l'agréger pour en tirer des indicateurs écosystémiques informatifs. Plusieurs de ces options seront

explorées par la suite, à la fois lors de la validation du modèle et lors de l'analyse des scénarios de pêche et de changement climatique.

2.3 Etapes de calibration et validation du modèle couplé pour l'écosystème du sud-Benguela

Dans le cycle méthodologique de la modélisation, le développement du modèle est suivi d'une étape de calibration au cours de laquelle les paramètres inconnus ou présentant une forte incertitude sont ajustés afin de mieux représenter une situation donnée. Une fois le modèle calibré, il est ensuite évalué au cours de l'étape de validation, où les sorties du modèle sont confrontées à des observations de l'écosystème indépendantes de celles utilisées pour la calibration. Ces deux étapes ont été réalisées pour le modèle couplé ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE par rapport à la situation de référence définie par l'état moyen de l'écosystème du sud-Benguela au cours des années 1990. La méthodologie employée est décrite dans cette section, et les résultats obtenus sont discutés.

2.3.1 Une méthode de calibration automatique : les algorithmes génétiques

La majorité des paramètres utilisés par le modèle sont facilement accessibles, tels que les paramètres spécifiques de croissance de type von Bertalanffy, et leur estimation est relativement fiable. D'autres paramètres en revanche sont beaucoup plus difficiles à estimer, et leur valeur doit être déterminée par calibration. C'est le cas des mortalités larvaires appliquées aux premiers stades de vie des organismes modélisés par OSMOSE, mais aussi celui des coefficients d'accessibilité a_p attribués aux quatre groupes planctoniques. Ces paramètres, au nombre de 15 au total (11 mortalités larvaires et 4 coefficients d'accessibilité planctonique) sont estimés par une méthode automatique de calibration développée par Versmisse (2008). Cette méthode basée sur des algorithmes génétiques estime des valeurs optimales de chaque paramètre de façon à ce que les biomasses simulées se rapprochent le plus des biomasses observées sur la période de référence (biomasses issues de Shannon *et al.* 2003).

OSMOSE est un modèle individu-centré possédant une certaine stochasticité et qui est caractérisé par de nombreuses relations non-linéaires. De plus, le nombre de paramètres à estimer est relativement important, et les méthodes classiques de minimisation telles que la méthode du gradient ne peuvent pas être employées. Une calibration manuelle peut être envisagée, mais en plus de la très longue durée né-

cessaire à ce type d'opération et son caractère aléatoire, il n'y a aucune garantie que la solution trouvée soit optimale (elle peut correspondre à un minimum local). L'utilisation de méthodes automatiques qui parcourt l'ensemble des possibles permet d'éviter ce genre de situation, et celle développée par Versmisse (2008) spécifiquement pour OSMOSE sera employée dans cette étude.

Méthode de calibration par les algorithmes génétiques

La méthode des algorithmes génétiques développée pour la calibration d'OSMOSE (Versmisse, 2008; Duboz *et al.*, prep) s'appuie sur la théorie darwinienne de l'évolution qui propose que les individus les mieux adaptés survivent et se reproduisent. Suivant cette analogie, les individus représentent ici des vecteurs de paramètres à estimer et l'évaluation de leur fitness dépend de leur aptitude à simuler des biomasses similaires aux observations. La fitness d'un individu sera d'autant plus grande que la biomasse simulée est proche de la valeur observée, et située dans un intervalle de validité (fourni par L. Shannon, MCM, com. pers.).

L'ensemble des paramètres à estimer constitue le génotype, qui est utilisé comme vecteur de paramètres d'entrée du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE et conduit à la simulation d'un vecteur des biomasses des espèces modélisées, aussi appelé phénotype. Chaque génotype est évalué par la ressemblance entre son phénotype et l'ensemble des biomasses observées. Cette évaluation est réalisée par une fonction de fitness calculée en deux temps.

1. Calcul des n pré-fitness correspondant aux n biomasses à simuler

Soit I_{ref} l'intervalle de validité de la biomasse observée B_{ref} pour une espèce donnée, et B la biomasse simulée correspondante, la pré-fitness Fit associée à cette espèce est définie par la fonction suivante :

$$Fit = a + b$$

$$\text{avec } a = 0.5 \text{ si } B \in I_{ref} \quad \text{et } a = 0 \text{ sinon}$$

$$b = 0.5 - \frac{d}{c}$$

$$\text{où } d = \left| \frac{B - B_{ref}}{B_{ref}} \right|$$

$$c = 50 \text{ si } B > B_{ref} \quad \text{et } c = 1 \text{ sinon}$$

Les paramètres a et b permettent de simuler une pré-fitness forte lorsque la biomasse simulée est à l'intérieur de l'intervalle de validité, et qui augmente proportionnellement à l'inverse de la distance entre la biomasse simulée et la biomasse à atteindre (figure 2.13). Le paramètre c permet quant à lui d'améliorer la convergence de l'algorithme, en donnant une plus grande valeur de pré-fitness aux grandes valeurs de biomasses simulées. Il a en effet été remarqué que 0 était un attracteur et que lorsque les biomasses simulées s'en

rapprochent, l'algorithme peine à améliorer les résultats.

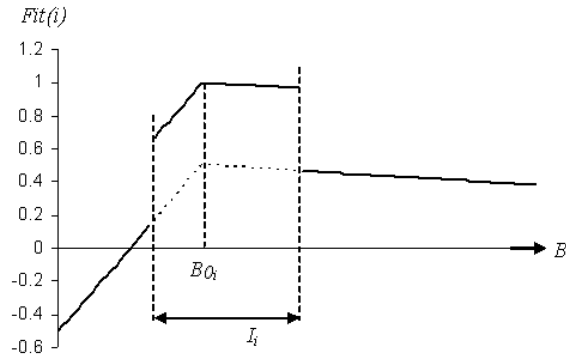


FIG. 2.13: Fonction de pré-fitness $Fit(i)$ déterminée pour chaque espèce i en fonction de la biomasse simulée B_i .

2. Calcul de la fitness finale à partir des n pré-fitness

La fitness finale est calculée de la façon suivante :

$$Fitness = \frac{\text{moyenne}(Fit(i)) + \min(Fit(i))}{2} \quad \text{avec } 1 < i < n$$

La pondération de la moyenne des pré-fitness par la valeur minimale de ces dernières permet d'améliorer la fitness globale en favorisant les situations où l'ensemble des biomasses simulées sont proches des biomasses souhaitées.

L'algorithme est initialisé avec 200 individus issus d'un tirage aléatoire dans une loi uniforme. A chaque génération, le meilleur génotype associé à chaque biomasse ciblée est sélectionné et utilisé pour créer un génotype optimal. Combinés aux 50 meilleurs génotypes de la population, il est utilisé pour créer les 100 « enfants » (i.e. de nouveaux jeux de paramètres) qui seront injectés dans la génération suivante. Toutes les 20 générations, une stratégie naïve teste pas à pas l'ensemble des valeurs possibles pour chaque paramètre. Ces génotypes sont maintenus dans la population si leur fitness est élevée, permettant ainsi d'éviter les minima locaux. L'algorithme fournit à chaque génération les caractéristiques du meilleur jeu de paramètres, permettant ainsi de suivre l'évolution de la plus grande fitness.

Application des algorithmes génétiques

La calibration est réalisée sur un cluster (5 nœuds de calcul bi-dualcore, cadencé à 3Ghz, RAM 8Go par nœud) et est initialisée avec 200 jeux de paramètres tirés dans une loi uniforme sur $[0 ; 7]$ pour les 11 mortalités larvaires (exprimées en semaine^{-1}) et dans une loi uniforme sur $[0 ; 1]$ pour les 4 coefficients d'accessibilité. L'algorithme commence à converger après 80 générations de génotypes. La calibration est stoppée

après 230 générations (correspondant à une semaine de simulation environ), afin de laisser le temps à la méthode d'explorer plusieurs combinaisons de paramètres possibles et éviter ainsi les minima locaux. Les paramètres ajustés permettent une bonne représentation des biomasses des espèces à hauts niveaux trophiques (figure 2.14). Plus de détails sur les résultats de cette calibration et sur leur analyse peuvent être trouvés en annexe B.

Il est important de noter que la calibration a été réalisée avec le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE couplé sans rétroaction (i.e. en mode forçage). Ce choix a été guidé par des raisons pragmatiques de temps d'exécution. Le modèle couplé a besoin de 5 jours de calcul pour produire 15 ans de simulations, alors qu'en mode forcé *off-line* cette même simulation ne dure que quelques minutes. L'algorithme génétique lance 200 simulations de 45 ans chacune à chaque génération, et même en l'arrêtant après 80 générations, la calibration durerait une dizaine d'années! Nous supposons donc ici que l'impact de la rétroaction des dynamiques des hauts niveaux trophiques sur le plancton ne se transmet en retour que faiblement aux hauts niveaux trophiques, et que la calibration réalisée en mode forcé restera valide pour le mode couplé. Les résultats obtenus par la suite confirment cet *a priori*, puisque les biomasses simulées en mode couplé sont proches de celles présentées sur la figure 2.12, et restent situées à l'intérieur des intervalles de validité.

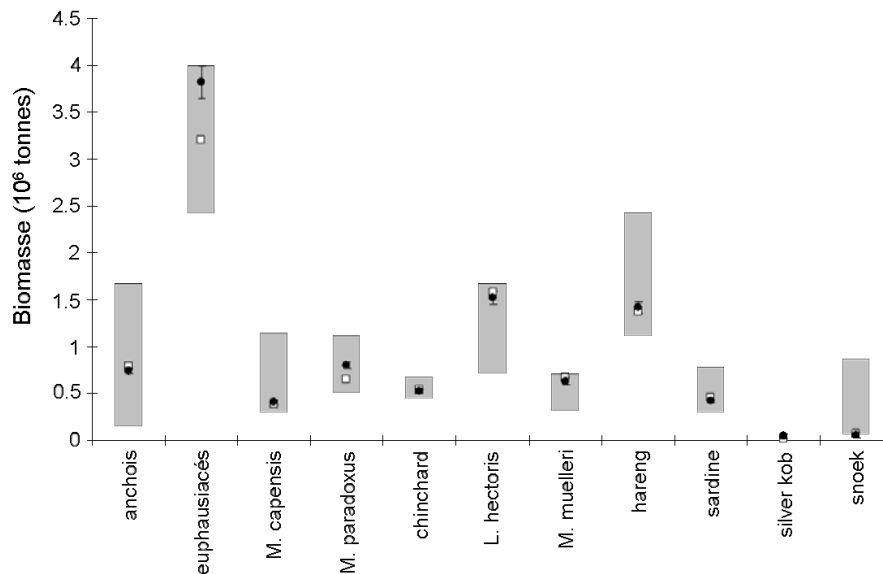


FIG. 2.14: Résultat de la calibration du modèle couplé par la méthode des algorithmes génétiques. La barre grisée représente l'intervalle de validité des biomasses pour chaque espèce. Le point blanc est la biomasse ciblée et le point noir est la biomasse moyenne simulée, accompagné d'une barre d'erreur représentant l'écart-type issu de 10 simulations.

2.3.2 Validation du modèle par la comparaison de patterns à différents niveaux hiérarchiques

La validation du modèle consiste en la confrontation des patterns simulés aux observations, afin de déterminer si le modèle représente effectivement le fonctionnement de l'écosystème étudié. C'est une étape importante et un pré requis à la réalisation de divers scénarios de simulation. Il faut en effet s'assurer de la bonne représentativité du système par le modèle avant de pouvoir explorer les réponses potentielles de l'écosystème à différentes perturbations. La validation doit être réalisée avec des données indépendantes, c'est-à-dire n'ayant servi ni à la construction ni à la calibration du système. Cette indépendance garantit le fait qu'une validation *a priori* réussie n'est pas forcée par les paramètres inclus dans le modèle, mais reflète bien une adéquation entre les résultats simulés et le fonctionnement de l'écosystème.

Pour valider le modèle couplé, nous avons choisi d'utiliser l'approche POM (*pattern-oriented modelling*) proposée par Grimm *et al.* (2005) qui nécessite notamment que le modèle soit validé à différents niveaux hiérarchiques. L'utilisation de patterns multiples permet de valider à la fois la formulation même des processus mais également le comportement émergent du modèle. Nous avons choisi de confronter les sorties du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE à des données observées à trois niveaux différents : au niveau de l'individu, au niveau de la population et au niveau de la communauté. Un exemple est détaillé par la suite pour chaque niveau hiérarchique, mais une validation plus complète est présentée dans l'article situé en annexe B.

Validation des patterns individuels : confrontation aux régimes alimentaires

Les régimes alimentaires moyens simulés ont été comparés pour plusieurs espèces aux régimes alimentaires synthétisés par Shannon *et al.* (2003). Dans le modèle couplé, la prédation est modélisée de façon opportuniste et structurée en taille uniquement. Une bonne représentation de la composition spécifique des régimes alimentaires validerait donc le processus de prédation, processus central du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE.

Les régimes alimentaires simulés des petits pélagiques anchois et sardine sont semblables aux observations de terrain (figure 2.15). Ils sont en effet peu diversifiés, la sardine se nourrissant de phytoplancton, de micro-zooplancton et de méso-zooplancton en proportions équivalentes. Concernant l'anchois, le modèle représente qualitativement bien les observations de régime alimentaire, où la proie majeure est le méso-zooplancton, suivie par le macro-zooplancton en deuxième position. D'un

point de vue quantitatif, le modèle sous-estime la proportion de macro-zooplancton (16% au lieu des 34% observés) représenté par les euphausiacés. Le régime alimentaire des deux espèces de merlus est également bien représenté d'un point de vue qualitatif : l'omnivorie de ces espèces est bien marquée, et la plus grande proportion de proies mésopélagiques dans l'alimentation de *M. paradoxus* par rapport à *M. capensis* est également bien représentée. Il faut néanmoins noter que le modèle simule une trop grande proportion de petits pélagiques dans le régime alimentaire de *M. capensis*, ainsi qu'une trop faible proportion des deux espèces de merlus dans son alimentation.

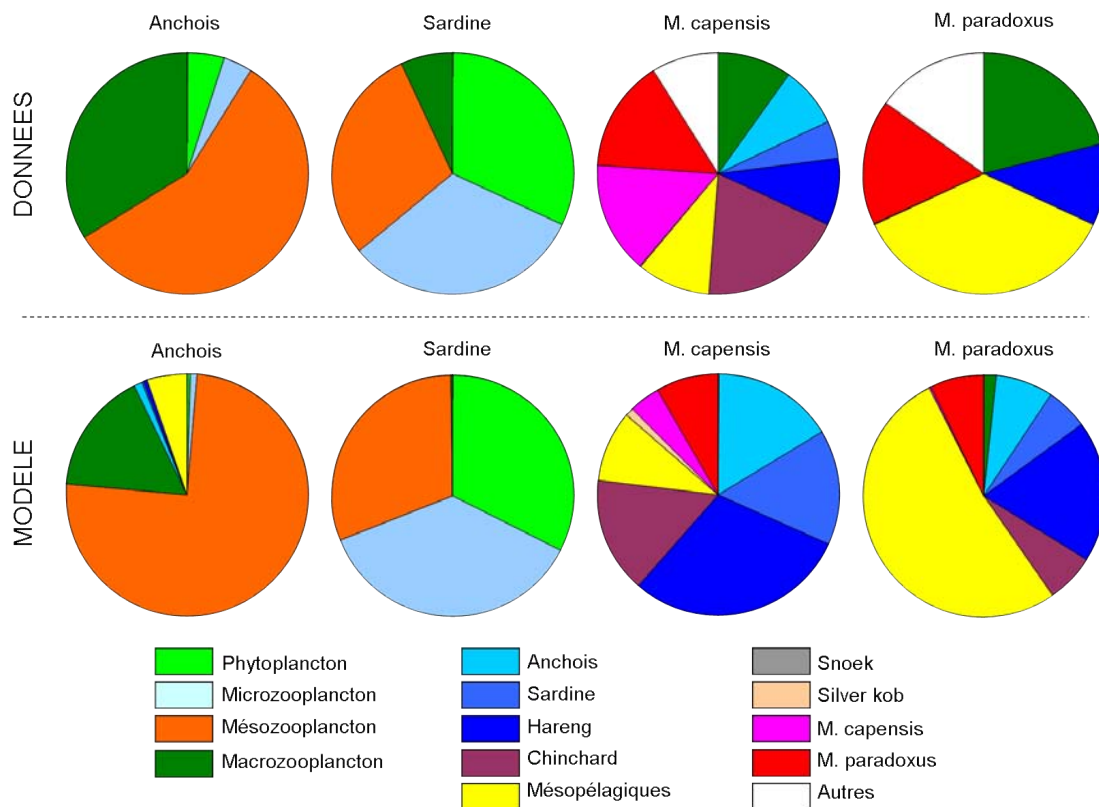


FIG. 2.15: En haut : régimes alimentaires synthétisés par Shannon et al. (2003) pour quatre espèces exploitées du sud-Benguela. En bas : régimes alimentaires moyens simulés par le modèle couplé pour les mêmes espèces. Dans les deux cas, les régimes alimentaires sont exprimés en pourcentage des biomasses de proie par estomac.

D'un point de vue général, le modèle couplé simule des régimes alimentaires semblables à ceux observés sur le terrain, au moins d'un point de vue qualitatif (e.g. ordre d'importance des espèces). Cependant, l'étude plus poussée de régimes alimentaires révèle deux limites du modèle menant à une représentation biaisée de certains aspects de ces régimes alimentaires :

Une trop faible représentation des euphausiacés. Pour l'ensemble des espèces étudiées, la proportion de macro-zooplancton, représenté dans le modèle couplé par les euphausiacés, est trop faiblement représentée dans les régimes alimentaires comparativement aux données. Ceci s'explique probablement par une

sous-estimation de la biomasse totale des euphausiacés qui sert à calibrer le modèle. Les estimations d'abondance de zooplancton ne sont pas aisées, et les données de biomasse disponibles dans Pillar *et al.* (1992) par exemple ne concernent que les organismes de l'espèce *E. lucens* pris avec un filet de maille 1600 μm , i.e. seulement une partie de la population. Notons également que le macro-zooplancton des régimes alimentaires observés contient les autres espèces d'euphausiacés du sud-Benguela, mais aussi d'autres groupes abondants dans le système tels que les chaetognathes (Pakhomov *et al.*, 1999). Il est possible qu'une représentation de ce groupe zooplanctonique dans l'un ou l'autre des modèles permettrait une meilleure représentation des régimes alimentaires.

Les effets de l'absence de structure verticale. La figure 2.15 montre une trop grande proportion de petits pélagiques (en bleu) dans les régimes alimentaires simulés des deux espèces de merlu, et inversement une trop faible proportion des espèces démersales. Ce résultat s'explique par une co-occurrence des espèces épipélagiques et espèces démersales rendue possible par le manque de structure verticale dans le modèle OSMOSE. Ainsi, les poissons démersaux ont accès à davantage de proies épipélagiques, ce qui transparaît dans les régimes alimentaires. Le cannibalisme reconnu des merlus (véritable ou prédation d'une espèce sur l'autre) qui est observé principalement entre 150 et 400m (Punt *et al.*, 1992) se retrouve donc sous-représenté dans le modèle couplé.

Finalement, il est important de noter qu'il y a une forte dissimilarité d'échantillonnage entre le modèle et les données. En effet, le modèle utilise plusieurs millions d'estomacs pour calculer les régimes alimentaires moyens des espèces, alors que les études de contenus stomacaux n'utilisent que quelques dizaines d'estomacs. Alors qu'il est nécessaire d'avoir au moins 75 à 80 estomacs remplis pour décrire correctement la proportion en poids des proies majeurs d'une espèce (McQueen et Griffiths, 2004), on peut s'interroger sur la qualité de la représentation des régimes alimentaires observés, sachant qu'ils varient très fortement dans le temps et dans l'espace. Nous n'entamerons cependant pas de polémiques ici entre données idéalement requises et données disponibles, sachant que la récolte d'échantillons et leur traitement sont deux étapes coûteuses pour les laboratoires de recherche.

Validation des patterns populationnels : taille moyenne d'une espèce

Le comportement du modèle a été validé au niveau des populations par l'utilisation d'indicateurs basés sur la taille. Plus particulièrement, l'évolution temporelle de la taille moyenne de l'anchois dans les captures a été évaluée par comparaison aux données présentées par Fairweather *et al.* (2006). Ces auteurs détaillent la taille moyenne mensuelle de cette espèce au cours de plusieurs années. Les valeurs obtenues pour les années correspondant à la situation de référence étudiée ici, i.e. de 1990 à 1997, sont représentées sur la figure 2.16 en traits fins. L'évolution de la taille

moyenne a été tracée pour chaque année afin de bien rendre compte de la variabilité inter-annuelle de cet indicateur. La taille moyenne des anchois dans le modèle évolue de la même façon que celle calculée à partir des débarquements, c'est-à-dire en diminuant en début d'année, à la fin de la période d'upwelling, et en augmentant à partir d'octobre (pattern seulement suggéré par les données puisque peu de débarquements ont lieu en fin d'année). Cette comparaison valide la dynamique saisonnière des populations représentées par le modèle couplé.

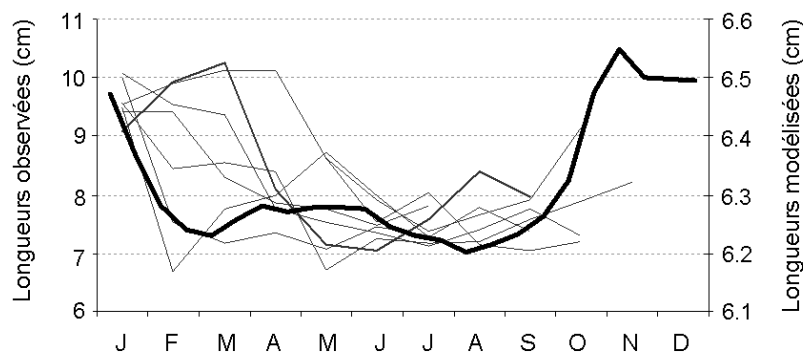


FIG. 2.16: Evolution de la longueur moyenne des anchois capturés dans le sud-Benguela entre 1990 et 1997 (une ligne fine par année, données issues de Fairweather et al. 2006) et évolution du même indicateur fourni par le modèle couplé (ligne en gras, axe des ordonnées à droite).

On peut noter que la valeur annuelle de la taille moyenne de l'anchois est beaucoup plus faible dans le modèle ($L = 6.3$ cm) que celle issue des observations ($L = 8.1$ cm). Les poissons utilisés pour le calcul de la taille moyenne de l'anchois sont les individus capturés par les flottilles commerciales utilisant la senne, c'est-à-dire ceux n'ayant pas pu s'échapper du filet du fait de leur grande taille. De plus, Fairweather *et al.* (2006) soulignent qu'ils surestiment probablement la taille moyenne de cette espèce du fait des rejets des petits individus par les pêcheurs. Dans le modèle couplé, les individus ayant servi pour ce même calcul sont ceux qui ont un âge supérieur à l'âge de recrutement, fixé à un an pour les anchois. L'exploitation n'est pas limitée par la taille des individus, et il est probable que les individus d'âge 1 ayant une petite taille contribuent à la faible longueur moyenne simulée pour les anchois. Enfin, les senneurs sud-africains se déplacent au cours de l'année pour suivre les fortes concentrations d'adultes, ciblant préférentiellement les zones où les plus grands poissons sont situés. L'introduction d'une taille minimale de capture (au lieu d'un âge) et d'une pression de pêche variable spatialement entraîneraient certainement une augmentation des valeurs de longueurs moyennes simulées, et permettrait une meilleure représentation de l'action de la pêche sur les populations exploitées.

Validation des patterns de communauté : structure trophique

Pour valider la structure trophique du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE à l'échelle de la communauté, nous avons choisi d'utiliser des indicateurs trophiques issus d'un autre modèle appliqué à l'écosystème du sud-Benguela. Cette alternative est choisie car les données de terrain ne sont pas assez exhaustives et systématiques pour permettre de quantifier directement la structure trophique de l'écosystème. L'intérêt du modèle Ecopath qui a été appliqué à cette zone par Shannon *et al.* (2003) est notamment de produire, à partir de données disponibles et en raisonnant en équilibre de masse, les niveaux trophiques moyens par espèce, qui permettent de synthétiser le fonctionnement trophique de l'écosystème.

Les niveaux trophiques moyens simulés par ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE sont très similaires aux niveaux trophiques issus d'Ecopath, exception faite du niveau trophique des euphausiacés (Figure 2.17). L'écart type associé à cette valeur, et plus encore la distribution de la biomasse par niveau trophique (Figure 2.17B), illustre la grande variabilité des niveaux trophiques individuels des euphausiacés simulés par le modèle couplé (TL de 2 à 3.9). Le changement de régime alimentaire entre juvéniles et adultes est particulièrement visible sur la distribution de la biomasse par TL, et explique l'existence de deux pics de biomasses centrés autour d'un TL égal à 2.6 et d'un TL de 3.5. La première valeur reflète le niveau moyen des juvéniles d'euphausiacés, et correspond au niveau trophique attribué par Ecopath au macro-zooplancton. Rappelons que le macro-zooplancton ne comporte pas que des euphausiacés, et que son niveau trophique moyen varie en fonction des groupes taxonomiques inclus dans sa description. Les chaetognathes sont notamment connus pour être carnivores (Pakhomov *et al.*, 1999), donc avec un niveau trophique supérieur ou égal à 3. Dans Ecopath, la détermination de ce niveau trophique est assez grossière puisque le macro-zooplancton ne se nourrit que de deux proies : le phytoplancton et le méso-zooplancton. La variabilité amenée par le modèle couplé semble plus réaliste pour représenter la diversité de niveaux trophiques exhibée par le macro-zooplancton.

La structure trophique simulée par le modèle couplé est similaire à celle représentée par Ecopath et correspond à la connaissance qu'ont les spécialistes du système du sud-Benguela. Quatre espèces du modèle forment clairement les espèces fourrages (hareng, *L. hectoris*, *M. muelleri* et anchois), avec un niveau trophique de 3.5 et très peu de variabilité autour de cette valeur. La sardine et les euphausiacés font également partie de ces espèces fourrages, mais leur distribution de biomasse par TL indique bien leur forte dépendance vis-à-vis de la ressource phytoplanctonique, alors que les autres espèces se nourrissent préférentiellement de zooplancton. Le chinchard est classé à part, comme espèce intermédiaire car sa distribution de biomasse par TL est beaucoup plus large et certains individus montrent un niveau trophique supérieur à 4. Enfin, les deux espèces de merlu, le snoek et le silver kob constituent

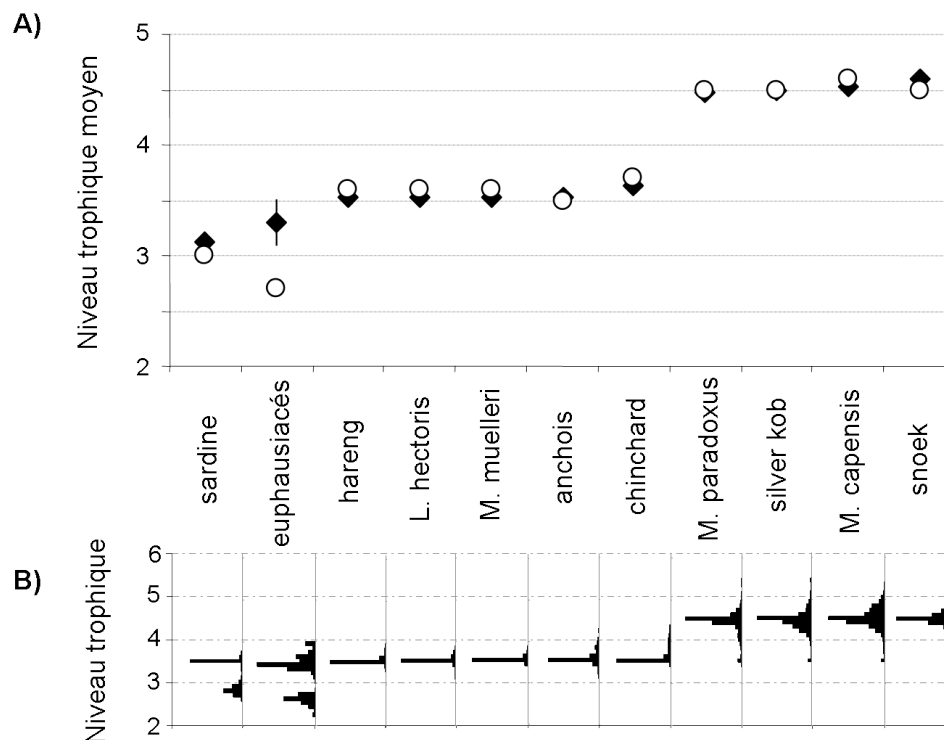


FIG. 2.17: A) Comparaison des niveaux trophiques moyens par espèce simulés par le modèle couplé (points noirs) et par le modèle Ecopath (points blancs). Dans le cas du modèle couplé, un écart type est calculé et représenté par une barre verticale. B) Distribution de la biomasse par niveau trophique pour chaque espèce du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, les classes de niveau trophique allant de 2 à 6 par tranches de 0.1.

le groupe des prédateurs, et sont caractérisés par un niveau trophique élevé (centré autour de 4.5) et très variable. Ce dernier point reflète leur grand opportunisme et la diversité de proies sur lesquelles ils se nourrissent.

2.3.3 Analyse de sensibilité du modèle couplé

Pour accorder une certaine fiabilité aux modèles complexes, mais également pour mieux interpréter leurs résultats, il est important de connaître leur sensibilité à différents paramètres d'entrée (Cariboni *et al.*, 2007). Une analyse de sensibilité a donc été conduite au cours de cette thèse par un étudiant dont j'ai co-encadré le stage de master (Ferrer, 2008), et les principaux résultats sont présentés brièvement ici.

Les techniques analytiques classiques ne s'appliquant pas aux IBMs (Bart, 1995), la technique utilisée ici est similaire à celle employée par Fulton *et al.* (2004a,b) et Megrey *et al.* (2007) pour leurs modèles écosystémiques et consiste à ne faire varier qu'un petit jeu de paramètres cibles et évaluer leur impact sur le comportement

TAB. 2.2: Paramètres étudiés par l'analyse de sensibilité, gamme de variations, et effets sur quelques indicateurs du comportement du modèle couplé. Les effets sont quantifiés par le coefficient de variation de l'indicateur (CV) normé par celui du paramètre analysé. +++ indique une variation normée supérieure à 100%, ++ indique une variation comprise entre 50 et 100%, + indique une variation comprise entre 10 et 50% et - indique une variation inférieure à 10%.

Paramètres testés	Variations minimales et maximales du paramètre	Variations d'indicateurs simulés			
		Biomasse	Niveau trophique moyen	Pente du spectre de taille	Intercept du spectre de taille
Taux de prédation maximal	[-10% ; +150%]	+++	-	+	-
Rapport prédateur/proie minimal	[-10% ; +10%]	+	-	+	-
Coefficient d'accessibilité	[-40% ; +25%]	++	-	-	-
Efficacité critique de la prédation	[-20% ; +40%]	+	-	-	-
Taux maximal de mortalité par famine	[-100% ; +500%]	++	-	-	-
Taille des œufs	[0.5 ; 2]	+	-	-	-
Nombre de bancs	[-0% ; +260%]	-	-	-	-

du modèle. Les paramètres testés (Tableau 2.2) sont principalement composés des paramètres utilisés lors de la prédation, qui est le processus clé du modèle couplé, mais regroupent également quelques paramètres dont l'estimation est entachée d'une forte incertitude. Plus précisément, il s'agit d'évaluer la sensibilité du modèle au taux maximal de prédation (initialement fixé à 3.5 g proie/g corporel/an, Laevastu et Larkins 1981; Gislason et Helgason 1985; Longhurst et Pauly 1987), au rapport prédateur/proie minimal du spectre alimentaire, au coefficient d'accessibilité entre organismes de hauts niveaux trophiques (fixé arbitrairement à 0.8), à l'efficacité critique de prédation ($\xi_{crit} = 0.57$, déduit de Laevastu et Larkins 1981), et au taux maximal de mortalité par famine (fixé arbitrairement à 1 an⁻¹). Les autres paramètres testés sont la taille des œufs (fixé pour toutes les espèces à 1mm, Cury et Pauly 2000) et le nombre de bancs simulés (ou individus) par l'IBM (introduction de 5 bancs/pas de temps/espèce).

L'analyse de sensibilité consiste à faire varier ces paramètres dans une certaine gamme de valeurs (Tableau 2.2), et de comparer les variables de sorties de chaque simulation. Pour avoir une vision synthétique, les sorties étudiées regroupent plusieurs indicateurs qui sont la biomasse totale des hauts niveaux trophiques, le niveau trophique moyen de la communauté ainsi que la pente et l'intercept (ou ordonnée à l'origine) de l'ajustement linéaire du spectre de taille. Puisque les paramètres ne varient pas tous avec le même ordre de grandeur, les variations des variables de sorties ont été standardisées par la variation du paramètre testé afin de pouvoir être comparées. Les résultats sont présentés dans le tableau 2.2.

Sur les sept paramètres testés, peu d'entre eux se sont révélés très perturbateurs quant aux résultats simulés et d'une manière générale les variations des variables de sorties sont plus faibles que les variations des paramètres d'entrée. Il faut toutefois noter le cas du taux de prédation maximal, dont la variation provoque une forte réponse de la part de la biomasse totale du système. Un taux de prédation trop élevé rend les espèces du système terriblement voraces, et la trop faible productivité du système entraîne la disparition de certaines proies soumises à une trop forte pression de prédation (2 espèces disparaissent quand le taux de prédation maximal dépasse les 6 g de proies/g corporel/an). Des variations du coefficient d'accessibilité et du taux maximal de mortalité par famine entraînent également des variations non négligeables du système, et au même titre que le taux maximal de prédation ces deux paramètres mériteraient une estimation la plus fine possible.

Ferrer (2008) a également testé l'impact de l'aire de prédation utilisée (une cellule versus la couche de cellules avoisinantes), mais ce fort changement de structure mériterait une nouvelle calibration pour pouvoir être comparé à la situation initiale. Enfin, le niveau trophique des œufs a également été testé, avec des valeurs variant entre 1 et plus de 3, mais s'est avéré être sans effet significatif sur les variables de sortie du système, y compris sur les niveaux trophiques des espèces. Ce premier travail d'analyse de sensibilité a montré que dans l'ensemble le modèle couplé est relativement stable et que l'incertitude liée à certains paramètres n'est pas significative quant au comportement du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE. Il permet également d'identifier les paramètres clés nécessitant une estimation précise, et les voies à suivre pour explorer d'autres aspects de l'analyse de sensibilité, sur la formulation des processus et la structure du modèle par exemple.

2.4 Conclusion

Moyennant quelques modifications, le modèle OSMOSE a pu être couplé avec un modèle hydrodynamique représentant plusieurs compartiments planctoniques. La réduction du pas de temps permet une simulation plus fine des dynamiques, nécessaire pour l'introduction d'organismes à plus faible durée de vie. L'utilisation de la prédation comme processus de couplage à double sens va permettre l'étude de la propagation des effets de la pêche et de l'environnement. Combiné à une formulation du processus basée sur l'opportunisme, cet outil est adapté pour étudier les changements de structure trophique, et participe à la singularité de ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE par rapport aux autres modèles écosystémiques.

Dans ce chapitre, nous avons présenté les différentes étapes menant à la réalisation du modèle couplé et son application à l'écosystème du sud-Benguela. La paramétrisation de ce modèle complexe a été grandement facilitée par les riches

collaborations existant avec les chercheurs sud-africains de l'UCT et du MCM. En complément, l'utilisation des algorithmes génétiques comme méthode de calibration a permis l'estimation des paramètres inconnus du modèle. Enfin, en simulant des patterns observés à différents niveaux dans le sud-Benguela, le modèle couplé peut être considéré comme suffisamment valide pour représenter le fonctionnement de cet écosystème. L'utilisation de l'approche POM permet de valider différentes caractéristiques du modèle à différents niveaux hiérarchiques mais aussi d'un point de vue dynamique, temporellement et spatialement. L'étape d'analyse de sensibilité n'a pas révélé de problèmes majeurs. Notons toutefois que les modèles écosystémiques ne sont jamais complètement aboutis. Il est en effet fréquent d'améliorer les modèles au fur et à mesure des nouvelles avancées dans les domaines de recherche concernés, mais également en fonction des questionnements soulevés. Ce travail de thèse en est une preuve puisqu'il a permis une meilleure représentation de l'environnement et des compartiments planctoniques pour le modèle OSMOSE.

Au cours de ce chapitre, le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE est passé par toutes les étapes du processus de développement de modèles et est prêt à être utilisé pour la simulation de différents scénarios. Il s'agit à présent d'analyser plus en détail la simulation dite de référence, c'est-à-dire celle représentant l'écosystème étudié dans sa configuration des années 1990, avant de se pencher sur l'élaboration d'un protocole de simulations pour déterminer les effets combinés de la pêche et de l'environnement.

Chapitre 3

Fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela et étude du modèle : analyse de l'état de référence

Dans le chapitre précédent, le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE a été appliqué au sud-Benguela et a permis de représenter l'état moyen de cet écosystème tel qu'observé au cours des années 1990. Cette application, aussi appelée simulation de référence, va constituer la base d'une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela mais également d'une meilleure connaissance du comportement du modèle. Ce chapitre vise à étudier cet état de référence en détail, étape nécessaire avant d'envisager la simulation de divers scénarios. La simulation de référence est issue de la moyenne de dix simulations réalisées à partir des mêmes paramètres. Ces réplicats sont nécessaires pour s'assurer que la stochasticité du modèle OSMOSE n'entraîne pas de biais au niveau des résultats. Chaque réplicat simule 45 ans, dont 30 ans réalisés avec un forçage d'OSMOSE par le modèle planctonique et 15 ans réalisés en mode couplage. L'utilisation du mode forçage *off-line* en première partie de simulation permet à la biomasse des hauts niveaux trophiques de se stabiliser (période de *spin up*), tout en ayant un temps de simulation très faible par rapport au mode couplage. A partir de ces simulations moyennées, il est possible d'étudier le processus de couplage entre les modèles et ses effets sur la dynamique planctonique tout d'abord, mais aussi sur la dynamique des niveaux trophiques supérieurs. Finalement, la structure même du réseau trophique est étudiée à partir de la simulation de référence.

3.1 Caractéristiques du contrôle du plancton par les hauts niveaux trophiques

OSMOSE et ROMS-N₂P₂Z₂D₂ ayant été appliqués au sud-Benguela indépendamment, il est important de se pencher sur la dynamique du processus couplant dorénavant les deux modèles. Dans cette section, nous nous intéressons à la dynamique de la rétroaction, i.e. de la mortalité par prédation induit par les hauts niveaux trophiques sur les groupes planctoniques. Cette étude a fait l'objet d'un article que le lecteur pourra trouver en annexe C. Les résultats rapportés ici sont toutefois légèrement différents de ceux présentés dans l'article, car ils ont été obtenus avec une configuration plus récente du modèle couplé où notamment les euphausiacés font partie des espèces modélisées.

3.1.1 Variabilité spatio-temporelle de la mortalité par prédation

Par construction, le taux de prédation des hauts niveaux trophiques sur le plancton ne peut pas dépasser le coefficient d'accessibilité a_p de chaque groupe planctonique défini par calibration. Ce taux n'est pas très élevé et ne dépasse pas 15% (cas des copépodes) du taux initial de mortalité utilisé dans la version non-couplée de ROMS-N₂P₂Z₂D₂ (Tableau 3.1). Le taux de mortalité appliqué au plancton est cependant variable dans le temps et dans l'espace et est à ce titre susceptible d'affecter de façon non négligeable les dynamiques planctoniques. La variabilité spatio-temporelle du terme de mortalité induit par les hauts niveaux trophiques est présentée ici pour les copépodes, groupe planctonique le plus sensible à cette rétroaction de par leur plus grand coefficient d'accessibilité.

TAB. 3.1: Paramètres liés à la mortalité maximale par prédation des hauts niveaux trophiques sur le plancton. Les coefficients d'accessibilité sont issus de la calibration, et traduits en taux journaliers maximaux de mortalité par prédation. Ils sont également exprimés en pourcentage de la mortalité totale initialement utilisée dans ROMS-N₂P₂Z₂D₂ avant le couplage

	Coefficient d'accessibilité	Taux maximal de mortalité par prédation (j ⁻¹)	% du taux maximal de mortalité par prédation par rapport au taux initial de mortalité
dinoflagellés	5.77 10 ⁻⁴	3.85 10 ⁻⁵	0.15%
diatomées	0.0054	3.6 10 ⁻⁴	1.20%
ciliés	0.0095	6.3 10 ⁻⁴	2.50%
copépodes	0.113	7.5 10 ⁻³	15.10%

La variabilité spatiale du taux de mortalité par prédation des hauts niveaux

trophiques sur les copépodes est représentée sur la figure 3.1. Cette mortalité est très hétérogène spatialement et montre une forte disparité entre la côte sud où elle est élevée et la côte ouest où elle est plutôt faible. Ce pattern s'explique en partie par la concentration de copépodes deux fois plus élevée sur la côte ouest qu'au sud. Le prélèvement par prédation d'une même biomasse de copépodes se traduira en effet par un faible taux de mortalité à l'ouest et un plus fort taux sur le banc des Aiguilles.

Localement, le taux de prédation sur les copépodes est fort au niveau de la baie de St Hélène comparativement au reste de la zone soumise à l'upwelling. Cette baie est réputée pour être la nurricerie majeure des petits pélagiques du Sud-Benguela (Hutchings *et al.*, 1998), et est donc susceptible d'être une zone de forte mortalité par prédation sur le plancton. Sur la côte sud, le plus fort taux de mortalité par prédation se situe sur le banc des Aiguilles, au dessus de l'isobathe 200m, mais davantage au large qu'à la côte. Il s'avère que les principaux responsables de la prédation sur les copépodes sont les mésopélagiques, *L. hectoris* et *M. muelleri* étant responsables de 27% et 16% respectivement de cette mortalité. Le pattern spatial du taux de prédation sur les copépodes s'explique alors par l'aire de distribution des mésopélagiques qui ne s'étend pas jusqu'à la côte pour les individus âgés de plus d'un an.

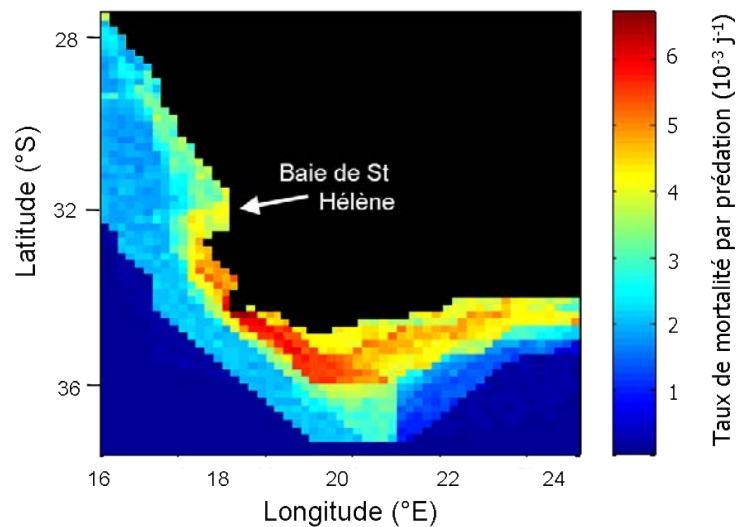


FIG. 3.1: Taux de mortalité par prédation des hauts niveaux trophiques sur les copépodes. Les valeurs utilisées résultent d'une moyenne des dix dernières années de simulation (mode couplage) calculée sur dix réplicats de simulation.

La variabilité temporelle du taux de prédation des hauts niveaux trophiques sur les copépodes est marquée par la saisonnalité (figure 3.2), avec une mortalité forte de mars à juillet (automne-hiver) et faible de septembre à décembre, soit au début de la saison de fort upwelling. Pour mieux comprendre cette évolution, deux indices de biomasse pour les copépodes et pour les hauts niveaux trophiques sont également

indiqués sur la figure 3.2. Ces indices présentent un décalage dans le temps d'environ un mois et demi, le pic de biomasse des hauts niveaux trophiques étant postérieur au pic de biomasse zooplanctonique. Ce décalage explique le pattern temporel de la mortalité sur les copépodes. Ainsi, au début de la saison d'upwelling (septembre) la biomasse de copépodes augmente alors que celle des niveaux trophiques supérieurs est faible, ce qui se traduit par un faible taux de mortalité. A l'inverse, en automne et en hiver la biomasse de copépodes décroît alors que celle des hauts niveaux trophiques est encore forte, ce qui induit une forte mortalité sur les copépodes qui deviennent une ressource alimentaire limitante pour les échelons trophiques supérieurs. Un taux de mortalité par prédation supérieur à la moyenne annuelle peut se traduire par un fort contrôle top-down par les hauts niveaux trophiques, alors qu'un taux de mortalité par prédation inférieur à la moyenne induit un contrôle bottom-up des groupes planctoniques sur les échelons trophiques supérieurs.

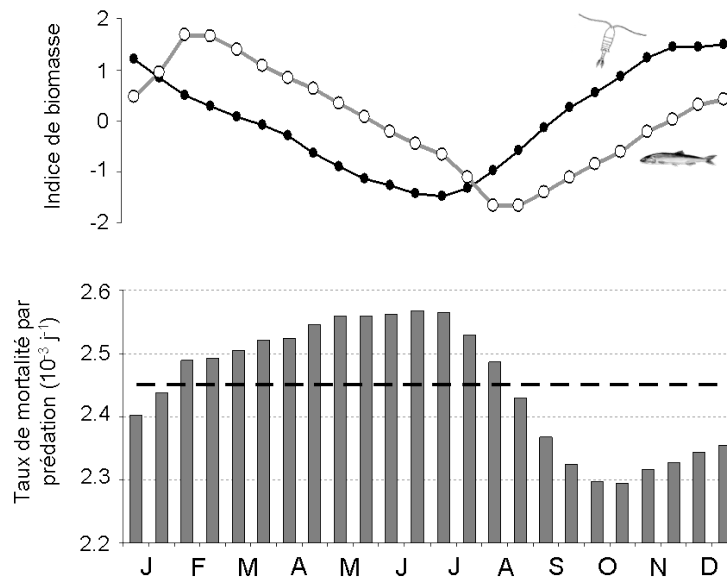


FIG. 3.2: En bas : Variation temporelle du taux de mortalité par prédation des hauts niveaux trophiques sur le plancton. La moyenne annuelle est représentée par la ligne discontinue. En haut : variation temporelle des indices de biomasse pour les copépodes et les hauts niveaux trophiques. Ces indices correspondent à la biomasse centrée et réduite pour chacune des communautés.

3.1.2 Intensité du contrôle top-down subit par le plancton

Les taux maximum de mortalité par prédation du plancton obtenus par la calibration via la méthode des algorithmes génétiques sont très faibles (Tableau 3.1). Seulement 11.3% de la biomasse de copépodes et 0.54% de la biomasse de diatomées sont véritablement accessibles pour les niveaux trophiques supérieurs. Les coefficients d'accessibilité représentent un ensemble de processus (turbulence, migration

nyctémérale, sédimentation) limitant les situations de co-occurrence spatiale (horizontalement et verticalement) et temporelle entre les hauts niveaux trophiques et le plancton. Il n'existe que peu d'estimations de ces paramètres dans la littérature, mais nous pouvons citer Shannon et Field (1985) qui considèrent que 12% de la production primaire est accessible aux poissons au sein du Sud-Benguela. Cette valeur est du même ordre de grandeur que le paramètre calibré pour les copépodes mais est bien supérieure aux paramètres d'accessibilité calibrés pour les deux groupes phytoplanctoniques.

Une autre étude s'intéressant aux transferts de biomasse entre les producteurs primaires et l'ichtyofaune est celle de Carr, publiée en 2002. Cette chercheuse estime la capacité de production ichtyologique des écosystèmes d'upwelling mondiaux à partir de valeurs de production primaire déduites des observations satellitaires. Elle calcule cette capacité en utilisant une chaîne trophique simplifiée où l'efficacité de transfert d'un échelon trophique à un autre est de 10% (valeur moyenne sur plusieurs écosystèmes, Pauly et Christensen 1995), et la compare aux débarquements de poissons réellement effectués dans chaque région (figure 3.3). Alors que les estimations de production primaire en font l'écosystème le plus productif, les captures de petits pélagiques du Benguela sont très faibles comparées aux autres écosystèmes d'upwelling et correspondent à seulement 1% de la capacité estimée de production ichtyologique maximale. La faible valeur des coefficients d'accessibilité déterminés dans la présente étude de modélisation pourrait expliquer cette observation : l'écosystème du Sud Benguela aurait ainsi une faible production de poissons due à de relativement rares rencontres entre plancton et poissons (situations de *mismatch*).

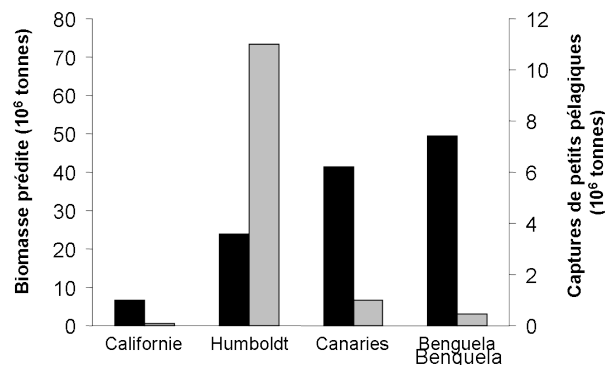


FIG. 3.3: Comparaison de la capacité de production ichtyologique estimée (en noir) et des débarquements de petits pélagiques réellement effectués (en gris) dans les quatre systèmes d'upwelling mondiaux. D'après Carr (2002)

Il est important de noter que ces coefficients d'accessibilité représentent également l'effet maximum que peuvent avoir les hauts niveaux trophiques sur les dynamiques planctoniques. Leur faible valeur est alors synonyme de faible intensité du contrôle des organismes d'OSMOSE sur les compartiments planctoniques de ROMS-N₂P₂Z₂D₂. Les effets top-down des niveaux trophiques supérieurs sur

le plancton seront donc relativement limités, et ne se propageront quasiment pas jusqu'aux groupes phytoplanctoniques dont l'accessibilité est très faible. Cette dissipation des effets top-down le long de la chaîne trophique a été observée dans plusieurs écosystèmes (Brett et Goldman, 1996; Attayde et Menezes, 2008), ce qui conforte l'existence de faibles accessibilités entre poissons et plancton dans certains écosystèmes marins.

3.2 Effets du couplage sur les dynamiques simulées : propagation top-down puis bottom-up

Bien que l'intensité de la rétroaction du modèle OSMOSE vers le modèle biogéochimique soit faible, sa variabilité spatio-temporelle peut avoir des effets non négligeables sur le plancton, mais aussi éventuellement sur le reste du réseau trophique. Les effets de cette rétroaction ont pu être étudiés via la comparaison des dynamiques simulées en mode forçage (sans rétroaction) et en mode couplage. Cette étude a fait l'objet d'un article (annexe D) abordant à la fois l'effet du couplage sur les dynamiques planctoniques mais également sur les dynamiques des niveaux trophiques supérieurs.

3.2.1 Dynamiques planctoniques soumises à un contrôle top-down variable

Suivant le même schéma que pour l'étude du terme de rétroaction (section 3.1), nous avons analysé les dynamiques temporelle et spatiale de la biomasse planctonique, simulée ici avec deux configurations du modèle : en mode forçage et en mode couplage. Le meso-zooplancton est ici aussi utilisé comme exemple illustratif des résultats obtenus, mais de plus amples détails notamment sur les diatomées sont présentés dans l'article correspondant (annexe D).

La dynamique temporelle des copépodes est présentée sur la figure 3.4, et correspond à la fin de la période de *spin-up* du modèle et au début du couplage *two-way* entre ROMS-N₂P₂Z₂D₂ et OSMOSE. Lié aux faibles taux de prédation maximal des hauts niveaux trophiques sur le plancton, la biomasse moyenne de copépodes n'est que peu affectée par le couplage et montre une légère baisse de 2.6% lorsque la rétroaction est représentée dans le modèle. La dynamique saisonnière est quant à elle affectée à la fois par une réduction de l'amplitude de variation de la biomasse (-10.2% d'amplitude lors du couplage) mais aussi par un prolongement dans le temps du pic de biomasse des copépodes (en février-mars). La faible diminution de la bio-

masse moyennée masque ces changements de dynamique temporelle, la diminution des valeurs maximale et minimale de la biomasse de copépodes étant compensée par une plus longue période de forte abondance.

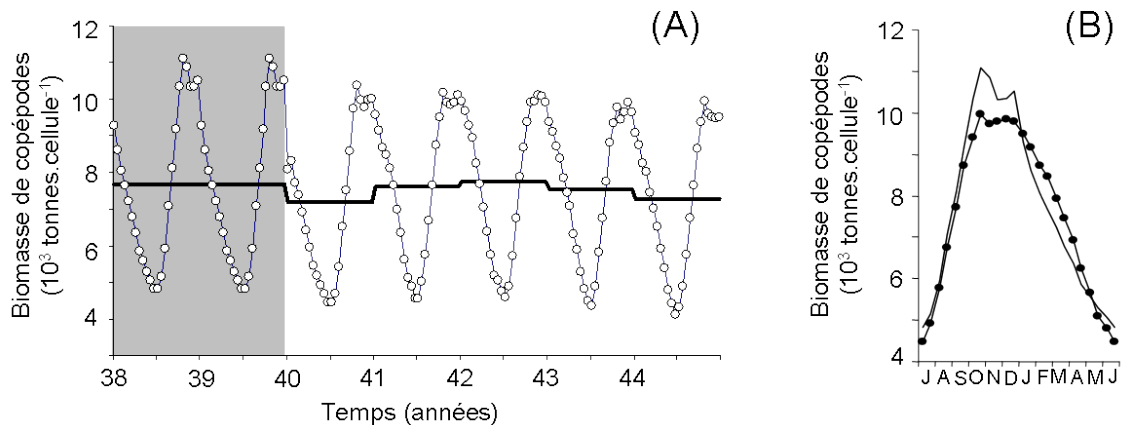


FIG. 3.4: (A) Evolution de la biomasse de copépodes simulée sans rétroaction (zone grisée) et avec rétroaction (zone blanche). Le trait noir épais représente la moyenne annuelle de la biomasse de copépodes. (B) Comparaison entre la dynamique saisonnière (de juillet à juin) des copépodes en mode forcé (trait fin) et en mode couplé (courbe à points).

La dynamique spatiale de la biomasse de copépodes montre également quelques différences entre le mode forçage et le mode couplage (figure 3.5), dont une plus faible biomasse de copépodes au niveau de la baie de St Hélène lorsque la rétroaction est considérée. Nous avons vu dans la section précédente que la mortalité par prédation des hauts niveaux trophiques sur les copépodes est localement forte dans cette zone de nourricerie (Hutchings *et al.*, 1998), induisant un important contrôle top-down sur les dynamiques de copépodes. Il est intéressant de noter que la version initiale du modèle biogéochimique développé par Koné *et al.* (2005) surestimait la biomasse de copépodes en hiver sur la côte ouest. La considération d'un taux de mortalité variable spatialement (plus fort à l'ouest, figure 3.1) et temporellement (plus fort en hiver, figure 3.2) semble améliorer la représentation de la dynamique du mésozooplancton. Ainsi il semble que l'utilisation d'un terme de fermeture représenté plus finement (spatialement et/ou temporellement) dans les modèles biogéochimiques permettrait d'atténuer les effets du terme de fermeture sur les dynamiques planctoniques (reconnus comme importants, Edwards et Yool 2000) et éventuellement de simuler des distributions plus réalistes comme c'est le cas ici.

Bien que les effets top-down des hauts niveaux trophiques sur le plancton soient faibles en moyenne, ils peuvent être importants localement comme l'indiquent les dynamiques spatiale et temporelle présentées ici. Il est notamment apparu que considérer la rétroaction entre les modèles modère l'amplitude de variation des populations planctoniques. Sala (2006) avait montré qu'une forte abondance de prédateurs atténue la variabilité de leurs ressources alimentaires via une adaptation de leur

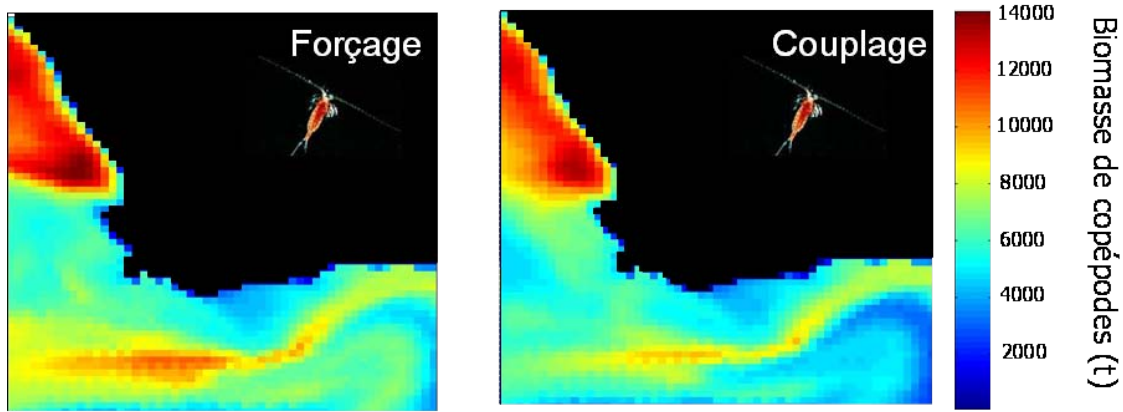


FIG. 3.5: Biomasse moyenne annuelle des copépodes simulée lors du mode forçage (à gauche) et du mode couplage (à droite). Ces valeurs correspondent aux biomasses intégrées sur les 100 premiers mètres.

régime alimentaire en fonction de l'abondance relative des proies. Les résultats obtenus ici montrant une diminution des variabilités spatiale et temporelle lorsqu'il y a rétroaction confortent cette théorie. En outre, il est reconnu que même de faibles variations des dynamiques planctoniques peuvent affecter fortement le recrutement des petits pélagiques, comme le souligne l'hypothèse de *match/mismatch* soutenue par Cushing (1990). Un prolongement à l'automne du pic de biomasse de copépodes pourrait profiter aux jeunes poissons éclos en fin de saison d'upwelling, et se répercuterait sur la dynamique de population des niveaux trophiques supérieurs. Cette dernière hypothèse est abordée dans la prochaine section, où les effets du couplage par rapport au forçage sont étudiés à grande échelle pour le reste du réseau trophique.

3.2.2 Effets indirects du couplage : propagation bottom-up favorisant différentes chaînes trophiques

Pour étudier la propagation des effets du couplage vers le haut du réseau trophique, les principaux prédateurs des copépodes et des diatomées ont été utilisés pour représenter le réseau trophique en mode forçage et en mode couplage (figure 3.6). Sur ces représentations simplifiées, les liens entre compartiments représentent les flux de biomasse entre une proie et son prédateur principal, mettant ainsi en relief d'un point de vue bottom-up les principaux chemins trophiques existants dans le système. Lorsque la mortalité des hauts niveaux trophiques sur le plancton n'est pas explicitée (mode forçage), les diatomées et copépodes alimentent préférentiellement la chaîne trophique menant au merlu d'eau peu profonde, *M. capensis*. Quand la rétroaction entre les modèles est représentée, les faibles variations des dynamiques planctoniques conduisent à de légères différences dans les flux principaux entre com-

partiments légèrement différents. La chaîne trophique dominante devient celle qui aboutit à l'autre espèce de merlu, *M. paradoxus*, via les juvéniles de *M. muelleri*. Ces relations trophiques sont similaires aux résultats obtenus par le modèle Ecopath sur le même écosystème (Shannon *et al.*, 2003) où les mésopélagiques impactent positivement *M. paradoxus* et négativement *M. capensis*.

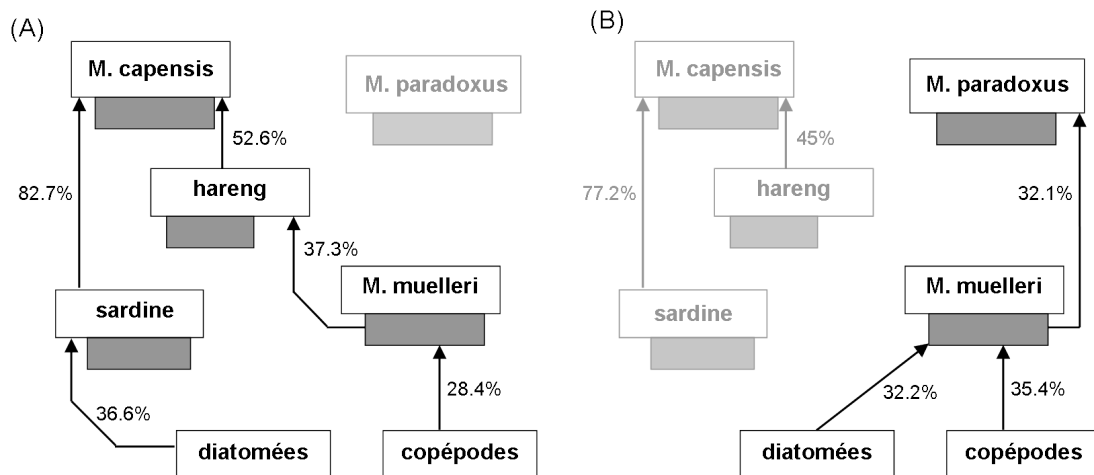


FIG. 3.6: Chaînes trophiques alternatives alimentées par les copépodes et diatomées entre les modes forçage (A) et couplage (B). Les flèches relient une proie à son prédateur principal uniquement, et la contribution de ce prédateur à la mortalité par prédation subie par la proie est indiquée en pourcentage. Les boîtes blanches regroupent les adultes d'une espèce, les boîtes grises forment les juvéniles.

Même simple, cette représentation d'une partie du réseau trophique illustre bien l'effet du changement de la dynamique planctonique induite par le couplage sur la structure du réseau trophique simulé. Bien que la prédation des hauts niveaux trophiques sur le plancton soit de faible amplitude, ses effets sont perçus au niveau des dynamiques planctoniques et jusqu'au niveau de la structure du réseau trophique, entraînant des changements dans la dominance relative des chaînes trophiques. Des alternances de chaînes trophiques ont été observées dans certains écosystèmes et sous certaines conditions de forçage (e.g., Parsons et Lalli 2002; Alheit et Niquen 2004; van der Lingen *et al.* 2006). De plus, l'existence de chaînes trophiques alternatives favorise la stabilité d'un écosystème (Rooney *et al.*, 2006). Il est donc crucial que différents chemins trophiques soient représentés dans les modèles écosystémiques, et la possibilité de simuler des changements de dominance de l'un par rapport à l'autre est primordiale pour représenter correctement les dynamiques écosystémiques (Cury *et al.*, 2008; Shin *et al.*, acc).

3.3 Représentation du réseau trophique dans ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE

Représenter le réseau trophique nous permet de comprendre de façon synthétique le fonctionnement trophique d'un écosystème, mais nous permet également d'identifier des changements dans sa structure tels que nous l'avons vu à la section précédente. De l'objectif recherché lors de la construction d'un tel schéma va dépendre le choix du mode de représentation du réseau trophique. En effet, bien que rarement discutés dans les études de réseaux trophiques, il existe plusieurs modes de représentation en fonction du choix des liens trophiques représentés, des compartiments identifiés, de l'angle de vue du réseau trophique et enfin de l'agencement même du graphique. Ces quatre aspects sont discutés dans cette section, afin d'exposer les bases de construction du réseau trophique dans cette étude.

3.3.1 Signification écologique des liens trophiques envisageables

Traditionnellement utilisé pour construire les réseaux trophiques, le régime alimentaire renseigne sur la proportion moyenne d'une espèce proie dans l'alimentation d'une espèce prédatrice. Directement issu des données de contenus stomacaux, il est calculé par la moyenne des proportions d'une proie dans chaque estomac non vide échantillonné. Ce régime alimentaire moyen peut être exprimé en pourcentage d'occurrence, en pourcentage numérique, en pourcentage de masse ou de volume, ou encore via l'indice d'importance relative (IRI) qui combine les trois.

La pression de prédation est légèrement différente et représente la quantité d'une proie mangée par une espèce prédatrice. Pour calculer cette entité, les données brutes peuvent être les mêmes que pour le régime alimentaire, i.e. des contenus stomacaux, mais les entités mesurées le sont en valeur absolue et non pas en proportion. Elles sont agrégées pour former un « super-estomac », ne considérant plus l'information et la variabilité individuelle comme c'est le cas pour le régime alimentaire. La pression de prédation représente alors la quantité d'une population mangée par une autre sur l'ensemble de la zone d'étude.

Dans le modèle couplé ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, ces deux informations sont disponibles, c'est-à-dire que les régimes alimentaires en masse sont calculés par moyenne des pourcentages de proies issus des contenus stomacaux, alors que la pression de prédation est calculée par le cumul des biomasses de proies pour l'ensemble des estomacs d'une espèce prédatrice. Ces deux informations peuvent donner des résultats différents (figure 3.7), notamment parce que la pondération est identique pour tous les individus dans le cas des régimes alimentaires, alors qu'elle dépend

de la biomasse totale mangée et donc de la taille des individus pour la pression de prédation. De plus, une espèce proie ayant une répartition spatiale restreinte pourra être sous-estimée via le calcul du régime alimentaire du fait de sa faible occurrence dans les contenus stomacaux, même si elle est importante en terme de pression de prédation.

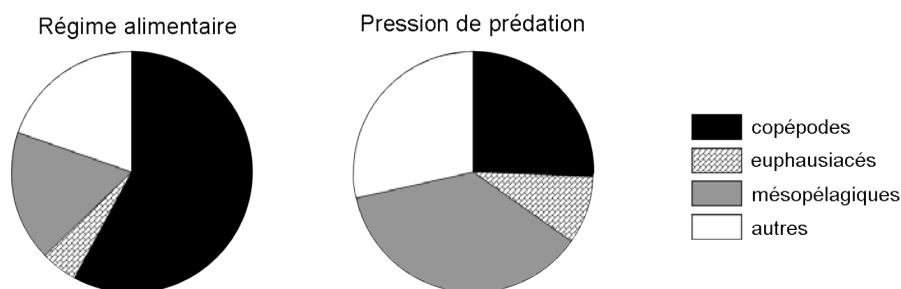


FIG. 3.7: Comparaison d'un régime alimentaire et de la pression de prédation pour le même prédateur : les merlus d'eau peu profonde (*M. capensis*) compris entre 10 et 20 cm. Résultats issus de la simulation de référence.

Les régimes alimentaires sont préférentiellement utilisés dans les études trophiques (e.g. Punt *et al.* 1992; James 1987), car ils contiennent une information individuelle utilisable pour des tests statistiques (type bootstrap). Les régimes alimentaires issus du modèle ont été utilisés lors de la validation de l'application du sud-Benguela (chapitre 2), car les données disponibles étaient construites de cette façon. Puisque la pression de prédation renseigne sur les interactions trophiques entre populations, elle semble plus indiquée pour étudier la structure du réseau trophique. Ce dernier vise en effet à représenter les liens de prédation entre espèces, pour mieux étudier les flux de biomasses au sein d'un écosystème. Par la suite, les pressions de prédation seront donc utilisées plutôt que les régimes alimentaires.

3.3.2 Identification des compartiments ou nœuds : vers des « tropho-species » ?

Dans la plupart des études, les compartiments des réseaux trophiques sont discrétisés d'un point de vue taxonomique, l'unité de base étant généralement l'espèce (e.g. Field *et al.* 1991; Lavigne 1996). Cependant, non seulement les relations trophiques varient dans le temps et dans l'espace, mais elles varient également ontogénétiquement. Il est notamment reconnu que les larves, les juvéniles et les adultes d'une même espèce peuvent se nourrir de proies tout à fait différentes. Ainsi, il apparaît sur la figure 3.8 que dans le modèle les larves de chinchard se nourrissent de phytoplancton et de zooplancton, alors que les juvéniles sont entièrement zooplanctonophages et que les adultes se nourrissent majoritairement de petits pélagiques (anchois, sardine,

hareng). Face à cette hétérogénéité de composition en proies, l'agrégation de tous les stades ontogénétiques en un seul compartiment du réseau trophique peut induire des biais dans l'établissement des relations trophiques. Certaines études utilisent d'ailleurs plusieurs compartiments pour une seule espèce afin de séparer les larves des juvéniles et des adultes, au moins pour les espèces cibles de l'étude (Hardy, 1924; Bundy, 2005).

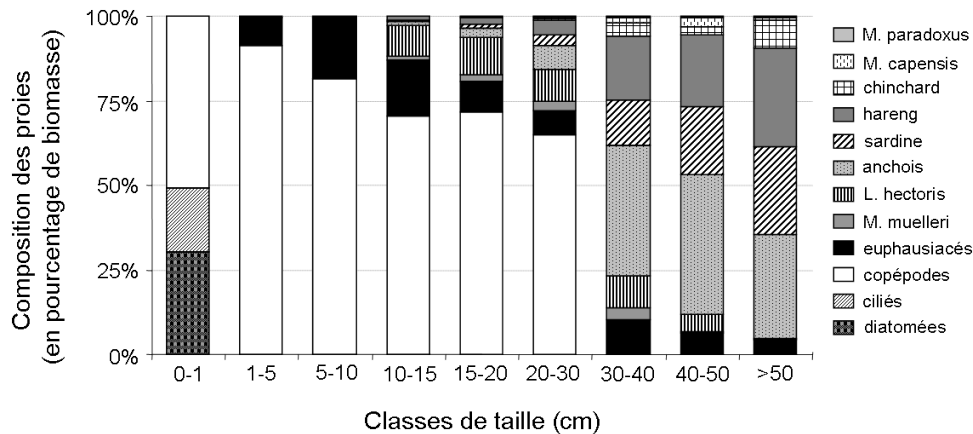


FIG. 3.8: Evolution de la composition taxonomique des proies du chinchard au cours de sa croissance (simulation de référence). Les classes de taille sont exprimées en cm et les proportions sont calculées à partir de résultats de pression de prédation.

Pour contrer ce problème, la notion « d'espèce trophique » (ou *tropho-species* en anglais) a été définie au cours des années 1980 comme étant un groupe d'individus ayant les mêmes prédateurs et les mêmes proies (Cohen et Briand, 1984; Link *et al.*, 2005). Ce concept n'a cependant pas connu une forte utilisation en écologie marine, et les études de réseaux trophiques continuent à représenter des compartiments basés sur une discrétisation taxonomique. Il faut remarquer qu'il est difficile de discrétiser des groupes trophiques *a priori* différemment que d'un point de vue taxonomique, sans connaître finement les relations trophiques reliant les individus d'un système. Le modèle couplé ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE est structuré en taille et peut donc à ce titre être utilisé pour essayer de constituer des groupes trophiques plus homogènes que ceux créés par simple regroupement taxonomique.

Pour ce faire, les sorties alimentaires de pression de prédation ont été discrétisées par classes de taille pour chaque espèce. Le découpage en classes de taille est réalisé *a priori* et de la façon suivante. Pour les euphausiacés, quatre classes de taille sont créées : 0-0.2 cm, 0.2-0.6 cm, 0.6-1cm et >1cm. Pour les poissons, les classes de taille (exprimé en cm) sont les suivantes : 0-1, 1-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-30, 30-40, 40-50 et >50. Ce découpage non linéaire a été sélectionné afin de mieux capturer les changements de régimes alimentaires qui surviennent rapidement en début de cycle de vie, lorsque les modifications physiologiques, morphologiques et écologiques sont les plus importantes.

A partir de ces résultats de pression de prédation à fine échelle, un regroupement hiérarchique ascendant a été réalisé en utilisant le calcul de similarité de Bray-Curtis (largement employée pour étudier les similitudes de régimes alimentaires, e.g., Marshall et Elliott 1997) et un regroupement basé sur des liens complets. Le dendrogramme (figure 3.9) qui en résulte permet d'identifier quels sont les prédateurs ayant un régime alimentaire proche et d'en faire des groupes homogènes. En fixant le seuil de similarité à 0.5, 12 groupes trophiques sont identifiés, de taille et de composition très variables.

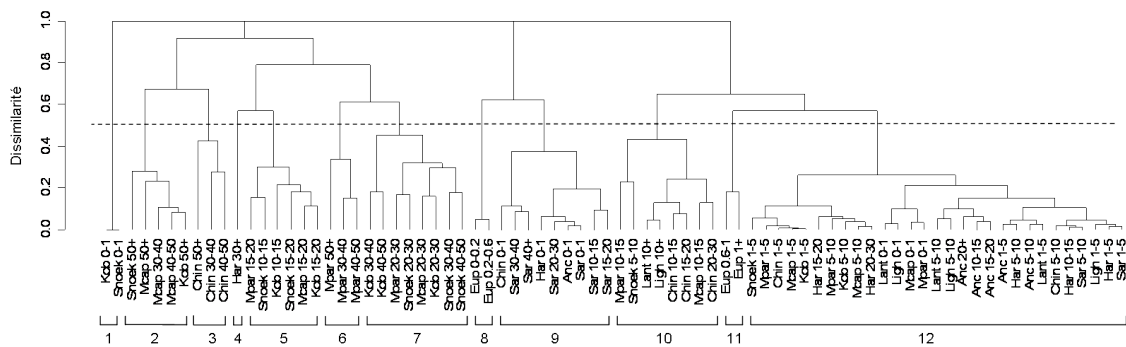


FIG. 3.9: Dendrogramme présentant les regroupements possibles entre classes de prédateur (taille x espèce). Le regroupement hiérarchique a été réalisé par des liens complets depuis une matrice de similarités de Bray-Curtis entre les classes de prédateur.

Le premier groupe n'est constitué que des larves (classe de taille 0-1 cm) de snoek et silver kob. Le second groupe comprend la classe supérieure (>50cm) des snoek et silver kob ainsi que les plus grands merlus d'eau peu profonde. Le cinquième et septième groupe ont une composition semblable, comprenant les snoek, silver kob et merlus de taille moyenne (groupe 5) et de plus grande taille (groupe 7). Plusieurs groupes ont une composition mono-spécifique. C'est le cas du troisième groupe qui n'est composé que de chinchard, allant de 30 cm jusqu'au plus grands individus, et du sixième groupe qui est constitué par des individus de *M. paradoxus* ayant une taille supérieure à 30 cm. Le groupe 4 est quant à lui très restreint puisqu'il n'est formé que par une classe de taille d'une espèce : les hareng de plus de 30 cm. Enfin, le huitième groupe regroupe les euphausiacés les plus grands. Les trois derniers groupes sont plus hétérogènes d'un point de vue taxonomique. Le groupe 9 est composé des larves de petits pélagiques et des sardines adultes, probablement de par leur caractère phytoplanctonophage. Le dixième groupe est constitué d'individus de nombreuses espèces, ayant une classe de taille moyenne, alors que le douzième groupe, lui aussi comprenant plusieurs espèces, est formé des individus les plus petits.

Dans ce modèle où la prédation est structurée en taille, des regroupements différents de classes de taille similaires peut indiquer des différences de disponibilité

induites par les dynamiques spatio-temporelles de chaque espèce. Une telle analyse permet aussi d'identifier des redondances fonctionnelles, comme cela semble être le cas pour le snoek et le silver kob, dont les classes de taille identiques sont presque toujours regroupées ensemble. De même les deux espèces de mésopélagiques (*L. hectoris* et *M. muelleri*) semblent avoir une position de prédateur identique. Notons également l'identification de petits groupes mono-spécifiques (euphausiacés, chinchard, *M. paradoxus* et grands harengs), qui au contraire semble avoir un régime alimentaire unique, et à ce titre sont susceptibles d'avoir un rôle clé dans le fonctionnement du réseau trophique.

Cette analyse par classification hiérarchique ascendante a été réalisée sur les classes de taille de chaque espèce d'un point de vue prédateur (i.e. regroupement des classes se nourrissant sur des proies similaires). Nous pouvons toutefois réaliser le même type d'analyse avec les classes de taille considérées comme proies, induisant ainsi des regroupements d'individus ayant les mêmes prédateurs (figure 3.10). Les groupes obtenus sont assez différents de ceux présentés précédemment. Nous pouvons noter que les proies planctoniques sont regroupées (groupes 1 et 4), de même que les petits euphausiacés (groupe 3). Bien que certains groupements présentés précédemment soient également observés ici (e.g., snoek et silver kob, par exemple dans le groupe 14), les groupes de proies formés à partir de ce dendrogramme sont plus hétérogènes taxonomiquement et semblent davantage basés sur une ressemblance en taille des organismes.

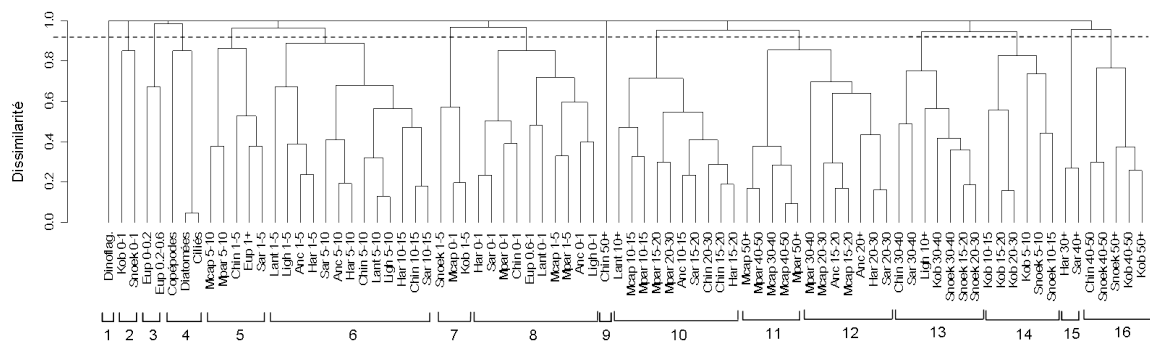


FIG. 3.10: Dendrogramme présentant les regroupements possibles entre classes de proie (taille \times espèce). Le regroupement hiérarchique a été réalisé par des liens complets depuis une matrice de similarités de Bray-Curtis entre les classes de proies. Le seuil utilisé pour déterminer les groupes a été choisi de façon à obtenir un nombre de groupes similaire au dendrogramme réalisé sur les prédateur (fig 3.9).

Les groupes obtenus par ressemblance en tant que prédateurs et en tant que proies sont trop différents pour permettre la détermination d'espèces trophiques (*tropho-species*) telles que définies précédemment à partir de ces analyses simples. Il serait nécessaire de mettre en place une combinaison de ces deux analyses pour déterminer simultanément quels sont les groupes d'organismes ayant les mêmes proies

et les mêmes prédateurs. Nous pourrions également utiliser davantage de critères définis *a priori* pour la constitution des régimes alimentaires, tels que par exemple la localisation géographique ou la saisonnalité, ce qui aboutirait par exemple à la considération de *L. hectoris* de 5 à 10 cm, en été dans la baie de St Hélène. De telles études mériteraient d'être réalisées, mais nécessitent le développement de méthodes adéquates pour regrouper en une seule fois les individus ayant les mêmes prédateurs et les mêmes proies.

Devant la difficulté de la détermination de *tropho-species* et afin de permettre une meilleure comparaison avec les études existantes, les schémas de réseau trophique qui suivent sont basés sur une discrétisation taxonomique. Notons cependant que cette représentation s'appuie sur le fait qu'une grande part de la nourriture mangée par une espèce est ingérée par les adultes puisqu'ils constituent la plus grande biomasse et donc requièrent la plus grande biomasse de proies. Les relations trophiques issues de chaque compartiment seront donc représentatives des relations trophiques des plus grands individus. La majorité des études utilisent d'ailleurs des régimes alimentaires d'individus adultes pour déterminer les liens trophiques entre compartiments. La discrétisation taxonomique des compartiments est alors valable lorsque l'on étudie les flux trophiques en terme de masse, mais peut être trompeuse si les liens trophiques sont basés sur des régimes alimentaires issus d'occurrences de proies par exemple.

3.3.3 Vision top-down, bottom-up et réseau trophique synthétique

La représentation traditionnelle du réseau trophique est basée sur des relations de « qui-mange-qui », c'est-à-dire du prédateur vers ses proies (voir par exemple de l'étude de Field *et al.* 1991, figure 2.3). Comme cela a été mentionné auparavant, cette représentation découle directement des données de régimes alimentaires disponibles, les contenus stomacaux. Il est en effet relativement facile de déterminer l'ensemble des proies d'un prédateur, alors qu'il est bien plus dur de déterminer l'ensemble des prédateurs d'une proie (qui nécessiterait un échantillonnage de l'alimentation de tous les prédateurs).

Opposée à cette vision top-down traditionnelle, nous avons vu que la vision bottom-up (i.e. liens trophiques d'une proie vers ses prédateurs) est informative en terme de chaîne trophique (voir section 3.2.2). Elle permet d'identifier les chemins trophiques préférentiels et donc de connaître les voies de transfert de biomasse de la production primaire jusqu'aux échelons trophiques supérieurs.

En fonction de l'orientation des liens trophiques reliant les compartiments, la

représentation semi-quantitative du réseau trophique peut conduire à deux interprétations différentes du fonctionnement trophique de l'écosystème du sud-Benguela (figure 3.11). Dans la représentation top-down, le silver kob et le snoek apparaissent comme deux prédateurs importants présentant un fort opportunisme et se nourrissant sur de nombreuses proies. A l'inverse, la vision bottom-up nous montre que ces deux espèces ne participent pas tant que ça à la mortalité par prédation des proies du système, et que les deux espèces de merlu sont plus importantes en terme de prédateurs apicaux. Des constats semblables peuvent être fait au niveau des proies : les euphausiacés semblent moins importants que les copépodes dans la vision top-down, mais ces deux proies apparaissent être équivalentes dans la vision bottom-up. Enfin, une importante différence entre la vision bottom-up et la vision top-down est que la première met en avant le cannibalisme existant dans le modèle (représenté pour quasiment l'ensemble des espèces). Cette comparaison illustre le fait que le cannibalisme ne représente pas une grande source de nourriture pour l'espèce en tant que prédateur, mais qu'il représente une forte source de mortalité pour les petits individus de l'espèce. Cette différence de point de vue souligne l'importance déjà reconnue du cannibalisme dans le processus du recrutement des poissons (Wespestad *et al.*, 2000), même si ce phénomène ne s'observe pas toujours à partir de l'alimentation des adultes.

Face à ces différences, parfois marquées, et pour véritablement appréhender le fonctionnement trophique de l'écosystème du Benguela, il est indispensable de coupler ces deux visions. Pour ce faire, il faut quantifier les flux trophiques reliant les différents compartiments. Plus informative que les simples présence ou absence de liens trophiques, l'étude de l'intensité des flux permet de véritablement identifier les chemins trophiques préférentiels, mais également les proies importantes pour les prédateurs. La figure 3.12 illustre par exemple le fait que le snoek et le silver kob ne constituent finalement pas des prédateurs très importants, principalement du fait de leur faible biomasse. Les deux espèces de merlu ayant une biomasse plus importante concentrent les flux de biomasse issus des petits pélagiques.

Sur la figure 3.12 les copépodes et les euphausiacés montrent des différences en terme de flux vers les échelons trophiques supérieurs. Bien que ces deux groupes de zooplancton aient le même nombre de liens les reliant à des prédateurs, l'intensité de ces liens est bien plus forte dans le cas des copépodes que pour les euphausiacés. Ceci peut être dû à la fois à la plus forte biomasse de copépodes que d'euphausiacés (environ le double) mais également à la différence de représentation de ces organismes. En effet, les euphausiacés sont modélisés par OSMOSE, ce qui induit la représentation de leur cycle de vie, de la variabilité individuelle et d'une forte mortalité par prédation explicite. Les copépodes sont quant à eux modélisés par le modèle biogéochimique, c'est-à-dire sans considération de dynamique ontogénique, avec une biomasse moyenne représentant la population et subissant une mortalité par prédation limitée par le faible coefficient d'accessibilité qui a été calibré. Para-

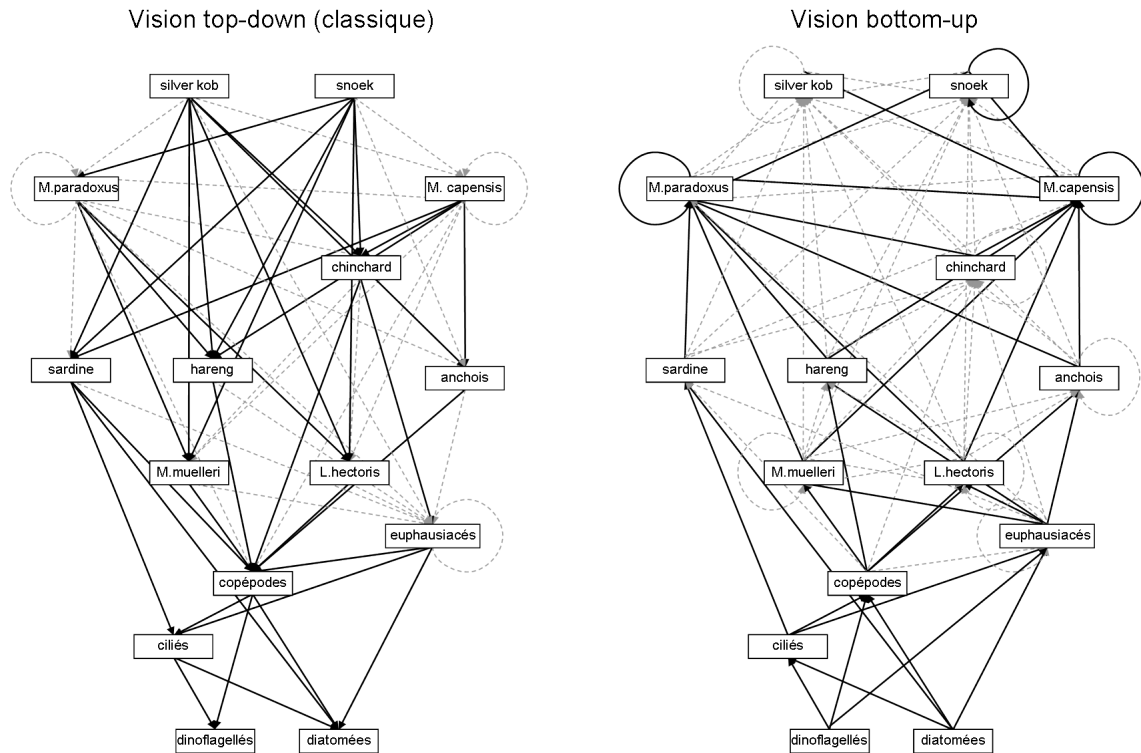


FIG. 3.11: Représentations semi-quantitatives du réseau trophique du sud-Benguela simulé en fonction de l'orientation des liens trophiques choisie. Dans la vision top-down les flèches relient un prédateur à l'ensemble de ses proies. Dans la vision bottom-up, les flèches relient une proie à l'ensemble de ses prédateurs. Dans les deux cas, les flèches pleines représentent un lien supérieur à 10% de la somme des liens émanant du compartiment, alors que les flèches en pointillés représentent des liens compris entre 1 et 10% de l'ensemble des liens trophiques. Les liens trophiques inférieurs à 1% ne sont pas représentés.

doxalement, ce sont les copépodes qui constituent la proie la plus importante pour le reste du réseau trophique. Notons enfin que ces groupes de zooplancton présentent des relations similaires avec les autres compartiments, ce qui les place en situation de redondance fonctionnelle, malgré leur différence de classe de taille (mésos- versus macro-zooplancton).

Agencement du graphique représentant un réseau trophique

Pimm (2002) définit un réseau trophique comme étant un schéma représentant les espèces interagissant au sein d'une communauté. Bien que généralement structuré verticalement suivant le niveau trophique des compartiments, il n'existe pas de règles définies quant à l'organisation du graphique lui-même. En effet, les seules contraintes régissant la construction de tels graphes sont de représenter les compartiments trophiques et les liens les unissant. Néanmoins, en fonction du choix de l'agencement des compartiments, le graphe résultant peut souligner certaines caractéristiques du

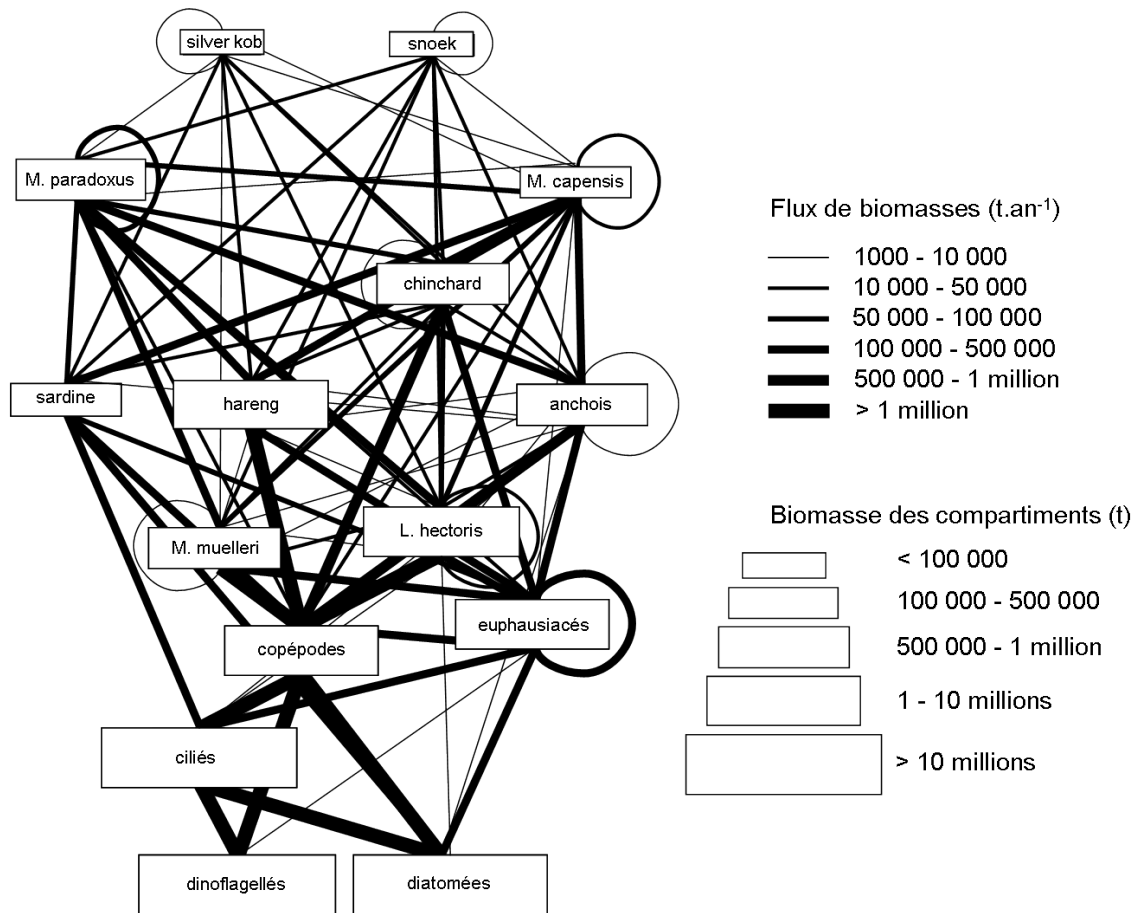


FIG. 3.12: Schéma du réseau trophique du sud-Benguela issu de la représentation semi-quantitative des flux de biomasse entre les différents compartiments représentant des espèces pour les hauts niveaux trophiques et des groupes fonctionnels pour le plancton.

réseau trophique plutôt que d'autres.

La représentation du réseau trophique utilisée précédemment (figure 3.12) résulte de choix *ad hoc* destinés à optimiser la lisibilité des relations trophiques entre compartiments. Ce graphe est structuré verticalement selon le rôle trophique des organismes : producteurs primaires en bas du graphe, surmontés des consommateurs primaires et secondaires et terminés par les consommateurs apicaux (en haut du graphe). Au sein de chaque grand groupe trophique, la disposition des compartiments a été réalisée de façon à visualiser au mieux les liens trophiques les reliant.

La figure 3.13 représente le même réseau trophique que la figure 3.12, mais avec une disposition verticale dépendante du niveau trophique moyen de chaque compartiment. Aucune règle ne régit la disposition horizontale, qui représente la diversité trophique (Duffy *et al.*, 2007). Ce type de représentation est classiquement employé par les études de modélisation utilisant le logiciel Ecopath (e.g. Field *et al.* 2006). Elle permet de visualiser rapidement la position trophique de chaque compartiment,

ainsi que les redondances trophiques éventuelles. Ce graphique souligne par exemple l'importance des copépodes, qui sont un échelon indispensable dans le transfert d'énergie du plancton vers les plus hauts niveaux trophiques. Il met également en avant la singularité des sardines qui se démarquent des autres petits pélagiques par leur plus faible niveau trophique, et à l'inverse il illustre la redondance trophique des anchois, harengs, *L. hectoris* et *M. muelleri*. Ce type de représentation ne permet cependant pas une bonne représentation des liens entre espèces situées à un niveau trophique proche. En effet, les compartiments utilisés ici représentent l'ensemble des individus d'une espèce (les larves et juvéniles jusqu'aux adultes), ce qui permet l'existence de liens entre espèces du même niveau trophique. Ces liens sont peu visibles sur la figure 3.13 du fait de la proximité trophique de nombreuses espèces.

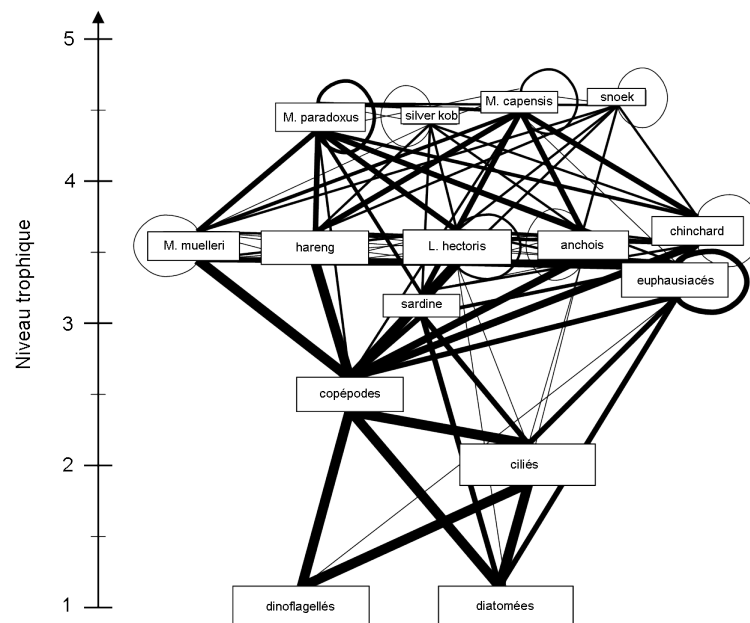


FIG. 3.13: Schéma du réseau trophique du sud-Benguela, basé sur une organisation des compartiments en fonction de leur niveau trophique moyen (échelle verticale). La disposition horizontale des boîtes n'a pas de signification. La taille des boîtes et des liens est proportionnelle à la biomasse des compartiments et l'importance des flux de biomasse les reliant.

Ce même réseau trophique peut également être dessiné en utilisant la représentation proposée par C. Mullon (IRD, pers. com.), où les compartiments sont disposés en arc de cercle et ordonnés en fonction de leur niveau trophique moyen (figure 3.14). A l'inverse de la représentation précédente, la principale caractéristique du système mise en avant n'est plus la structure du réseau trophique mais davantage sa connectivité. La disposition en arc de cercle des compartiments permet en effet de très bien visualiser les différents liens trophiques du système. Il est alors possible de discuter de la complexité du réseau trophique, généralement calculé par la proportion de liens présents rapportés aux liens possibles entre les compartiments (Link, 2002), et visualisable rapidement sur ce type de graphe. Dans cet exemple, l'identité de chaque nœud est peu importante, mais peu toutefois être considérée pour statuer

sur l'omnivorie de certaines espèces par exemple.

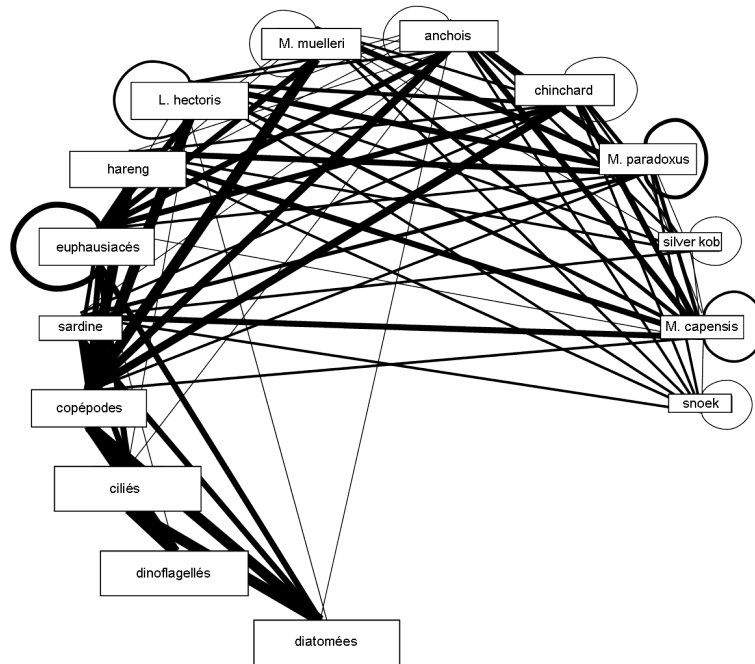


FIG. 3.14: Schéma du réseau trophique du sud-Benguela basé sur une représentation proposée par Mullon (com. pers.) Les boîtes sont organisées en cercle suivant leur niveau trophique moyen depuis les diatomées jusqu'au snoek. La taille des boîtes et des liens est proportionnelle à la biomasse des compartiments et l'importance des flux de biomasse les reliant.

La majeure partie des études traitant des réseaux trophiques se concentre sur des questions de connectivité, complexité et stabilité (e.g. Pimm 2002; Link *et al.* 2005). Pour traiter ce type de questionnement, seuls le nombre de compartiments et la connaissance des liens existants entre eux est nécessaire, le graphe du réseau trophique n'étant que rarement présenté dans ces études. Cette caractéristique explique le peu de conventions régissant la représentation du réseau trophique. Pourtant, de tels schémas peuvent être d'une grande aide pour la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques. Dans cette étude, nous nous intéressons à ce fonctionnement, induit par la structuration des espèces les unes par rapport aux autres. Nous utiliserons donc préférentiellement une représentation du réseau trophique structuré verticalement par le niveau trophique moyen de chaque compartiment.

3.4 Conclusion

L'analyse de la simulation de référence a permis de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème simulé. L'importance du terme de rétroaction lors du couplage a été démontrée à plusieurs niveaux. Ce terme affecte en effet non seulement les dynamiques planctoniques dans le temps et l'espace, mais également les

dynamiques de tous les organismes de l'écosystème, allant jusqu'à modifier les dominances de chaînes trophiques alternatives. Utiliser un couplage à double sens permet la co-existence du contrôle top-down des hauts niveaux trophiques sur le plancton et du contrôle bottom-up de la part du plancton sur le reste du réseau trophique. Il est désormais reconnu que ces deux types de contrôles coexistent dans les écosystèmes marins, et que leur dominance relative varie spatio-temporellement (Frank *et al.*, 2006). C'est d'ailleurs le cas dans cette étude puisque nous avons montré une alternance saisonnière du contrôle top-down et bottom-up entre le plancton et les organismes à hauts niveaux trophiques.

La représentation possible des deux types de contrôle trophique, l'émergence de différentes chaînes trophiques, et enfin la souplesse et l'adaptation de la structure du réseau trophique à l'environnement sont des atouts du modèle couplé qui le rendent adéquat pour l'étude des effets combinés de la pêche et de l'environnement abiotique. Tout d'abord, les effets de chacun des facteurs pourront se propager à différents niveaux trophiques de l'écosystème. De plus, il sera possible d'observer des changements de structure du réseau trophique, émergant de modifications locales des relations de prédation. Enfin, la capacité de ce modèle à simuler des *regime shifts* (par exemple par changement d'une chaîne trophique à une autre) est un atout non négligeable pour étudier les effets non linéaires du changement climatique et de la pêche sur les écosystèmes marins.

Chapitre 4

Effets de la pêche et du climat sur le réseau trophique du sud-Benguela

Ce chapitre est consacré à l'étude des effets de différents forçages sur le fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela. Pour cela, différents scénarios sont simulés par le modèle couplé et comparés à la simulation de référence décrite dans le chapitre précédent. Les modèles écosystémiques sont en effet de véritables laboratoires virtuels permettant de tester différentes configurations de forçages anthropiques et climatiques. La première partie de ce chapitre ne s'intéresse qu'aux effets d'un changement de pression de pêche sur le reste de l'écosystème. Les résultats obtenus sont comparés aux résultats issus d'un autre modèle écosystémique - Ecopath with Ecosim - soumis au même scénario. Cette partie permet d'explorer les modifications de l'écosystème sous différents forçages anthropiques. La seconde partie du chapitre porte sur l'étude des effets combinés de la pêche et du climat sur le réseau trophique. Après une description brève des effets de chacun de ces forçages, l'accent est porté sur la combinaison des effets et leur éventuelle synergie est étudiée.

4.1 Etude comparative des effets de la pêche ciblant deux groupes fonctionnels différents

Cette section compare les perturbations de l'écosystème soumis à différentes pressions de pêche simulées par ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE d'une part et par un autre modèle d'écosystème d'autre part, Ecopath with Ecosim (Walters *et al.*, 1997). Cette étude réalisée en collaboration avec des chercheurs sud-africains a fait l'objet d'un article récemment accepté (annexe E). Les principaux résultats obtenus et les conclusions qui en découlent sont synthétisés ici.

Alors que le modèle couplé développé dans cette thèse est basé sur une prédation opportuniste et représente le cycle de vie des espèces dans un espace en deux dimensions, le modèle Ecopath with Ecosim (Christensen et Pauly 1992; Walters *et al.* 1997, voir aussi section 1.1.3) simule des relations trophiques entre compartiments en fonction d'une matrice de régimes alimentaires fournie en entrée du modèle, sans considération de la dimension spatiale. Ces compartiments représentent des espèces ou groupes d'espèces fonctionnellement proches, sans simuler de cycle de vie complet (deux compartiments peuvent toutefois être spécifiés pour une espèce afin de séparer les juvéniles des adultes, e.g. Shannon *et al.* 2003). Basés sur des hypothèses de fonctionnement différentes, ces modèles sont dédiés à l'étude des effets de changement de pression de pêche à l'échelle de l'écosystème. La comparaison de deux modèles simulant un même scénario permet de répondre à deux types d'objectifs :

- nous informer sur le comportement des modèles en fonction de leurs hypothèses sous-jacentes, et éventuellement valider chaque modèle s'il produit des résultats cohérents avec l'autre modèle (*cross-validation*)
- nous permettre de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela soumis à différents scénarios de pêche.

Afin d'obtenir une vision assez complète du fonctionnement trophique du sud-Benguela, deux scénarios de pêche ont été testés : le premier cible les petits pélagiques (anchois, sardine et hareng) situés au niveau intermédiaire du réseau trophique (niveau trophique moyen de 3.5) et le second cible les merlus (les deux espèces *M. capensis* et *M. paradoxus*) c'est-à-dire les prédateurs les plus importants du système situés en haut du réseau trophique (TL moyen de 4.5). Chaque scénario consiste à doubler la mortalité par pêche sur le groupe ciblé (petits pélagiques ou merlus) et de comparer l'état de l'écosystème avant l'augmentation de la pêche et après 10 ans de doublement de la mortalité par pêche, via un panel d'indicateurs trophiques.

4.1.1 Comparaison des modèles via des indicateurs trophiques agrégés

Dans ce type d'étude, les résultats obtenus par les deux modèles et pour les deux scénarios peuvent tout d'abord servir à appréhender la sensibilité des indicateurs trophiques étudiés (figure 4.1). Ainsi le niveau trophique moyen ne montre que peu de variations quels que soient le modèle et le scénario étudiés. Cet indicateur synthétise à la fois les variations de niveau trophique moyen des espèces et les changements d'abondance relative des espèces (Cury *et al.*, 2005; Pauly *et al.*, 1998). Ici le niveau trophique moyen de la communauté ne varie quasiment pas, les effets directs de

la surexploitation étant dilués par les nombreuses interactions reliant les espèces ciblées au reste du réseau trophique. Les deux autres indicateurs présentés en figure 4.1 sont plus sensibles et donc plus informatifs sur les changements opérant au sein de l'écosystème. Il est intéressant de noter que la réaction de ces indicateurs à l'augmentation de la pêche est similaire entre les modèles dans le cas du scénario merlus mais opposée pour le scénario petits pélagiques.

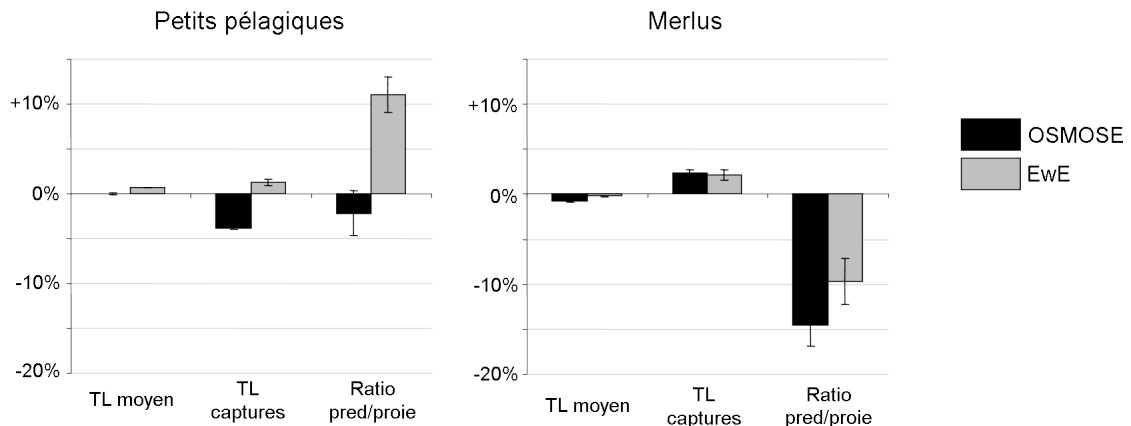


FIG. 4.1: Changements des valeurs d'indicateurs écosystémiques pour les deux modèles lors du scénario petits pélagiques (à gauche) et du scénario merlus (à droite). Ces variations sont calculées par le rapport entre la valeur de l'indicateur après 10 ans de pression de pêche et la valeur du même indicateur avant le doublement de la mortalité par pêche. Les barres d'erreurs correspondent au coefficient de variation temporelle calculé sur cinq années.

Intéressons-nous tout d'abord au scénario merlus, et essayons de comprendre le comportement des indicateurs trophiques, similaire pour les modèles ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE et EwE. Le ratio prédateur/proie correspond au rapport entre la biomasse de prédateurs (composés des merlus, silver kob, snoek et chinchards adultes) et la biomasse de proies (mésopélagiques, anchois, sardine, hareng, chinchards juvéniles) du système. La diminution de cet indicateur reflète la réduction de la biomasse des merlus, espèces ciblées par la pêche qui constituent les principaux prédateurs dans le sud-Benguela (Chapitre 3, section 3.3). La diminution de ce ratio est amplifiée par l'augmentation de la biomasse d'espèces proies, résultant d'un relâchement de la pression de prédation qu'elles subissaient de la part des deux espèces de merlu. Le niveau trophique moyen des captures reflète la composition trophique des captures, qui correspond à la composition trophique de la communauté soumise au filtre de sélectivité de la pêche. Les simulations réalisées ici montrent qu'une augmentation de la mortalité par pêche sur les prédateurs se traduit par une augmentation du niveau trophique des captures. Ceci s'explique par la plus forte proportion de merlus dans les captures (espèces à haut niveau trophique) due à l'augmentation de l'effort de pêche sur ces espèces. Utilisant des données de capture comme proxy de l'écosystème, Pauly *et al.* (1998) expliquent que la surpêche des prédateurs entraîne une baisse du niveau trophique moyen (*fishing down marine food webs*). Ici, la pression anthropique n'est pas assez forte pour mener à l'effondrement

du stock de prédateurs, ce qui entraînerait une brusque baisse du niveau trophique moyen. Notons toutefois que malgré sa faible variation le niveau trophique moyen décroît dans la communauté, en accord avec le postulat énoncé par Pauly *et al.* (1998).

Pour le scénario petits pélagiques, le comportement des indicateurs diffèrent entre les modèles. La diminution du niveau trophique moyen des captures simulé par ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE s'explique par la plus forte capture des petits pélagiques, espèces soumises à une mortalité par pêche doublée et ayant un faible niveau trophique (environ 3.5). L'augmentation de cet indicateur simulé avec EwE est due à la fois à une augmentation du niveau trophique de la sardine (qui se nourrit davantage de zooplancton et moins de phytoplancton) et à l'effet indirect de la surexploitation des petits pélagiques qui entraîne une augmentation en biomasse du chinchard, espèce ayant un plus haut niveau trophique. En augmentant la pression de pêche sur les petits pélagiques, leur biomasse devrait diminuer, et le rapport prédateur/proie devrait augmenter, comme c'est le cas pour le modèle EwE. Dans le modèle couplé, le déclin des petits pélagiques s'accompagne d'une augmentation en biomasse de leurs compétiteurs (n'entraînant qu'une faible diminution de la biomasse totale de proies) et d'une diminution de la biomasse des prédateurs. C'est ce dernier signal qui se reflète au niveau de l'indicateur rapport prédateur/proie.

Cette première analyse nous montre que les indicateurs ne varient pas toujours tel que la théorie le prédit, et qu'ils peuvent montrer des différences de variations en fonction du modèle utilisé pour tester un scénario de pêche. L'explication du comportement de ces indicateurs a mis en relief l'importance des effets indirects de la pêche dans la réponse globalement observée. La divergence du comportement des indicateurs par rapport à ce que l'on peut prédire provient de ces effets indirects qui peuvent masquer les effets directs (e.g., rapport prédateur/proie du modèle couplé lors du scénario petits pélagiques), mais qui peuvent aussi amplifier les effets directs (e.g., rapport prédateur/proie lors du scénario merlus).

4.1.2 Fonctionnement trophique du sud-Benguela sous deux forçages anthropiques

Le fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela a été étudié pour les deux modèles par l'étude de la pyramide trophique. Cette pyramide représente la biomasse totale des organismes situés à chaque niveau trophique discret. Cette discrétisation en niveaux trophiques entiers provient des premières études trophiques où les producteurs primaires étaient mangés par les herbivores, eux-mêmes consommés par les carnivores et où n'étaient pas considérés les niveaux trophiques fractionnels tels que l'ont proposé Odum et Heald (1975). La variation de la biomasse par niveau

trophique est très similaire entre ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE et EwE pour les deux scénarios, indiquant ainsi que les deux modèles réagissent globalement de la même façon aux forçages anthropiques testés (annexe E). Les résultats obtenus seront donc présentés de façon unique pour les deux modèles afin de se concentrer sur leur interprétation écologique.

La pyramide trophique permet de synthétiser les variations de biomasse par grande catégorie trophique (producteurs primaires, herbivores, carnivores primaires, carnivores secondaires, carnivores tertiaires). Représentant de façon agrégée l'ensemble des organismes du système, elle pourrait être assimilée à une chaîne trophique simple. En utilisant cette approximation, il est possible de relier l'évolution de la pyramide trophique sous les deux scénarios de pêche aux hypothèses de contrôle trophique (Cury *et al.*, 2003). Ainsi, la théorie du contrôle wasp-waist prédit que lorsque les petits pélagiques sont ciblés par la pêche (et donc que leur biomasse diminue), la biomasse de leurs prédateurs diminue également et la biomasse de leurs proies à l'inverse augmente. Pour le scénario merlu, la propagation top-down entraînerait une augmentation de la biomasse de leurs proies (TL III) suivie d'une réduction de biomasse des proies de ces dernières (TL II).

Effets d'un prélèvement sur les échelons trophiques intermédiaires

Le scénario petits pélagiques produit des résultats sensiblement différents de ce qui est prédit par la théorie des contrôles trophiques. Lorsque les petits pélagiques subissent une pression de pêche doublée, la variation de la biomasse par niveau trophique montre une alternance : elle diminue au niveau trophique II, augmente au niveau trophique III et diminue au niveau trophique IV, seul pattern cohérent avec la théorie (figure 4.2). Il faut tout d'abord noter que la biomasse des petits pélagiques n'est pas exclusivement située au niveau trophique III, mais qu'une partie (les sardines) compose également le niveau trophique II, expliquant ainsi la diminution observée à ce niveau. L'augmentation surprenante de la biomasse du niveau trophique III malgré la surexploitation des petits pélagiques est due à l'augmentation de la biomasse de leurs compétiteurs, notamment des mésopélagiques qui sont importants dans le système en terme de biomasse. Finalement, au niveau des prédateurs plusieurs variations sont observées en fonction des relations trophiques qui les relient avec les différentes proies. Ainsi, leur biomasse diminue s'ils dépendent des petits pélagiques, elle augmente s'ils dépendent de leurs compétiteurs, ou elle ne varie pas significativement s'ils se nourrissent équitablement sur les deux types de proie. Le signal observé pour l'ensemble du niveau trophique IV traduit le fait que le groupe de prédateurs le plus abondant dans le système correspond à celui se nourrissant principalement sur les petits pélagiques.

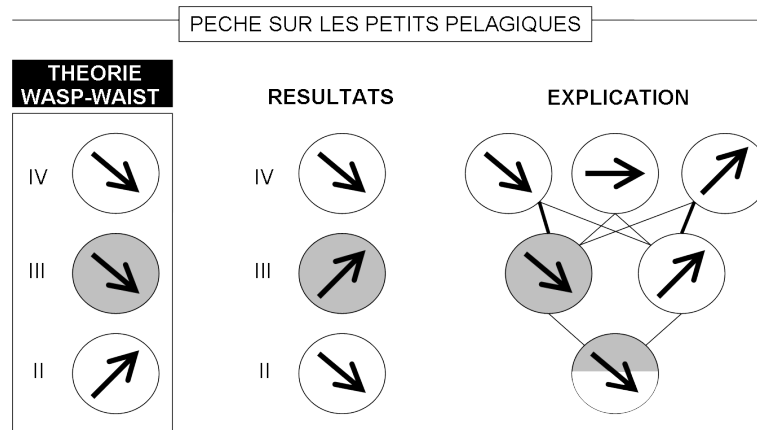


FIG. 4.2: Théorie des contrôles trophiques (à gauche) et variations des biomasses par niveau trophique simulées lors du scénario petits pélagiques (au centre). Le schéma simplifié du réseau trophique (à droite) fournit une explication des patterns obtenus par la séparation de différents compétiteurs présents au sein d'un niveau trophique discret. La coloration grise représente l'effet direct de la pêche, les flèches représentent le sens de variation de la biomasse de chaque compartiment au cours du scénario.

Effets d'un prélèvement sur les échelons trophiques supérieurs

Les variations de la biomasse par niveau trophique pour le scénario des merlus ressemblent davantage aux patterns prédits par la théorie, i.e. résultants d'un contrôle top-down (figure 4.3). En effet, la biomasse du niveau trophique IV décroît, reflétant la diminution de la biomasse de merlus soumis à une forte pression de pêche. Bien que sujette à augmentation, la biomasse des compétiteurs des merlus n'est pas assez élevée pour modifier la variation générale du niveau IV. Par le relâchement de la pression de prédation, les petits pélagiques et leurs compétiteurs voient leur biomasse augmentée. Une fois de plus, l'augmentation des compétiteurs des merlus n'est pas assez forte pour compenser la diminution de prédation sur les proies constituant le niveau trophique III. Enfin, la biomasse du niveau trophique II augmente, alors qu'elle est censée diminuer dans un contrôle top-down. L'omnivorie des merlus fait qu'ils se nourrissent sur plusieurs niveaux trophiques dans le modèle, y compris sur le niveau II. L'augmentation de biomasse de ce niveau s'explique donc de la même façon que pour le niveau III, c'est-à-dire par un relâchement de la pression de prédation de la part des merlus.

4.1.3 Conclusion

La comparaison des deux scénarios de pêche simulés avec ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE et EwE nous a tout d'abord montré que les deux modèles se comportaient généralement de la même façon, sauf en ce qui concerne quelques indicateurs pour

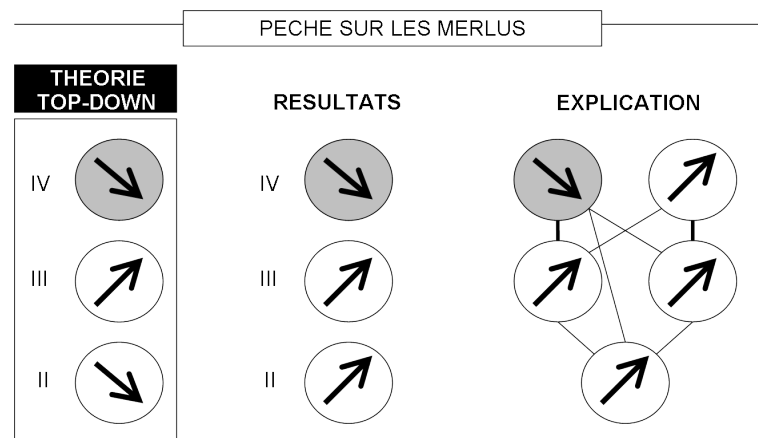


FIG. 4.3: Théorie des contrôles trophiques (à gauche) et variations des biomasses par niveau trophique simulées lors du scénario merlus (au centre). Le schéma simplifié du réseau trophique (à droite) fournit une explication des patterns obtenus par la séparation de différents compétiteurs présents au sein d'un niveau trophique discret. La coloration grise représente l'effet direct de la pêche, les flèches représentent le sens de variation de la biomasse de chaque compartiment au cours du scénario.

le scénario ciblant les petits pélagiques. Le fait qu'ils produisent globalement les mêmes résultats conforte la validité de ces derniers.

Malgré la forte pression anthropique (pression de pêche doublée), les variations de biomasses et d'indicateurs n'ont pas une très grande amplitude. L'existence de nombreux liens trophiques entre les espèces permet de diluer les effets directs de la pêche, stabilisant ainsi le système. L'opportunisme de la prédation dans le modèle couplé favorise cette stabilité, en permettant aux prédateurs de développer beaucoup de liens trophiques faibles avec différentes proies. Cet aspect permet d'atténuer les variations des différents composants du réseau trophique (McCann *et al.*, 1998), la prédation s'adaptant aux disponibilités en proies.

La faible sensibilité du niveau trophique moyen de la communauté aux deux scénarios de pêche testés illustre le fait que certains indicateurs, trop agrégés, ne sont pas idéaux pour refléter le changement de l'écosystème. Il est important à la fois d'utiliser un panel d'indicateurs pour quantifier l'ensemble des effets d'une perturbation sur l'écosystème, mais aussi de maintenir une étude à l'échelle des espèces pour interpréter correctement les variations des indicateurs. Cette remarque est également valable pour l'interprétation des variations de la pyramide trophique. Il est apparu que les variations observées à un niveau trophique résultaient parfois de variations contraires des composants de ce niveau trophique. Cette forte variabilité au sein d'un même niveau trophique a été étudié par Downing et Wootton (2005) qui concluent que malgré leur appartenance à un groupe fonctionnel a priori identique (e.g., herbivores, carnivores primaires), les organismes constituant un niveau trophique ne sont pas redondants. Ici l'existence de plusieurs chaînes trophiques entremêlées perturbe

le signal global, qui ne suit pas tout à fait les prévisions issues de la théorie des contrôles trophiques (Cury *et al.*, 2003). Comme le souligne Begon *et al.* (1996), cette approche basée sur la dominance d'une seule chaîne trophique est simpliste, et bien qu'ayant l'avantage d'expliquer le fonctionnement des contrôles trophiques elle n'est pas adaptée lorsqu'il s'agit d'appréhender le fonctionnement d'un écosystème complexe tel que celui étudié ici. En plus de cette diversité trophique (ou « horizontale », Duffy *et al.* 2007), il est reconnu que les écosystèmes marins ne sont pas soumis à un contrôle trophique unique, mais bien à un ensemble de contrôles trophiques (Cury *et al.*, 2003; Frank *et al.*, 2006), qui peuvent être plus ou moins forts selon la partie du réseau trophique étudiée.

4.2 Combinaison des effets de la pêche et de l'environnement dans le réseau trophique

L'étude des effets de la pêche sur le réseau trophique du sud-Benguela a montré qu'ils peuvent être surprenants comparés à d'éventuelles prédictions basées sur une vision simpliste de l'écosystème. La combinaison des effets directs et indirects de la pêche peut en effet induire des réponses inattendues dues à la complexité des liens trophiques structurant le réseau. Non seulement les effets de la pêche sont difficiles à anticiper dans ce contexte, mais l'ajout d'autres variables forçantes telles que l'environnement abiotique amplifie la complexité des réactions, qui deviennent alors largement imprévisibles. L'objectif de cette partie n'est pas de prédire avec le maximum de certitude les effets de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins, mais vise davantage à comprendre comment les effets de la pêche et du climat peuvent se combiner au sein du réseau trophique.

4.2.1 Principes de la combinaison de facteurs forçants

La pêche et le changement climatique affectent différentes caractéristiques des écosystèmes marins. Ainsi, les effets de la pêche sont connus pour modifier la structure en taille des populations (Shin *et al.*, 2005), réduire le niveau trophique moyen des communautés (Pauly *et al.*, 1998), favoriser l'émergence de nouvelles espèces (exemple des méduses en Namibie) ou encore entraîner l'extinction d'espèces à forte valeur marchande (par exemple la morue canadienne). Les effets du réchauffement climatique sont également variés, et regroupent les changements d'aires de distribution des organismes (Drinkwater, 2005), des modifications de phénologie des espèces (Durant *et al.*, 2005), des variations du taux de croissance ou encore des modifications drastiques d'habitat comme le blanchiment des coraux (Walther *et al.*, 2002).

Les effets de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins ont été étudiés notamment par l'analyse de séries temporelles. Ce type d'étude cherche à quantifier la part de variabilité des écosystèmes due à la pêche et celle due au climat. Cependant ce type de données ne permet pas de démêler les effets d'un facteur des effets de l'autre. Etudier la combinaison des effets combinés de la pêche et du climat nécessite en effet d'étudier les effets de chacun de ces facteurs forçants (effets individuels) ainsi que les interactions entre ces effets. Quelques études ont été menées pour étudier la combinaison de différentes variables abiotiques, principalement en laboratoires ou mésocosmes, c'est-à-dire dans des conditions permettant de maîtriser les forçages abiotiques. Ces études ont été compilées par Crain *et al.* (2008) et Darling et Côté (2008), qui ont cherché à caractériser les effets conjoints de différents facteurs forçants.

La combinaison de deux facteurs forçants, par exemple anthropique et climatique, peut entraîner trois types de réponse de l'écosystème, qui sont synthétisées sur la figure 4.4.

- effets additifs : les effets combinés de la pêche et du climat correspondent à la somme des effets individuels de ces deux facteurs. Ce cas est généralement considéré comme hypothèse nulle (H_0), contre laquelle les effets conjoints seront testés.
- effets synergiques : la combinaison des facteurs forçants amplifie les effets individuels d'au moins un des facteurs, menant à des effets combinés plus forts que la somme des effets individuels.
- effets antagonistes : la co-existence des deux forçages atténue les effets d'au moins un des facteurs. Les effets combinés sont alors plus faibles que la somme des effets individuels.

Les effets combinés se définissant par rapport à la somme des effets individuels (hypothèse H_0), il est nécessaire de connaître les effets de chacun des facteurs forçants pour pouvoir statuer sur leurs effets conjoints. Cette condition explique le peu d'études réalisées en milieu naturel cherchant à quantifier les effets combinés de la pêche et de l'environnement. Les modèles écosystémiques peuvent s'apparenter à des laboratoires virtuels, où il devient alors possible de simuler les dynamiques écosystémiques sous différentes conditions de forçage, connues et maîtrisées, via la simulation de plusieurs scénarios. Le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE a été développé dans ce but et est donc utilisé par la suite pour étudier à la fois les effets individuels et les effets combinés de la surexploitation et de la variabilité climatique sur l'écosystème du sud-Benguela.

Les synergies ou antagonismes observés entre deux facteurs forçants peuvent être induits par des interactions plus ou moins directes entre leurs actions respectives. Ainsi Prince et Goodyear (2006) montrent que la diminution de la concentration en oxygène (élévation de l'oxycline) induite par une augmentation de la productivité planctonique réduit l'habitat vertical des thons, les rendant plus accessibles aux

engins de pêche agissant en surface. Dans le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, les effets directs de l'environnement se limitent au plancton et les effets directs de la pêche n'affectent que les poissons. Les effets combinés simulés ne reflèteront pas des interactions directes entre les deux facteurs forçants, mais la combinaison des effets à travers le réseau trophique, due aux variations spatio-temporelles des contrôles trophiques et à la structure complexe des relations trophiques entre organismes.

Pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat, trois scénarios ont été simulés par le modèle couplé et comparés à la simulation de référence. Dans le premier scénario, le forçage climatique est modifié afin d'identifier les effets individuels du climat sur l'écosystème. Suivant le même principe, le second scénario simule un changement dans la pression de pêche, les conditions climatiques restant identiques à celles de la simulation de référence. Le dernier scénario consiste à simuler conjointement des changements climatiques et anthropiques : la modification climatique du scénario 1 et la modification de la pression de pêche du scénario 2 sont toutes les deux simulées dans ce troisième scénario. Avant de se pencher sur la caractérisation des effets combinés simulés, les résultats obtenus pour chacun des deux premiers scénarios sont présentés et analysés.

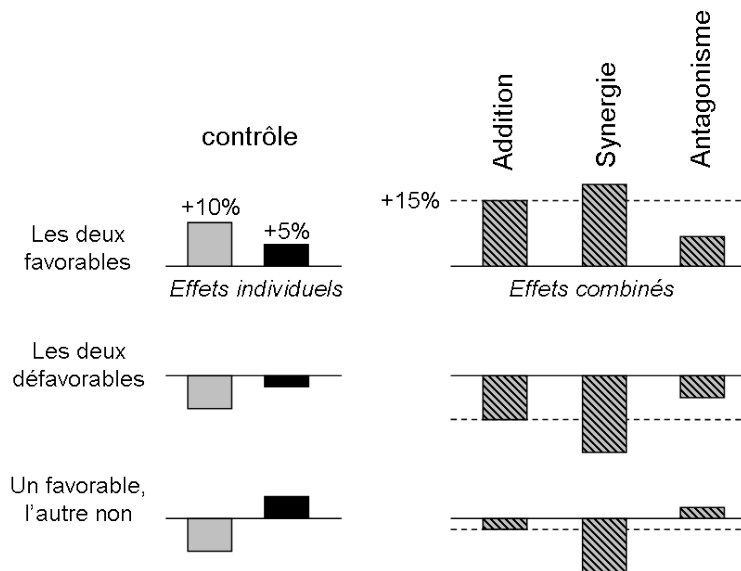


FIG. 4.4: Caractérisation des différents effets combinés (additifs, synergiques, antagonistes) de la pêche et de l'environnement pour trois situations des variations individuelles de chacun des facteurs (contrôle). Les barres représentent des variations relatives de la variable observée (par exemple la biomasse). D'après Crain et al. (2008).

4.2.2 Analyse des effets individuels du climat et de la pêche

Scénario climatique

Bien qu'un réchauffement global soit prévu pour les prochaines décennies (IPCC, 2007), il reste des incertitudes quant à l'évolution régionale du climat. L'évolution de la température mise à part, les prédictions liées au changement climatique au niveau de la région du sud-Benguela concernent principalement l'évolution du régime de vent, qui s'intensifiera selon certains et sera réduit selon d'autres scientifiques. Puisqu'il n'y a pas de consensus sur l'évolution probable du régime des vents, la tendance récemment observée sur la zone par Demarcq (acc) a été utilisée pour construire le scénario climatique. Cette tendance montre une augmentation de la vitesse du vent sur l'ensemble de la zone sud-Benguela (figure 4.5), contrairement à la diminution des vents observés pour l'upwelling du nord-Benguela (au large de la Namibie).

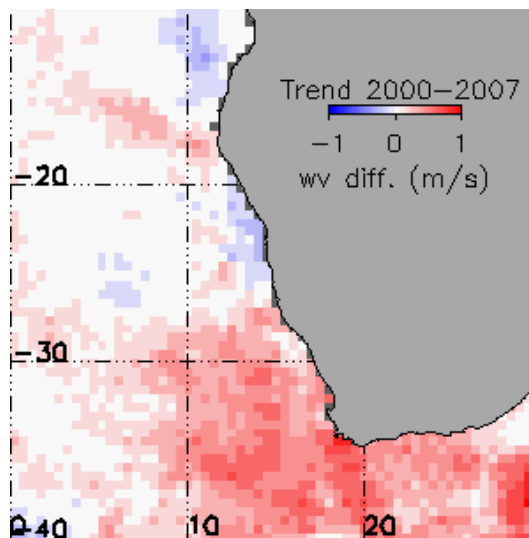


FIG. 4.5: Tendence d'évolution de la vitesse méridionale du vent issue d'un ajustement linéaire réalisé sur des données de vent (issues de QuickSCAT) entre 2000 et 2007 (Demarcq, acc).

Le scénario climatique testé ici correspond donc à une augmentation moyenne du forçage éolien. Plus précisément, une augmentation de 20% de la friction du vent à la surface (aussi appelée *wind stress*) est réalisée de façon homogène dans le temps et dans l'espace. Proportionnel au carré de la vitesse du vent, le *wind stress* provient initialement des données COADS et est utilisé mensuellement comme forçage dans le modèle hydrodynamique ROMS.

Le vent est le principal facteur abiotique responsable du phénomène d'upwelling sur la côte ouest de l'Afrique du Sud. Sa modification est donc susceptible d'entraîner de forts changements dans l'hydrodynamisme de la région, qui pourront se répercu-

ter sur les dynamiques planctoniques favorisées en zone d'upwelling. Rappelons que l'upwelling doit être ni trop fort ni trop faible pour permettre au phytoplancton de se développer. En effet, un upwelling trop fort exportera les cellules phytoplanctoniques trop rapidement vers le large, et un upwelling trop faible ne transportera pas assez de nutriments en surface pour permettre un fort bloom phytoplanctonique. Le plancton sera donc sûrement affecté par un forçage du vent éloignant les conditions environnementales de l'optimal environmental window (Cury et Roy, 1989), i.e. des conditions environnementales modérées favorables à un fort développement des communautés planctoniques.

Modifications physiques induites par une augmentation du vent

Une rapide étude de sensibilité a été menée pour étudier les effets d'un forçage éolien de différentes amplitudes sur l'hydrodynamisme de la région. Plus précisément, les effets d'un changement de *wind stress* compris entre -50% et +200% sur l'intensité de l'upwelling simulé ont été testés. L'intensité de l'upwelling est ici approchée par la vitesse verticale à la côte, à une profondeur de 20m et pour la latitude 30 °S. Ces résultats présentés en figure 4.6 montre que l'intensité de l'upwelling ne varie pas linéairement avec le forçage du vent sur toute la gamme des valeurs testées. Il est fort probable que soumis à un régime de vent très fort (e.g., +200%), l'upwelling ne peut s'intensifier localement, et tend à s'étendre horizontalement vers le large ou verticalement sur une plus grande profondeur, ce qui n'est pas capturé par l'indicateur d'intensité d'upwelling utilisé ici. L'augmentation de 20% de la friction due au vent, qui correspond à l'amplitude de la variation globale observée par Demarcq (acc) sur 8 ans, se situe dans la partie linéaire de cette courbe, suggérant notamment que la modification du forçage n'entraîne pas de trop fortes modifications de l'hydrodynamisme dans la région. Le scénario dit « climatique » correspond donc par la suite à la simulation d'une augmentation homogène de la friction du vent à la surface de 20%.

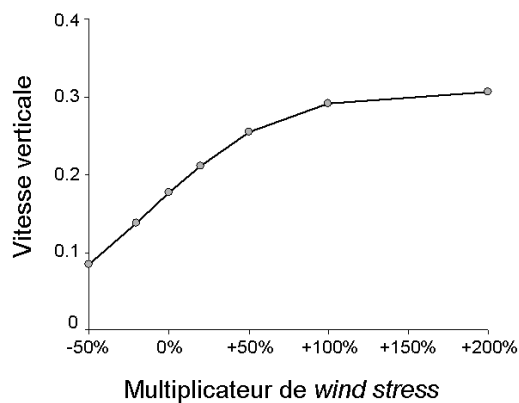


FIG. 4.6: Evolution de la vitesse verticale à 20 m de profondeur à la côte (à la latitude 30 °S), reflet de l'intensité d'upwelling, en fonction de la variation du *wind stress* de -50% à +200%.

En plus du changement de vitesse de courants verticaux, l'augmentation de la friction du vent de 20% entraîne un refroidissement généralisé des eaux de surface (figure 4.7). Ce refroidissement est particulièrement important au niveau de l'upwelling (jusqu'à -0.6 °C pour la température de surface à la côte) alors qu'il reste modéré au sud de la zone et au large (de 0 à -0.3 °C). L'augmentation du forçage éolien est donc susceptible de modifier le taux de croissance des organismes planctoniques via le changement de température, mais également via le changement de l'intensité du courant qui affecte la remontée des nutriments en surface.

Modifications biologiques lors du scénario climatique

Les effets de l'augmentation de la friction du vent sur les organismes planctoniques sont de faible intensité en moyenne. Ainsi, la biomasse moyenne des diatomées augmente de 2.1% alors que celle des dinoflagellés diminue de 2.2%. Ce pattern est majoritairement induit par la dynamique phytoplanctonique de l'upwelling (côte ouest), où l'augmentation de la vitesse verticale entraîne un plus fort mixage des eaux de la zone euphotique, situation favorable aux diatomées (les dinoflagellés étant plus compétitifs en zone stratifiée). La biomasse du zooplancton augmente quant à elle pour les deux compartiments modélisés, de 2.5% en moyenne pour les copépodes et de 1.7% pour les ciliés. Ces modifications de biomasse sont néanmoins variables dans le temps et dans l'espace, et les ciliés par exemple voient leur biomasse augmenter en été austral mais diminuer en juin et juillet. Ainsi, les variations de biomasse simulées sont faibles car elles sont moyennées sur l'année pour toute la zone. Elles peuvent cependant être localement importantes, comme par exemple pour les ciliés dont la biomasse augmente de 120% au large de Cape Town, mais diminue de 40% au nord de la zone d'upwelling (figure 4.8). Cette figure illustre de nouveau la compétition existante entre les deux groupes phytoplanctoniques sur la côte ouest : les zones d'accroissement de dinoflagellés correspondent aux zones de diminution de densité des diatomées et *vice versa*. Finalement, il apparaît que l'hétérogénéité des réponses planctoniques au scénario climatique est plus forte sur la côte ouest qu'au sud, où les variations de biomasse planctonique sont relativement homogènes.

L'augmentation du wind stress entraîne donc une augmentation de l'upwelling du Benguela qui stimule une plus forte production planctonique. Cette forte production alimente la chaîne trophique dont la plupart des compartiments voient leur biomasse augmenter (figure 4.9). Seuls la sardine, le merlu d'eau profonde et le snoek ont une biomasse qui diminue, de 2.6%, 0.6% et 2.4% respectivement. L'augmentation générale de la production ichtyologique est en accord avec un contrôle bottom-up, où l'effet de la perturbation environnementale sur les premiers niveaux trophiques se propage aux autres niveaux trophiques suivant le même pattern, ici une augmentation de biomasse.

Il est intéressant de noter que les trois espèces de petits pélagiques réagissent

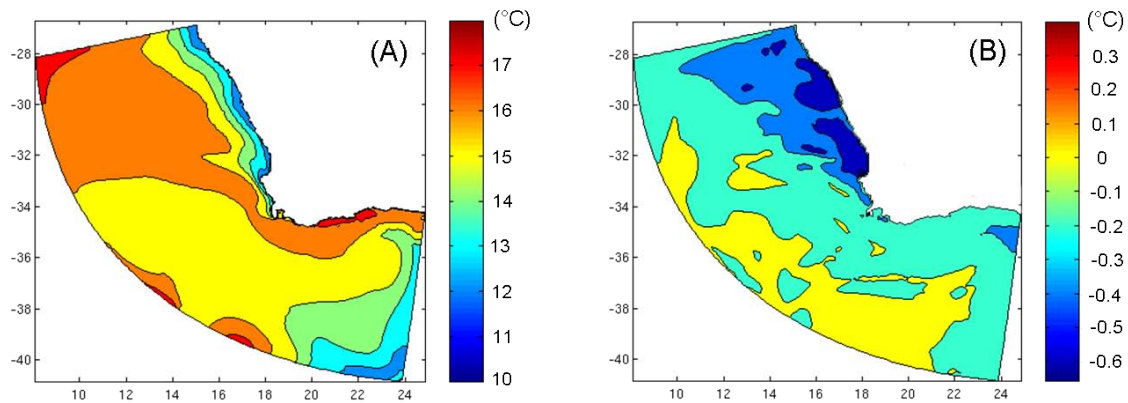


FIG. 4.7: A : température de surface moyenne en été lors de la simulation de référence. B : Différence entre la température de surface obtenue lors du scénario climatique et la température de surface de la simulation de référence.

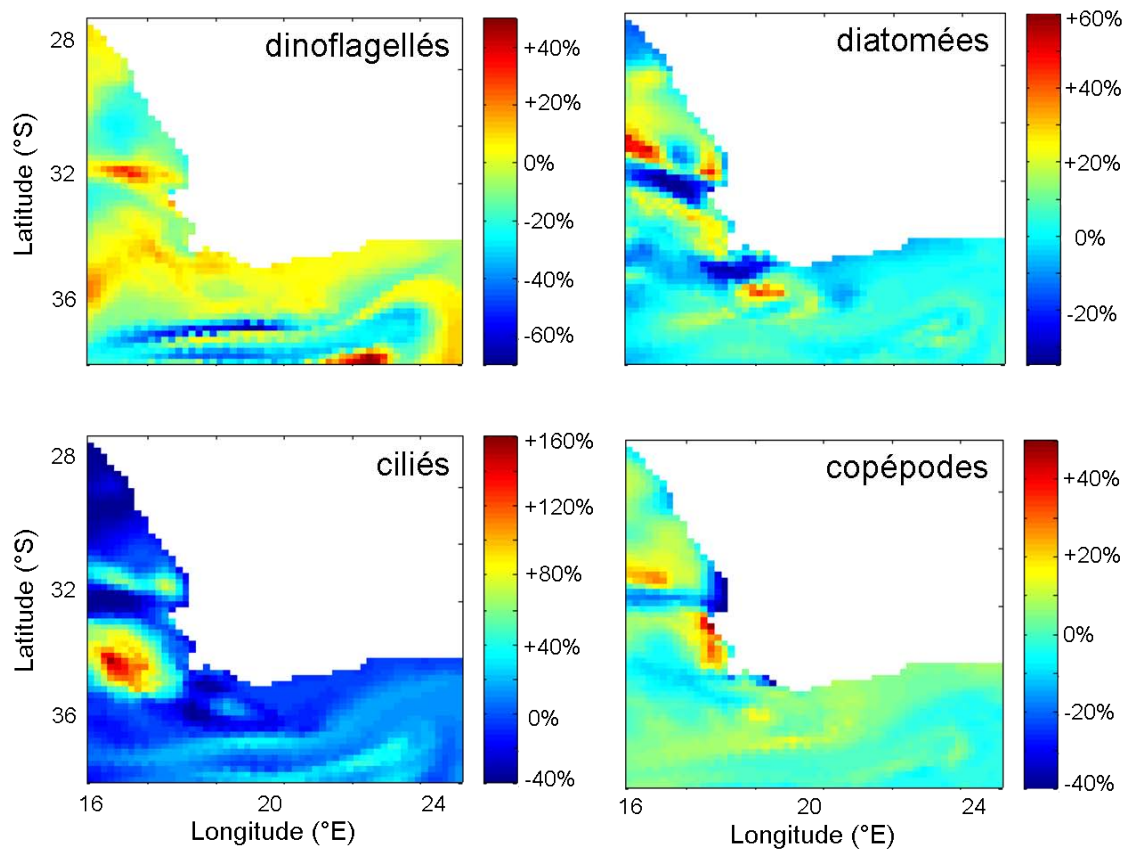


FIG. 4.8: Changements relatifs de biomasse entre le scénario climatique et la simulation de référence pour les quatre groupes planctoniques simulés (valeurs de biomasse en été austral intégrée sur 100m).

différemment lors de ce scénario. Alors que la biomasse de l’anchois ne semble pas varier (ou augmente très légèrement), celle du hareng augmente tandis que la biomasse de sardine diminue. Il a été montré que les alternances de dominance entre

anchois et sardine mondialement observées pouvaient être liées aux changements multi-décennaux des conditions abiotiques (Chavez *et al.*, 2003). Bien que le sud-Benguela soit le seul écosystème d'upwelling où ces deux espèces co-existent, les résultats de ce scénario climatique confortent l'hypothèse selon laquelle les variations de l'environnement influencent les relations de compétition entre les espèces de petits pélagiques et donc leur dominance relative.

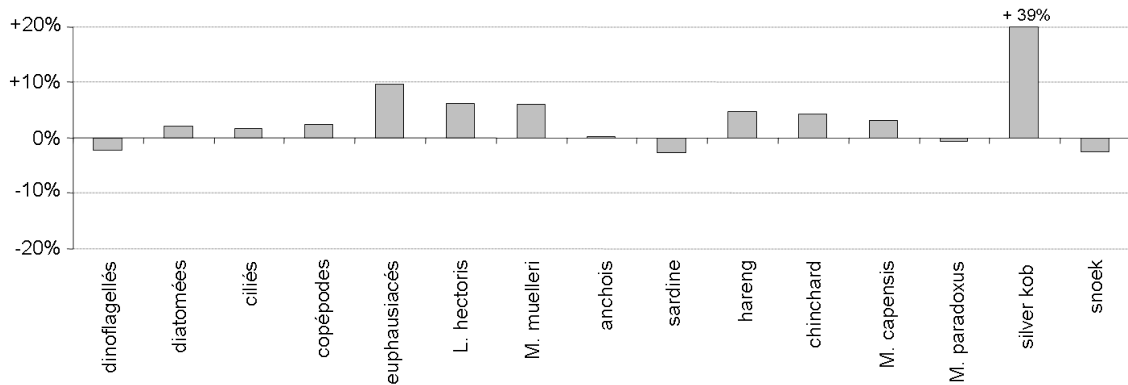


FIG. 4.9: Evolution des biomasses moyennées sur l'année et la zone lors du scénario climatique et relativement à la simulation de référence.

Scénario halieutique

Dans le sud-Benguela, l'effort de pêche cible à la fois les petits pélagiques et des prédateurs tels que les merlus. Afin d'interpréter plus facilement les résultats simulés, nous avons décidé de modifier la pression de pêche sur un seul groupe fonctionnel, les petits pélagiques, groupe clé du fonctionnement trophique des systèmes d'upwelling (Fréon *et al.*, 2005). Plus précisément, le taux de mortalité par pêche de trois espèces (anchois, sardine, hareng) initialement fixé à 0.23 an^{-1} , 0.16 an^{-1} et 0.04 an^{-1} respectivement a été doublé pour ce scénario sur toute la durée de la simulation, soit 45 ans. Comme pour le scénario climatique, seuls les résultats des 10 dernières années ont été moyennés et utilisés par la suite.

L'évolution de la biomasse des espèces pour ce scénario est assez classique (figure 4.10) : la biomasse des espèces soumises à plus forte pression diminue alors que celle de leur compétiteurs augmente. Au niveau des top-prédateurs, deux patterns sont observés : soit une diminution de biomasse due à la raréfaction des petites proies pélagiques (la plupart des cas) soit une augmentation de biomasse des prédateurs qui se nourrissent davantage sur les compétiteurs des petits pélagiques. La forte variation des biomasses de snoek et silver kob s'explique par leur faible biomasse initiale, qui les rend extrêmement sensibles aux faibles variations des autres espèces simulées. Malgré la double mortalité par pêche qui lui est appliqué, le hareng voit sa biomasse

augmenter. Ceci s'explique par la faible mortalité initiale qu'il subissait (taux de mortalité par pêche $F = 0.04 \text{ an}^{-1}$) et qui donc reste faible, couplé à la baisse de compétition induite par la réduction de la biomasse des anchois et sardines. Nous pouvons remarquer que la biomasse de macro-zooplancton augmente, probablement grâce à un relâchement de la pression de prédation exercée par les petits pélagiques (contrôle top-down). Ainsi, les variations de biomasse simulées correspondent globalement aux effets d'un contrôle trophique de type wasp-waist (Cury *et al.*, 2003) des petits pélagiques sur le reste du réseau trophique, avec toutefois considération des espèces compétitrices (voir aussi la section 4.1.2).

Enfin, il semble que les effets de la pêche ne se propagent pas jusqu'aux groupes phytoplanctoniques, micro et meso-zooplanctoniques. En fait, les effets sont de très faible amplitude (de l'ordre de 0.00005%) et n'apparaissent donc pas sur l'échelle de base du graphique de la figure 4.10. Rappelons que les coefficients d'accessibilité du plancton déterminés par calibration sont également faibles (Chapitre 2), et empêche une propagation trop importante des effets top-down des hauts niveaux trophiques vers le plancton.

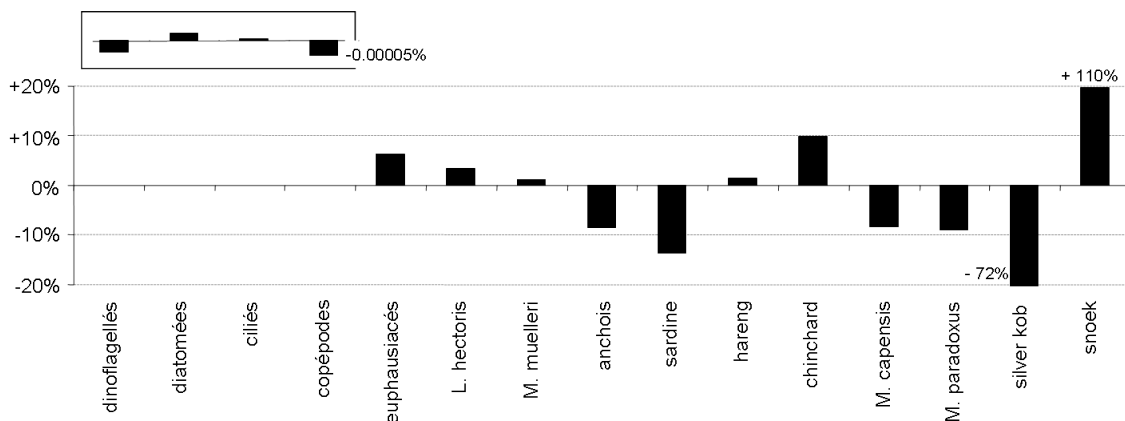


FIG. 4.10: Evolution des biomasses moyennées sur l'année et la zone lors du scénario halieutique, relativement à la simulation de référence. Les variations de la biomasse des groupes planctoniques n'apparaissent pas sur ce graphique de par leur trop faible intensité. Leur sens de variation est néanmoins illustré dans l'encadré situé au dessus du graphique.

4.2.3 Effets combinés de la pêche et du climat sur les dynamiques du système

Caractérisation des effets combinés à l'échelle de l'espèce

Pour caractériser les effets combinés de la pêche et de la variabilité climatique, nous les avons comparés aux effets individuels additionnés (hypothèse nulle). Les

résultats diffèrent en fonction des espèces, produisant à la fois des effets additifs, antagonistes et synergiques (figure 4.11). Pour l'anchois et le merlu d'eau peu profonde (*M. capensis*), la combinaison de la pêche et du climat n'entraîne pas de modification supplémentaire à celle prévue à partir des effets individuels des facteurs forçants. Nous pouvons noter que pour ces deux espèces, les effets individuels du climat et de la pêche sont de directions opposées. L'hypothèse H_0 de l'addition des effets individuels n'est cependant pas vérifiée de manière générale. Pour la majorité des espèces, les effets combinés correspondent à des effets antagonistes, i.e. inférieurs à la somme des effets individuels. C'est le cas des copépodes, des euphausiacés, des mésopélagiques *L. hectoris* et *M. muelleri*, de la sardine, du hareng, du maquereau, du silver kob et du snoek. Les deux groupes phytoplanctoniques ainsi que les ciliés montrent quant à eux des effets synergiques lorsqu'ils sont soumis aux deux perturbations environnementales et anthropiques. Il est intéressant de noter que les effets anthropiques considérés seuls sont insignifiants sur le plancton, mais semble amplifier fortement les effets environnementaux. Ces fortes variations de biomasse planctonique résultent d'effets indirects issus de la nouvelle configuration du réseau trophique sous l'effet conjoint de la pêche et du climat. Enfin, le cas du merlu d'eau profonde (*M. paradoxus*) est particulier puisque les effets combinés lui sont favorables alors que les effets individuels de chacun des facteurs lui étaient défavorables. Ce cas extrême d'antagonisme est un véritable « effet surprise » et ne s'explique pas simplement par des variations d'abondance en proies ou prédateurs de cette espèce.

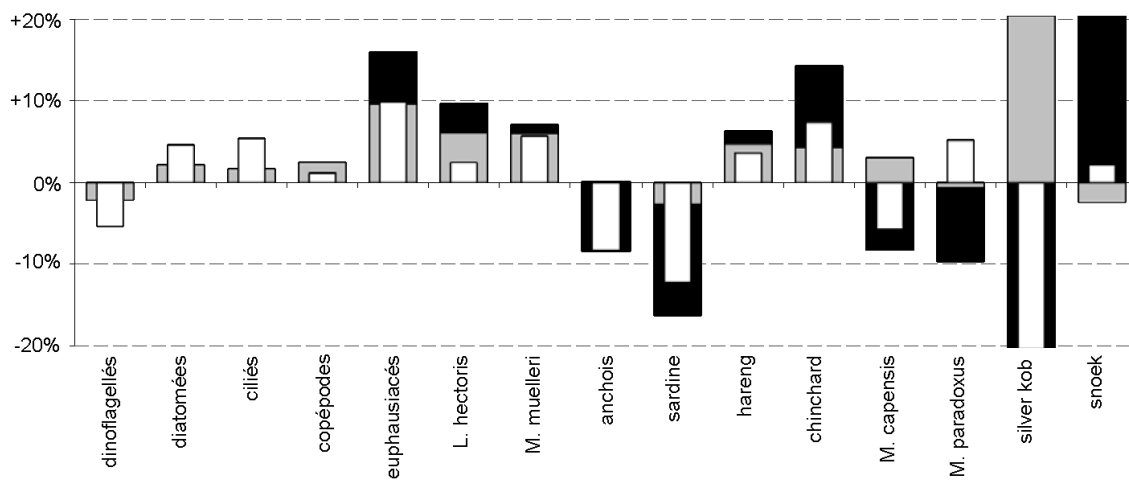


FIG. 4.11: Comparaison des effets combinés (en blanc) avec la somme des effets individuels du climat (en gris) et de la pêche (en noir) pour chaque espèce modélisée. Les effets sont représentés par la variation des biomasses spécifiques par rapport à la simulation de référence.

Au vu de ces résultats, nous pouvons remarquer que, le hareng mis à part, les petits organismes sont plus affectés par le forçage environnemental que par le forçage anthropique alors que la biomasse des plus grands organismes montre des variations plus fortes pour le scénario de surexploitation que pour le scénario de changement de régime de vent. Les organismes de petites tailles situés en bas du réseau trophique

seraient donc majoritairement contrôlés de façon bottom-up par l'environnement alors que les grands organismes seraient plutôt contrôlés de façon top-down par la pression anthropique.

Il est possible d'étudier la combinaison des effets de la pêche et du climat plus finement, par exemple en étudiant la variation temporelle de ces effets. La figure 4.12 illustre la dynamique temporelle de la biomasse du hareng pour les trois scénarios. L'effet de l'environnement est relativement homogène sur l'année et entraîne une augmentation de biomasse de 5% (augmentation plus faible en fin d'année de 4% environ). L'effet du doublement de la pression de pêche est plus hétérogène temporellement, avec une augmentation de biomasse de 2.5% en été austral et de seulement 0.5% en hiver. Notons que la pêche a lieu de janvier à juin seulement pour cette espèce (voir annexe B), mais que les effets du scénario halieutique sont présents toute l'année de par les effets indirects circulant à travers le réseau trophique. Les effets combinés correspondent à un mélange de ces deux patterns : ils ont une amplitude similaire à celle des effets de l'environnement mais présentent une dynamique saisonnière semblable à celle des effets de la pêche. Ainsi, il semblerait que les deux facteurs forçants n'affectent pas tout à fait les mêmes caractéristiques de la biomasse du hareng, leurs effets conjoints résultant alors de la co-existence de ces effets individuels.

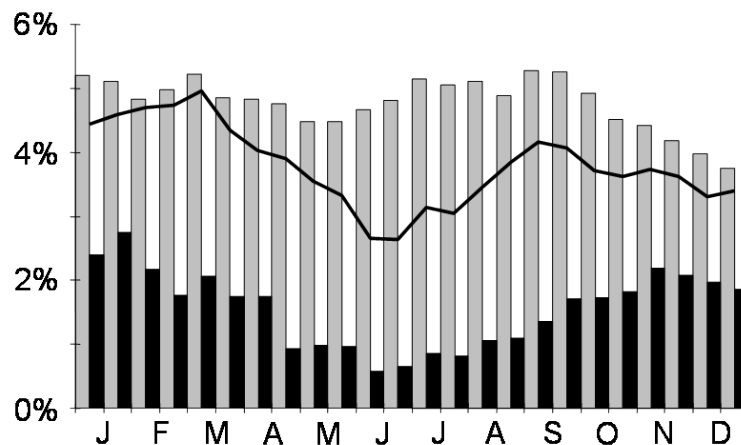


FIG. 4.12: Variations semi-mensuelles de la biomasse simulée de hareng relativement à la simulation de référence pour le scénario climatique (en gris), le scénario halieutique (en noir) et le scénario combinant les deux (courbe noire).

Les effets combinés de la pêche et de l'environnement ne s'interprètent cependant pas toujours aussi facilement à partir des patterns observés séparément pour chacun des forçages. Pour certaines espèces, la dynamique saisonnière est peu marquée, pour les effets de la pêche comme pour les effets de l'environnement. Les effets combinés s'apparentent alors à une moyenne des effets individuels (exemple du chinchard, figure 4.13A) ou correspondent à l'effet d'un des facteurs seulement (exemple de *M. muelleri*, figure 4.13B). Ce dernier cas peut s'expliquer par la variabilité spatio-

temporelle des effets de la pêche et du climat. En effet, les mésopélagiques étant principalement distribués à l'ouest, c'est-à-dire dans la zone où les effets du climat sont particulièrement forts, il est probable que les effets combinés reflètent majoritairement l'impact du climat sur ces espèces. Ces deux types d'effets antagonistes que sont la moyenne des effets et la part majoritaire d'un des facteurs forçants sont rarement étudiés dans la littérature. Ils pourraient être reliés à l'hétérogénéité spatiale et ontogénique des effets individuels, qui se retrouvent masqués lorsque la moyenne des effets est considérée. Cependant de plus amples études sur ce sujet sont nécessaires avant de pouvoir statuer sur les phénomènes expliquant de telles observations.

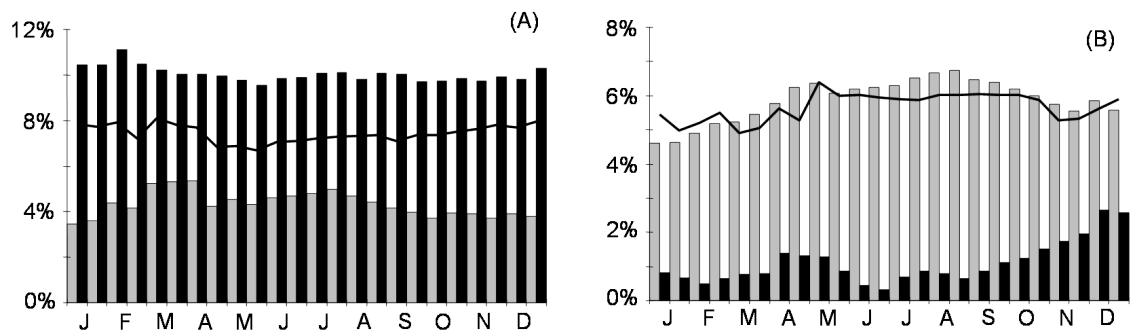


FIG. 4.13: Variations semi-mensuelles des biomasses simulées de chinchard (à gauche) et de poisson-lanterne (à droite) relativement à la simulation de référence pour le scénario climatique (en gris), le scénario halieutique (en noir) et le scénario combinant les deux (courbe noire).

Résultats à l'échelle du réseau trophique

Pour discuter de la combinaison des effets de la pêche et du climat au sein du réseau trophique, nous pouvons commencer simplement en nous appuyant sur la théorie des contrôles trophiques et donc en utilisant la pyramide trophique comme proxy de la chaîne trophique opérant dans le sud-Benguela. La figure 4.14 présente les changements de biomasse par niveau trophique simulés pour les trois scénarios testés par rapport à la simulation de référence. En accord avec un fonctionnement bottom-up, et tel que pressenti d'après les résultats obtenus au niveau spécifique, la biomasse de chaque niveau trophique discret augmente lors du scénario climatique. L'augmentation du forçage éolien n'affecte directement que les organismes planctoniques (niveaux trophiques I et II), l'augmentation de la biomasse des niveaux trophiques supérieurs s'expliquant alors par la plus forte abondance de proies planctoniques. Le scénario halieutique conduit à une augmentation de la biomasse du niveau trophique III due à l'augmentation des espèces compétitrices des petits pélagiques. Le prélèvement par pêche de ces espèces entraîne une diminution de la biomasse des prédateurs aux niveaux trophiques IV et V (effet bottom-up) et une très légère augmentation de la biomasse du niveau trophique II (faible effet top-down). Bien que les résultats obtenus à l'échelle des espèces indiquaient la présence

d'un contrôle de type wasp-waist, les variations décrites ici illustrent plutôt l'existence d'un contrôle bottom-up issu des petits pélagiques et affectant uniquement le haut de la pyramide trophique. Le troisième scénario produit des patterns intermédiaires : les biomasses des niveaux trophiques I à IV augmentent (similairement au scénario climatique) mais celle du dernier échelon trophique diminue (comme dans le scénario halieutique).

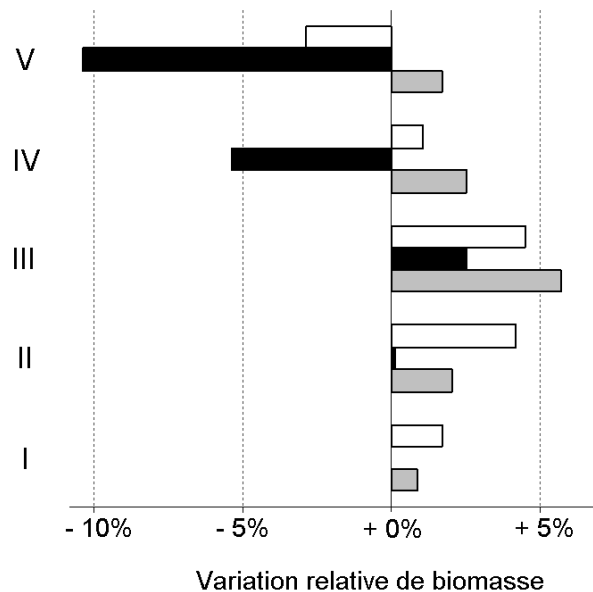


FIG. 4.14: Variations relatives de la biomasse agrégée par niveau trophique par rapport à la simulation de référence pour le scénario climatique (en gris), pour le scénario halieutique (en noir) et pour le scénario où les deux forçages sont présents (en blanc).

Le fonctionnement trophique synthétique soumis aux deux facteurs forçants semble être un compromis entre les effets individuels de la pêche et ceux du climat. Les effets de la pêche ne propageant pas jusqu'aux niveaux trophiques les plus faibles, la biomasse de ces niveaux varie de la même façon que dans le scénario climatique quoique de façon amplifiée (synergie), illustrant la dominance d'un contrôle bottom-up. Seule la diminution de biomasse observée au niveau V est semblable aux patterns obtenus lors du scénario halieutique. Ce niveau trophique apical mis à part, le sens de variation de biomasse des autres échelons trophiques correspond aux variations obtenues lors du scénario climatique. Rappelons que les amplitudes de variation diffèrent pour les deux facteurs forçants en fonction de la taille des organismes, les plus grands organismes (respectivement les plus petits) étant davantage affectés par la pêche (respectivement le climat). Le même pattern aurait pu être attendu ici, en approximant la taille par le niveau trophique, mais ce n'est pas le cas car les biomasses en jeu diffèrent d'un niveau trophique à l'autre. En effet, l'environnement affecte directement les niveaux trophiques I et II, qui sont constitués de la majeure partie de la biomasse totale de l'écosystème (figure 4.15). Les effets indirects qui en découlent et se propagent vers le haut du réseau trophique

sont alors de forte amplitude. A l'inverse, le scénario halieutique affecte directement les petits pélagiques (constituant principalement le niveau trophique III) dont la biomasse est modérée comparativement à la biomasse totale du système. Il est donc probable que la dominance du contrôle bottom-up lorsque la pêche et le climat affectent conjointement l'écosystème soit due à un "effet biomasse", c'est-à-dire que la forte biomasse des premiers niveaux trophiques permettent aux effets de l'environnement de se propager très haut dans le réseau trophique, allant jusqu'à masquer les effets de la pêche au niveau des échelons trophiques intermédiaires.

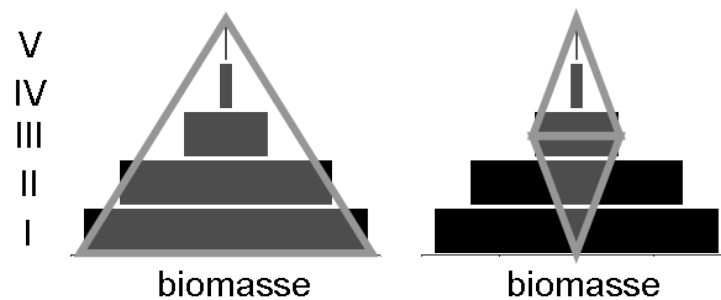


FIG. 4.15: Pyramide trophique (biomasse agrégée par niveau trophique discret) et représentation de la propagation des effets du climat (à gauche) et de la pêche (à droite) en fonction de leur point d'origine (effets directs). La largeur de cette propagation correspondant à la biomasse du niveau trophique affecté par le forçage pourrait également indiquer la force du contrôle trophique induit par chaque forçage.

Structure du réseau trophique

Pour mieux comprendre les effets de la pêche et du climat sur le fonctionnement trophique, les variations de la structure du réseau trophique par rapport à la simulation de référence peuvent être représentées (figure 4.16). En complément des variations de biomasse de chaque espèce ou groupe représenté, ce schéma du réseau trophique illustre quels sont les chemins trophiques favorisés ou non par l'effet conjoint de la pêche et du climat. Les forçages testés ici ne sont pas assez forts pour induire des changements drastiques de structure du réseau trophique (apparition ou disparition de liens), mais induisent des variations de flux de biomasse méritant d'être étudiées. Sous l'effet d'une augmentation de la vitesse du vent, les plus gros groupes planctoniques sont favorisés (diatomées, ciliés, copépodes et indirectement les euphausiacés), ce qui permet l'augmentation des flux de biomasse issus de ces groupes vers certaines espèces de poisson (notamment les mésopélagiques, le hareng et le chinchard). L'effet direct de la pêche réduit la biomasse d'anchois et de sardine, réduisant en même temps l'importance des flux transitant par ces deux espèces de petits pélagiques. Les espèces dépendant alors de ces deux proies voient également leur biomasse diminuer (e.g., *M. capensis*). Il est intéressant de détailler le cas du merlu d'eau profonde (*M. paradoxus*), dont certaines proies deviennent moins

abondantes (e.g. la sardine) mais dont d'autres au contraire profitent des forçages extérieurs (e.g. le hareng). Les variations des flux trophiques aboutissant à ce prédateur font qu'il tire bénéfice de l'augmentation de certaines proies sans être affecté par la diminution de la sardine par exemple. Finalement, ce schéma montre que la combinaison des effets de la pêche et du climat favorise le chemin trophique issu des diatomées, passant par les euphausiacés, les mésopélagiques, le hareng et le chinchard jusqu'au merlu d'eau profonde. Il est intéressant de rappeler que la majorité de ces espèces (euphausiacés, hareng, chinchard et *M. paradoxus*) étaient apparues comme ayant un rôle clé dans le fonctionnement trophique de l'écosystème suite à la classification des organismes en fonction de leur régime alimentaire (chapitre 3). L'augmentation de biomasse de ces compartiments pourrait être liée à leur singularité en terme de rôle trophique, en considérant que la chaîne trophique qu'ils forment se démarque en partie du reste du réseau trophique.

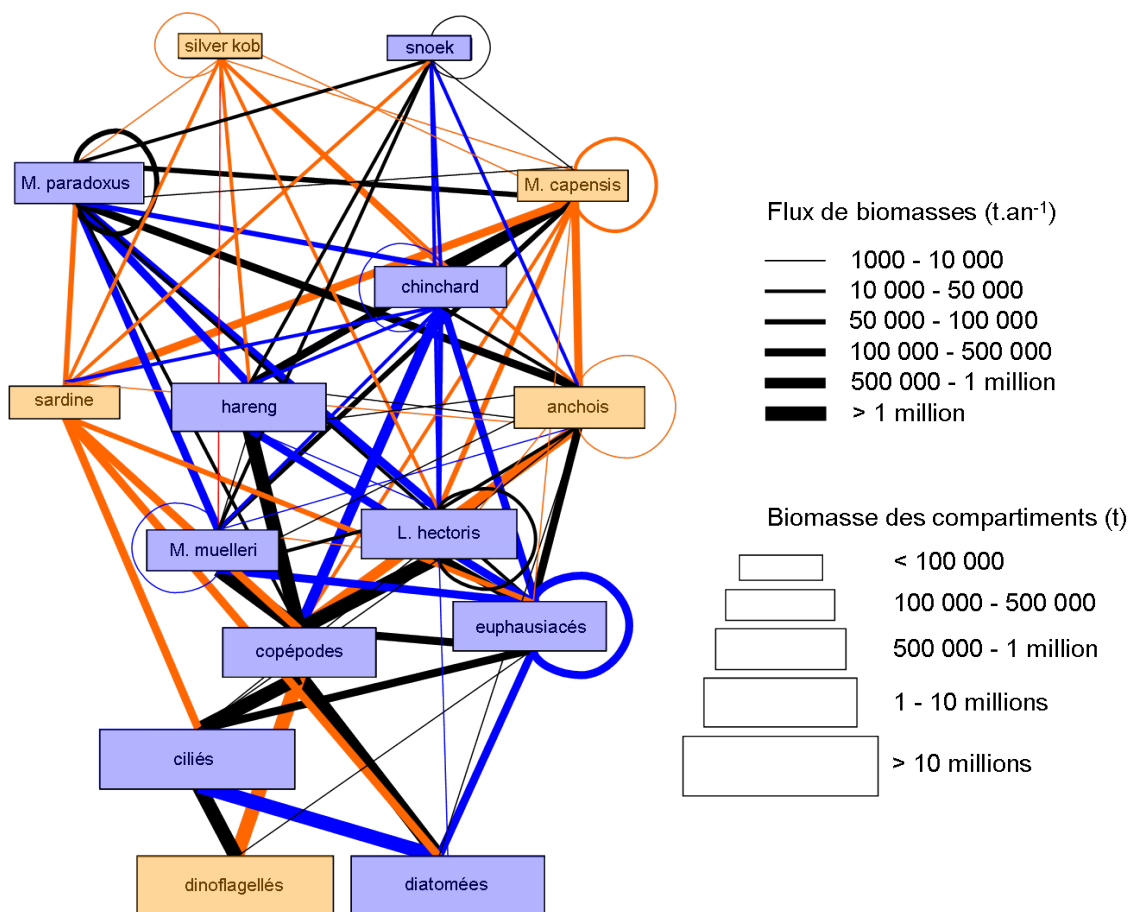


FIG. 4.16: Evolution de la structure du réseau trophique sous pression climatique et anthropique. L'évolution des biomasses de chaque compartiment est indiquée par la couleur de remplissage de chaque boîte (en bleu : augmentation de biomasse, en orange : diminution de biomasse). L'évolution des flux est également indiquée en fonction de la couleur des liens trophiques (en orange : diminution du lien d'au moins 5%, en bleu : augmentation du lien d'au moins 5%).

4.2.4 Réponse de l'écosystème aux forçage climatique et halieutique

Conséquences de l'antagonisme, effet conjoint majoritairement obtenu

Les réponses obtenues au niveau spécifique (figure 4.11) montrent que les effets combinés de la pêche et du climat sont majoritairement antagonistes, i.e. plus faibles que la somme des effets individuels. L'étude de Darling et Côté (2008) qui s'intéresse aux effets combinés de différents facteurs concluait déjà que la majorité des effets observés étaient non-additifs, rejetant ainsi l'hypothèse H_0 définie précédemment. Dans la littérature, les perspectives concernant la combinaison de la pêche et du climat penchent plutôt pour des effets synergiques ou éventuellement additifs (Harley *et al.*, 2006). Les résultats obtenus dans cette étude, i.e. l'antagonisme des effets combinés, illustre la forte résistance de l'écosystème modélisé aux variations climatiques et anthropiques. La résistance d'un système reflète sa capacité à ne dévier que faiblement de son état initial même sous une forte pression perturbatrice. La résistance de l'écosystème modélisé ici est favorisée par la représentation de liens trophiques variables, l'adaptation des régimes alimentaires rendant le système plus stable (McCann *et al.*, 1998). Cette résistance pourrait toutefois céder si les pressions extérieures devenaient extrêmes. Nous pouvons d'ailleurs rappeler le principe d'apparition des *regime shifts* : l'état du système ne varie pas ou peu avec l'augmentation de la perturbation jusqu'à un certain seuil où l'état du système subit un changement drastique menant à un état alternatif (figure 4.17). Pour savoir si de tels changements peuvent apparaître dans l'écosystème représenté ici, et donc tester la résistance du système, il serait nécessaire de modéliser l'écosystème soumis à différentes perturbations représentant un continuum de stress (Kawai et Tokeshi, 2007).

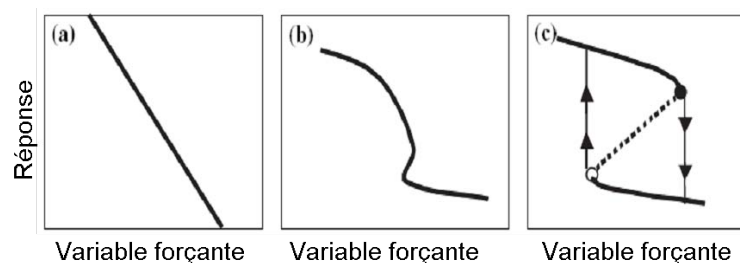


FIG. 4.17: Différents types de regime shifts en fonction de la réponse de l'écosystème à l'augmentation d'une perturbation : (a) regime shift "doux" (b) régime shift abrupt, (c) regime shift discontinu. Dans ce dernier cas, il faut que la perturbation diminue jusqu'au point blanc pour que le système retourne à son état initial, illustrant une faible réversibilité du changement de régime. Tiré de Lees *et al.* (2006).

Prédominance du contrôle bottom-up induit par le changement climatique

Il est possible d'étudier le fonctionnement trophique général de l'écosystème du sud-Benguela en agrégeant le réseau trophique pour former une simple chaîne trophique. Les effets conjoints du climat et de la pêche sur la pyramide trophique (figure 4.14) montrent que le contrôle bottom-up domine, reflétant ainsi l'effet plus important du climat que de la pêche sur la dynamique trophique du système. Comme précédemment énoncé, les écosystèmes marins ne sont pas soumis à un contrôle trophique unique, mais à une coexistence de ces contrôles, dont la dominance relative dépend de différentes caractéristiques de l'écosystème.

Basant leur étude sur différentes régions de l'Atlantique nord-ouest, Frank *et al.* (2006) montrent qu'une forte production primaire tend à favoriser le contrôle bottom-up. Les écosystèmes d'upwelling sont réputés pour être particulièrement productifs ; l'écosystème du sud-Benguela modélisé dans notre étude est donc caractérisé par une forte production primaire. Les résultats obtenus précédemment montre une dominance du contrôle bottom-up dans cet écosystème, confirmant ainsi l'hypothèse de Frank *et al.* (2006) sur le rôle de la production primaire dans le fonctionnement trophique des écosystèmes marins. Cette hypothèse correspond à l'effet biomasse évoqué précédemment (figure 4.15).

Les effets top-down semblent quant à eux affectés par la diversité des top-prédateurs, qui atténuerait l'intensité du contrôle top-down (Yodzis, 2001; Frank *et al.*, 2006). Les espèces ciblées ici par la surexploitation (les petits pélagiques) appartiennent à un niveau trophique ayant une forte diversité (figure 3.13). De plus, ce niveau trophique est composé d'espèces non ciblées (les mésopélagiques), qui peuvent donc compenser la perte de biomasse due à la pêche des petits pélagiques. La flexibilité du processus de prédation permet l'existence de compensations de biomasse entre espèces pêchées et espèces peu ou pas pêchées, réduisant ainsi l'impact global de ce niveau trophique sur le reste de l'écosystème. Les résultats obtenus ici confortent également l'hypothèse de Yodzis (2001) et Frank *et al.* (2006) selon laquelle la diversité des prédateurs réduit les effets top-down. Cette caractéristique et la forte production primaire du système expliquent doublement la dominance du contrôle bottom-up du climat sur le contrôle top-down de la pêche.

4.3 Conclusion

L'étude préliminaire comparant ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE avec Ecopath with Ecosim a mis en évidence l'importance des chaînes trophiques alternatives pour la

compréhension du fonctionnement de l'écosystème du sud-Benguela. Il est apparu qu'une vision trop agrégée ne permettait pas d'expliquer les résultats obtenus dans chacun des scénarios testés. La vision classique des contrôles trophiques s'est révélée être trop simple pour ce genre d'exercice. Comme le soulignent Cury *et al.* (2008) et Shin *et al.* (acc), il est important de maintenir une certaine diversité au sein des groupes fonctionnels représentés afin de permettre la co-existence de plusieurs chemins trophiques. Etudier les résultats obtenus à un niveau hiérarchique moins agrégé, par exemple au niveau taxonomique, est apparu nécessaire pour véritablement comprendre le fonctionnement de l'écosystème, et pouvoir identifier les réponses de chaque chaîne trophique aux perturbations du système.

Fort de cette première expérience, les résultats concernant les effets combinés de la pêche et de l'environnement ont été dans un premier temps observés à l'échelle spécifique. La majorité des effets conjoints de la pêche et du climat se sont avérés être antagonistes, i.e inférieurs à la somme des effets individuels de ces facteurs. Une hypothèse expliquant ceci réside dans la complexité du réseau trophique et de sa structure adaptative qui dilue les effets indirects des forçages et augmente la résistance du système. Alors que le climat semble davantage affecter le bas du réseau trophique et que la pêche affecte plus intensément le haut du réseau trophique, les effets combinés semblent être dominés par le signal du climat, au moins en ce qui concerne la pyramide trophique. Ce résultat est supporté par deux hypothèses de fonctionnement trophique déjà abordées dans la littérature, qui s'appuient sur la forte production primaire et la grande diversité des prédateurs pour expliquer la prédominance du contrôle bottom-up par rapport au contrôle top-down.

Cette étude fait partie des premières études visant à comprendre comment les effets de la surexploitation et du changement climatique pourraient se combiner au sein d'un réseau trophique marin. Les résultats préliminaires obtenus ont permis de confirmer certaines hypothèses et d'en soulever d'autres qui mériteraient d'être testées par des analyses plus poussées. Les discussions abordées constituent les premiers jalons vers une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes, et vers une possible anticipation de l'action combinée de la pêche et du climat sur l'état des écosystèmes marins.

Chapitre 5

Conclusion Générale

Alors que les écosystèmes se trouvent confrontés à une pression anthropique et une variabilité climatique de plus en plus fortes, les scientifiques manquent de moyens pour véritablement comprendre les causes et mécanismes des changements qu'ils observent. Pour répondre à l'objectif initial de cette thèse visant l'étude des effets combinés de la pêche et du climat, il a fallu élargir le champ des outils disponibles en développant un modèle end-to-end. Après avoir décrit le modèle couplé ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, son application à l'écosystème du sud-Benguela et son utilisation pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat, il est temps de synthétiser de manière critique le travail accompli et d'aborder les voies de recherche possibles qui pourraient renforcer et compléter ce travail de thèse.

5.1 Synthèse de l'étude

Après avoir dressé un état des lieux des modèles écosystémiques susceptibles d'être utilisés pour étudier les effets conjoints de la pêche et du climat, nous avons constaté l'absence d'un modèle end-to-end applicable en l'état à l'écosystème du sud-Benguela. Les critères permettant de statuer sur l'adéquation d'un modèle étaient *i)* la possibilité de représenter l'ensemble de l'écosystème, *ii)* la représentation des effets directs de la pêche et du climat et *iii)* la considération de la dimension spatiale. Le couplage de modèles s'est imposé comme une méthode innovante permettant de répondre aux différentes contraintes de la modélisation end-to-end, et donc permettant de développer un outil approprié à l'étude des effets conjoints de la pêche et du climat. Encore très récent dans le domaine de la modélisation des écosystèmes marins, le couplage two-way de modèles mérite d'être approfondi et le sera certainement dans les prochaines années au vu des orientations de différents programmes nationaux et internationaux.

Basée sur le choix méthodologique de couplage de modèles trophiques, cette thèse a conduit au développement d'un modèle représentant l'ensemble du réseau trophique, son environnement abiotique et les facteurs forçants l'affectant. L'utilisation de deux sous-modèles existants a permis de se focaliser majoritairement sur le couplage, i.e., l'échange d'information entre les deux parties du réseau trophique, en insistant sur la possibilité pour les dynamiques du système de se propager au reste du réseau trophique de façon top-down et bottom-up. L'importance d'un couplage à double sens (ou two-way) a d'ailleurs été soulignée, et illustrée par l'étude des variabilités spatiale et temporelle du terme de rétroaction, puis par la comparaison des dynamiques planctoniques et écosystémiques lorsqu'il y a rétroaction ou juste un forçage entre les sous-modèles.

Le modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE a pu être appliqué à l'écosystème du sud-Benguela pour en représenter l'état moyen des années 1990. Une des originalités de ce travail réside dans l'utilisation de l'approche POM (*pattern-oriented modelling*) pour la validation du modèle. En effet, cette approche permet de valider un modèle malgré sa complexité, en se focalisant sur un ensemble de patterns décrivant l'écosystème à différents niveaux. Bien que le modèle montre quelques biais avec les patterns observés, la validation est considérée satisfaisante pour les besoins de l'étude. Il serait néanmoins intéressant de confronter les résultats de la simulation de référence à de nouvelles données lorsque celles-ci seront disponibles, afin d'améliorer la validation du modèle. Des données à l'échelle de la communauté seraient notamment les bienvenues (par exemple provenant d'études d'isotopes stables), puisqu'ici les résultats d'un autre modèle écosystémique ont dû être utilisés pour valider les patterns simulés à ce niveau hiérarchique.

Finalement l'outil de modélisation développé pendant cette thèse a été utilisé pour étudier les effets combinés de la pêche et du climat, sujet encore peu abordé dans la littérature. Cette étude a permis de confronter les résultats obtenus par simulation avec différentes hypothèses de fonctionnement des écosystèmes marins soumis à plusieurs forçages. Ainsi, contrairement à certaines idées reçues (e.g. Harley *et al.* 2006), la pêche et le climat n'agissent pas toujours indépendamment (effets additifs) ou en synergie mais peuvent induire des effets antagonistes (cas majoritaire ici). Grâce à l'étude de ces résultats à plus fine échelle, il apparaît que ces deux facteurs peuvent affecter différentes caractéristiques de l'écosystème telles que le niveau de biomasse et la variabilité temporelle, comme le soulignaient déjà certains auteurs (Pauly *et al.*, 2002). L'antagonisme des effets conjoints de la pêche et du climat reflète principalement la forte résistance du système aux perturbations extérieures, induite par les relations trophiques nombreuses et variables entre les organismes. Finalement, la considération des résultats obtenus de façon synthétique (via la pyramide trophique) a montré que le contrôle bottom-up dominait dans l'écosystème du sud-Benguela, induisant un plus fort impact du climat que de la pêche sur le fonctionnement trophique de cet écosystème.

5.2 Limites de l'étude

Comme toute étude portant sur les systèmes vivants, le travail réalisé ici a nécessité des simplifications et approximations, et est associé à un certain nombre de limites qu'il est important de connaître. Tout d'abord, il faut rappeler que l'approche de modélisation employée ici n'est qu'un miroir déformant de la réalité, et vise à simuler au mieux l'écosystème régi par un ensemble d'hypothèses parcimonieuses constituant notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins. C'est donc sous réserve de validité de ces hypothèses, comme celle d'une prédation structurée en taille, que les effets de la pêche et du climat ont été abordés. Des contraintes de temps et de manque de connaissances nous ont mené à effectuer des choix parmi les processus et caractéristiques de l'écosystème à représenter. Certaines simplifications se sont révélées être importantes pour la qualité des résultats obtenus, et de futurs développements sont à planifier pour améliorer certains de ces aspects. C'est notamment le cas de la dimension verticale qui n'est pas représentée dans OSMOSE. L'intégration systématique réalisée sur la verticale affecte non seulement la validation du modèle (et le biais observé dans le régime alimentaire des poissons démersaux), mais également les résultats du scénario climatique, où le changement physique de structure verticale pourrait avoir des répercussions sur les dynamiques biologiques.

Les modèles écosystémiques sont naturellement entachés d'incertitudes, d'approximations et de simplifications. Connaître ces limites et analyser les résultats en conséquence fait partie intégrante du travail de modélisation. Il est toutefois une limite qu'il faut détailler ici, car elle affecte directement les conclusions tirées de l'étude des effets conjoints de la pêche et du climat. Cette limite réside dans la faible valeur des coefficients d'accessibilité au plancton, qui contraint grandement la propagation des effets de la pêche par contrôle top-down jusqu'au plancton. Ces valeurs n'étant pas disponibles dans la littérature, leur estimation par calibration s'est avérée nécessaire et a conduit à de très faibles valeurs qu'il n'est pas possible de vérifier. Les faibles réactions des groupes planctoniques simulées lors d'une sur-exploitation sont probablement dues à ces faibles valeurs de paramètre. Rappelons toutefois que malgré ces faibles valeurs, l'impact de la rétroaction sur le plancton est non négligeable, en particulier lorsqu'on s'intéresse aux dynamiques spatiales et temporelles. De plus amples études concernant à la fois la détermination de ces paramètres mais aussi leurs effets sur la propagation des dynamiques devraient néanmoins être conduites pour renforcer notre confiance dans les résultats obtenus.

Une seconde limite de cette étude à mentionner est la simplicité du scénario climatique envisagé. En effet, alors qu'une augmentation de l'effort de pêche est relativement simple à représenter, il est plus difficile de simuler un changement climatique de par la variété d'effets directs en découlant. Ainsi nous nous sommes

focalisés dans cette étude sur les effets directs du vent sur l'hydrodynamisme et les dynamiques planctoniques. En complément du scénario climatique très simple testé ici, il pourrait être intéressant de considérer les effets de l'un des scénarios de l'IPCC par exemple (IPCC, 2007). D'autre part, afin de représenter la diversité des effets directs du climat sur les écosystèmes (Walther *et al.*, 2002), il serait nécessaire de modéliser l'effet de la température sur les taux de croissance et de mortalité des organismes à hauts niveaux trophiques, mais aussi sur leur distribution spatiale qui varie avec l'augmentation de la température de l'eau. Les mécanismes sous-jacents de la répartition spatiale des organismes ne sont cependant pas assez bien connus pour être modélisés dans le cadre d'un changement climatique. Toutefois, les distributions spatiales des poissons font actuellement l'objet de nombreuses études dans l'écosystème du sud-Benguela où un déplacement des espèces vers l'est est observé depuis quelques années (Barange *et al.*, 2005; Coetzee *et al.*, 2008). Il serait alors envisageable d'ici quelques années d'intégrer les connaissances acquises via ces études dans une meilleure représentation de la distribution spatiale des organismes soumise à différents forçages abiotiques.

Enfin, compte tenu de la grande durée de simulation du modèle couplé, seuls un scénario climatique et un scénario anthropique ont pu être réalisés. Bien qu'apportant de nombreuses informations quant au fonctionnement du système soumis à deux forçages, ces scénarios ne permettent pas d'approfondir certains aspects soulevés lors de cette thèse, comme la résistance du système à une perturbation croissante et la possible simulation de *regime shift*. Ce constat ouvre la voie à de nombreuses possibilités quant aux futures études qui pourraient être réalisées avec le modèle couplé.

5.3 Perspectives de ce travail de thèse

Les perspectives soulevées par ce travail concernent deux aspects majeurs : les améliorations possibles pour le modèle couplé et les études à poursuivre pour étudier plus en profondeur les effets combinés de la pêche et du climat sur les écosystèmes marins.

5.3.1 Perspectives d'amélioration du modèle ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE

Identifiée comme étant une limite de l'étude, l'absence de dimension verticale dans le modèle OSMOSE doit être comblée. La structure verticale pourrait dans un premier temps être représentée simplement par deux ou trois couches, ce qui est

actuellement mis en place au DFO (Department of Fisheries & Oceans) au Canada par l'équipe appliquant ce modèle à l'écosystème du détroit de Georgia (Caihong Fu, com.pers.). Si les connaissances concernant la répartition verticale des espèces sont assez conséquentes (e.g. information disponible pour plusieurs stades de vie), il serait alors possible de modéliser plus finement les situations de *match/mismatch* sur la verticale entre un prédateur et ses proies. L'ajout de la dimension verticale transformerait le champ de mortalité appliqué au plancton en un champ tri-dimensionnel, ce qui modifierait probablement les dynamiques planctoniques soumises à un contrôle top-down plus ou moins fort localement. Finalement, une discrétisation verticale n'étant pas absolument nécessaire dans un écosystème pélagique tel que celui étudié, elle devient une caractéristique incontournable si le modèle doit être appliqué à d'autres écosystèmes ayant une composante benthique.

D'autres modifications du modèle OSMOSE pourraient être envisagées, et sans faire une liste exhaustive, nous pouvons toutefois en citer quelques unes. L'incorporation explicite de la dynamique des top-prédateurs de type oiseaux et mammifères marins permettrait de mieux représenter la partie apicale du réseau trophique, qui est particulièrement sensible aux changements se produisant aux niveaux trophiques intermédiaires. Une représentation des effets de l'environnement abiotique sur les hauts niveaux trophiques permettrait de mieux appréhender les effets du climat sur ces organismes, et pourrait être modélisée par des effets directs de la température sur les mortalités larvaires (actuellement calibrées) ou sur les taux de mortalité naturelle. Une dernière amélioration consisterait en l'incorporation de la taille des individus dans la détermination d'un rayon d'action qui délimiterait la zone de prospection d'un prédateur, permettant l'accès à des individus proies plus ou moins éloignés.

Le modèle biogéochimique utilisé dans cette étude était contraint par l'existence préalable de son application au sud-Benguela. Il n'était pas possible dans le temps imparti pour la thèse de modifier sa structure et de le calibrer de nouveau. De légères modifications pourraient toutefois être réalisées dans des études futures, telles que l'incorporation du macro-zooplancton au modèle biogéochimique. En effet, au vu de leur position dans le réseau trophique à première vue redondante, il serait intéressant de véritablement comparer le rôle respectif des copépodes et des euphausiacés. Dans l'état actuel du modèle, il existe un risque que leurs différences proviennent de leur représentation par deux sous-modèles différents. Incorporer les euphausiacés au modèle biogéochimique permettrait de déterminer quelle part des similarités et différences entre ces groupes est due à la méthode de représentation employée et quelle part est due à leur rôle trophique dans le système. Dans la même veine, une meilleure représentation de la structure en taille du zooplancton (e.g., plusieurs classes de taille, un spectre de taille déduit de données) permettrait d'affiner ce compartiment et de représenter la plus grande diversité de liens qui existent entre poissons et organismes zooplanctoniques.

5.3.2 Perspectives d'études des effets combinés de la pêche et du climat

Le travail réalisé dans cette thèse constitue un premier jalon dans l'étude des effets combinés de la pêche et du climat. Bien que ces premiers résultats soient encourageants, il faudrait réaliser de nouvelles simulations pour répondre de façon plus précise à notre objectif. Comme nous l'avons souligné auparavant, il s'agirait principalement de simuler des conditions de forçage évoluant selon un continuum afin de connaître la forme de réponse de l'écosystème à ce forçage (Kawai et Tokeshi 2007, figure 5.1). Il est important de réaliser ce travail pour chacun des facteurs forçants, avant même de déterminer quels sont leurs effets combinés. Ce type d'étude permettrait de plus d'estimer le comportement du système soumis à différentes contraintes, i.e. sa résistance, et d'anticiper l'apparition d'éventuels régimes shifts.

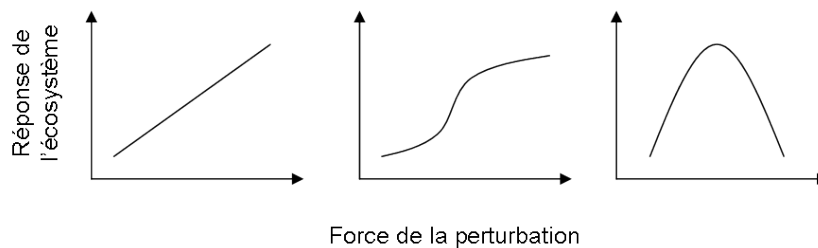


FIG. 5.1: Types de réponses possibles de l'écosystème à l'augmentation d'une perturbation extérieure. (a) Variation linéaire (b) variation de type régime shift, montrant une forte résistance du système à la perturbation, au moins dans la première partie du graphique (c) variation non monotone

D'autres scénarios halieutiques pourraient également être envisagés, comme par exemple le prélèvement de tous les grands poissons (indifféremment de l'espèce) afin de tester différentes hypothèses de fonctionnement trophique du système, telles que l'atténuation de la variabilité du système par l'abondance des top-prédateurs (Sala, 2006). L'effet d'un tel scénario pourrait être beaucoup plus fort sur le reste de l'écosystème que celui testé ici sur les petits pélagiques, et la propagation top-down pourrait atteindre un niveau plus bas du réseau trophique. Augmenter la pression de pêche sur les top-prédateurs permettrait également de tester l'importance du niveau trophique des groupes directement affectés par la pêche. Un effet direct de la pêche sur le niveau trophique apical pourrait en effet se combiner différemment avec les effets de la pêche (effet direct au niveau trophique basal) que lorsque les niveaux intermédiaires sont surexploités.

Finalement, il serait intéressant d'appliquer ce modèle à l'écosystème du nord-Benguela qui a subi un changement de structure drastique entre une communauté dominée par les petits pélagiques et une communauté dominée par les gobies et méduses formant un « cul-de-sac trophique » (Power, 2006; Bishop *et al.*, 2007). Bien

que fonctionnant différemment du sud-Benguela pour bien des aspects (e.g., hydrodynamisme, éléments chimiques limitants), cet écosystème était constitué à l'origine de communautés d'espèces similaires et est un exemple remarquable lorsqu'on s'intéresse aux changements brutaux d'états de l'écosystème. Il s'agirait notamment d'étudier les effets combinés de la pêche et du climat pour éventuellement expliquer le changement de dominance entre la chaîne trophique « petits pélagiques » et la chaîne trophique « méduses ». Une telle application permettrait de statuer sur les causes les plus probables du *regime shift* qui a eu lieu au large de la Namibie dans les années 1970, et apporterait de plus amples connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes nous permettant d'anticiper de tels changements de structure des réseaux trophiques.

Bibliographie

- ALHEIT, J. et NIQUEN, M. (2004). Regims shifts in the humboldt current ecosystem. *Progress in Oceanography*, 60:201–222.
- ANDREWS, W. et HUTCHINGS, L. (1980). Upwelling in the southern benguela current. *Progress in Oceanography*, 9:1–81.
- ARAUJO, J. N., MACKINSON, S., STANFORD, R. J., SIMS, D. W., SOUTHWARD, A. J., HAWKINS, S. J., ELLIS, J. R. et HART, P. J. B. (2006). Modelling food web interactions, variation in plankton production, and fisheries in the western english channel ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 309:175–187.
- ARHONDITSIS, G. et BRETT, M. (2004). Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 271:13–26.
- ATTAYDE, J. et MENEZES, R. (2008). Effects of fish biomass and planktivore type on plankton communities. *Journal of Plankton Research*, 30:885–892.
- BARANGE, M., COETZEE, J. et TWATWA (2005). Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern benguela : the role of stock size and intra-species competition. *ICES Journal of Marine Science*, 62:645–654.
- BART, J. (1995). Acceptance criteria for using individual-based models to make management decisions. *Ecological Applications*, 5:411–420.
- BEAUGRAND, G., BRANDER, K., LINDLEY, J., SOUSSI, S. et REID, P. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the north sea. *Nature*, 426:661–664.
- BEAUGRAND, G., REID, P., IBAÑEZ, F., LINDLEY, J. et EDWARDS, M. (2002). Reorganization of north atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296:1692–1694.
- BEGON, M., HARPER, J. et TOWNSEND, C. (1996). *Ecology (third edition)*. Blackwell Science.
- BISHOP, M., KELAHER, B., ALQUEZAR, R., YORK, P., RALPH, P. et SKILBECK, C. (2007). Trophic cul-de-sac, pyrazus ebeninus, limits trophic transfer through an estuarine detritus-based food web. *Oikos*, 116:427–438.

- BRETT, M. T. et GOLDMAN, C. R. (1996). A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(15):7723–7726.
- BUNDY, A. (2005). Structure and functioning of the eastern scotian shelf ecosystem before and after the collapse of groundfish stocks in the early 1990s. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62:1453–1473.
- CARIBONI, J., GATELLI, D., LISKA, R. et SALTELLI, A. (2007). The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling*, 203:167–182.
- CARR, M.-E. (2002). Estimation of potential productivity in eastern boundary currents using remote sensing. *Deep-Sea Research II*, 49:59–80.
- CHAVEZ, F., RYAN, J., LLUCH-COTA, S. et NIQUEN, M. (2003). From anchovies to sardines and back : Multidecadal change in the pacific ocean. *Science*, 299:217–221.
- CHRISTENSEN, V. et PAULY, D. (1992). Ecopath ii ? a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61:169–185.
- COETZEE, J., van der LINGEN, C., HUTCHINGS, L. et FAIRWEATHER, T. (2008). Has the fishery contributed to a major shift in the distribution of south african sardine ? *ICES Journal of Marine Science*, 65:1676–1688.
- COHEN, J. et BRIAND, F. (1984). Trophic links of the community food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81:4105–4109.
- CRAIN, C., KROEKER, K. et HALPERN, B. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11:1304–1315.
- CURY, P. et PAULY, D. (2000). Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. *Ecological Research*, 15:101–106.
- CURY, P. et ROY, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46:670–680.
- CURY, P. et SHANNON, L. (2004). Regime shifts in upwelling ecosystems : observed changes and possible mechanisms in the northern and southern benguela. *Progress in Oceanography*, 60:223–243.
- CURY, P., SHANNON, L., ROUX, J.-P., DASKALOV, G., JARRE, A., MOLONEY, C. et PAULY, D. (2005). Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 62:430–442.

- CURY, P., SHANNON, L. et SHIN, Y.-J. (2003). *The Functioning of Marine Ecosystems : a Fisheries Perspective*, chapitre 7, pages 103–123. FAO.
- CURY, P. M., SHIN, Y.-J., PLANQUE, B., DURANT, J. M., FROMENTIN, J.-M., KRAMER-SCHADT, S., STENSETH, N. C., TRAVERS, M. et GRIMM, V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6):338–346.
- CUSHING, D. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations : an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26:249–293.
- DA SILVA, A., YOUNG, C. et LEVITUS, S. (1994). *Atlas of Surface Marine Data 1994, vol. 1, Algorithms and Procedures, NOAA Atlas NESDIS 6*. Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md.
- DADOU, I., LAMY, F., RABOUILLE, C., RUIZ-PINO, D., ANDERSEN, V., BIANCHI, M. et GARÇON, V. (2001). An integrated biological pump model from the euphotic zone to the sediment : a 1-d application in the northeast tropical atlantic. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48(10):2345–2381.
- DARLING, E. et CÔTÉ, I. (2008). Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecology Letters*, 11:1278–1286.
- DEMARCO, H. e. a. (acc.). Recent trends in primary productivity of upwelling systems : 1998-2007. *accepté à Progress in Oceanography*.
- DIPPNER, J. (2006). Future aspects in marine ecosystem modelling. *Journal of Marine Systems*, 61:246–267.
- DOWNING, A. et WOOTTON, J. (2005). *Dynamic food webs*, chapitre Trophic position, biotic context, and abiotic factors determine species contributions to ecosystem functioning, pages 295–307. Elsevier.
- DRINKWATER, K. F. (2005). The response of atlantic cod (*gadus morhua*) to future climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 62(7):1327–1337.
- DUBOZ, R., RAMAT, E. et PREUX, P. (2003). Scale transfert modeling : using emergent computation for coupling an ordinary differential equation system with a reactive agent model. *Systems Analysis Modelling Simulation*, 43:793–814.
- DUBOZ, R., SHIN, Y.-J., TRAVERS, M. et VERSMISSE, D. (prep). Application of an evolutionary algorithm to the calibration of an individual-based model. *En préparation pour Ecological Modelling*.
- DUFFY, J., CARDINALE, B., FRANCE, K., MCINTYRE, P., THÉBAULT, E. et LOREAU, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10.

- DURAND, M.-H., CURY, P., MENDELSSOHN, M., ROY, C., BAKUN, A. et PAULY, D. (1998). *Global versus local changes in upwelling systems*. Editions ORSTOMS Paris.
- DURANT, J., HJERMANN, D., ANKER-NILSSEN, T., BEAUGRAND, G., MYSTERUD, A., PETTORELLI, N. et STENSETH, N. (2005). Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters*, 8:952–958.
- EDWARDS, A. M. et YOOL, A. (2000). The role of higher predation in plankton population models. *J. Plankton Res.*, 22(6):1085–1112.
- ESTES, J., TINKER, M., WILLIAMS, T. et DOAK, D. (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282:473–476.
- FAIRWEATHER, T., van der LINGEN, C., BOOTH, A., DRAPEAU, L. et van der WESTHUIZEN, J. (2006). Indicators of sustainable fishing for south african sardine *sardinops sagax* and anchovy *engraulis encrasicolus*. *African Journal of Marine Science*, 28(3/4):661–680.
- FAO (1995). *Code of conduct for responsible fisheries*. FAO, Rome.
- FAO (2001). Vers une gestion écosystémique des pêches. *Dans Conférence de Reykjavik sur une pêche responsable dans l'écosystème marin, Reykjavik - Iceland*.
- FAO (2003). *Implementation of ecosystem approach to fisheries management to achieve responsible fisheries and to restore fisheries resources and marine environments*. FAO - Committee on Fisheries, Rome.
- FAO (2007). *The state of world fisheries and aquaculture 2006*. FAO, Rome.
- FASHAM, M., DUCKLOW, H. et MCKELVIE, S. (1990). A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48:591–639.
- FENNEL, W. et NEUMANN, T. (2004). *Introduction to the modelling of marine ecosystems*. Elsevier Oceanography Series 72, Amsterdam. 297pp.
- FERRER, R. (2008). Analyse de sensibilité du modèle écosystémique roms-n2p2z2d2-osmose. Mémoire de maîtrise, Université Montpellier 2.
- FIELD, J., CRAWFORD, R., WICKENS, P., MOLONEY, C., COCHRANE, K. et VILLACASTIN-HERRERO, C. (1991). Network analysis of benguela pelagic food webs. *Dans Benguela Ecology Programme, Workshop on Seal-Fishery Biological Interactions*. University of Cape Town.
- FIELD, J., FRANCIS, R. et AYDIN, K. (2006). Top-down modeling and bottom-up dynamics : Linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the northern california current. *Progress in Oceanography*, 68:238–270.

- FIELD, J. et SHILLINGTON, F. (2004). Variability of the benguela current system. *Dans The Sea, Volume 14*. Robinson, A.R. and Brink, K.H.
- FOLKE, C., CARPENTER, S., WALKER, B., SCHEFFER, M., ELMQVIST, T., GUNDERSON, L. et HOLLING, C. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35:557–581.
- FRANK, K., PETRIE, B., SHACKELL, N. et CHOI, J. (2006). Reconciling differences in trophic control in mid-latitude marine ecosystems. *Ecology Letters*, 9:1096–1105.
- FRANKS, P. (2002). Npz models of plankton dynamics : their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography*, 58:379–387.
- FROESE, R. et PAULY, D. (1997). *FishBase 97 : concepts, design and data sources*. ICLARM, Manila, Philippines.
- FRÉON, P., CURY, P., SHANNON, L. et ROY, C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes : a review. *Bulletin of Marine Science*, 76:385–462.
- FULTON, E., PARSLow, J., SMITH, A. et JOHNSON, C. (2004a). Biogeochemical marine ecosystem models ii : the effect of physiological detail on model performance. *Ecological Modelling*, 173:371–406.
- FULTON, E., SMITH, A. et JOHNSON, C. (2004b). Effects of spatial resolution on the performance and interpretation of marine ecosystem models. *Ecological Modelling*, 176:27–42.
- GISLASON, H. et HELGASON, T. (1985). Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the north sea. *Dana*, 5:1–44.
- GOÑI, R. (1998). Ecosystem effects of marine fisheries : An overview. *Ocean & Coastal Management*, 40:37–64.
- GRIFFITHS, M. (2002). Life history of south african snoek, *Thyrsites atun* (pisces : Gempylidae) : a pelagic predator of the benguela ecosystem. *Fish. Bull.*, 100:690–710.
- GRIMM, V. et RAILSBACK, S. (2005). *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press.
- GRIMM, V., REVILLA, E., BERGER, U., JELTSCH, F., MOOIJ, W., RAILSBACK, S., THULKE, H.-H., WEINER, J., WIEGAND, T. et DEANGELIS, D. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems : Lessons from ecology. *Science*, 310:987–991.

- HARDY, A. (1924). The herring in relation to its animate environment. part 1. the food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of england. *Fisheries Investigation, Series II*, 7:1–53.
- HARLEY, C. D. G., HUGHES, A. R., HULTGREN, K. M., MINER, B. G., SORTE, C. J. B., THORNER, C. S., RODRIGUEZ, L. F., TOMANEK, L. et WILLIAMS, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2):228–241.
- HELGASON, T. et GISLASON, H. (1979). Vpa-analysis with species interaction due to predation. *ICES C.M.*, 1979/G :52.
- HERMANN, A., HINCKLEY, S., MEGREY, B. et NAPP, J. (2001). Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES Journal of Marine Science*, 58:1030–1041.
- HILL, A., HICKEY, B., SHILLINGTON, F., STRUB, P., BRINK, K., BARTON, E. et THOMAS, A. (1998). Eastern boundary currents : A pan-regional review. *The Sea*, 11:29–68.
- HJORT, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 20:1–228.
- HOLLOWED, A., BAX, N., BEAMISH, R., COLLIE, J., FOGARTY, M., LIVINGSTON, P., POPE, J. et RICE, J. (2000). Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES Journal of Marine Science*, 57:707–719.
- HUTCHINGS, L. (1992). Fish harvesting in a variable, productive environment. *South African Journal of Marine Science*, 12:297–318.
- HUTCHINGS, L., BARANGE, M. et et AL., B. S. (1998). Multiple factors affecting anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 19:211–225.
- IPCC (2007). Climate change 2007 : Synthesis report. contribution of working groups i, ii and iii to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [core writing team, pachauri, r.k and reisinger, a. (eds.)]. Rapport technique, IPCC, Geneva, Switzerland.
- ITO, S.-I., KISHI, M., KURITA, Y., OOZEKI, Y., YAMANAKA, Y., MEGREY, B. et WERNER, F. (2004). Initial design for a fish bioenergetics model of pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fisheries Oceanography*, 13:111–124.

- JACKSON, J., KIRBY, M., BERGER, W., BJORNDAL, K., BOTSFORD, L., BOURQUE, B., BRADBURY, R., COOKE, R., ERLANDSON, J., ESTES, J., HUGHES, T., KIDWELL, S., LANGE, C., LENIHAN, H., PANDOLFI, J., PETERSON, C., STENECK, R., TEGNER, M. et WARNER, R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of the coastal ecosystems. *Science*, 293:629–638.
- JAMES, A. (1987). Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the cape anchovy *engraulis capensis* gilchrist. *South African Journal of Marine Science*, 5:673–692.
- JUANES, F. (2003). The allometry of cannibalism in piscivorous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60:594–602.
- KAWAI, T. et TOKESHI, M. (2007). Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis : decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:1503–2508.
- KISHI, M., OKUNISHI, T. et YAMANAKA, Y. (2004). A comparison of simulated particle fluxes using nemuro and other ecosystem models of the western north pacific. *Journal of Oceanography*, 60:63–73.
- KISHI, M. J., KASHIWAI, M., WARE, D. M., MEGREY, B. A., ESLINGER, D. L., WERNER, F. E., NOGUCHI-AITA, M., AZUMAYA, T., FUJII, M., HASHIMOTO, S., HUANG, D., IIZUMI, H., ISHIDA, Y., KANG, S., KANTAKOV, G. A., KIM, H.-c., KOMATSU, K., NAVROTSKY, V. V., SMITH, S. L., TADOKORO, K., TSUDA, A., YAMAMURA, O., YAMANAKA, Y., YOKOUCHI, K., YOSHIE, N., ZHANG, J., ZUENKO, Y. I. et ZVALINSKY, V. I. (2007). Nemuro—a lower trophic level model for the north pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling*, 202(1-2):12–25.
- KONÉ, V. (2006). *Modélisation de la production primaire et secondaire de l'écosystème du Benguela sud. Influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves d'anchois*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).
- KONÉ, V., MACHU, E., PENVEN, P., ANDERSEN, V., GARÇON, V., DEMARCQ, H. et FRÉON, P. (2005). Modelling the primary and secondary productions of the southern benguela upwelling system : a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles*, 19:GB4021.
- LAEVASTU, T. et LARKINS, H. (1981). *Marine fisheries ecosystem. Its quantitative evaluation and management*. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey England.
- LATOUR, R., BRUSH, M. et BONZEK, C. (2003). Toward ecosystem-based fisheries management : Strategies for multispecies modeling and associated data requirements. *Fisheries*, 28:10–22.

- LAVIGNE, D. (1996). Ecological interactions between marine mammals, commercial fisheries, and their prey : unravelling the tangled web. *Dans Studies of High-Latitude Seabirds. 4. Trophic Relationships and Energetics of Endotherms in Cold Ocean Systems.*
- LEES, K., PITOIS, S., SCOTT, C., FRID, C. et MACKINSON, S. (2006). Characterizing regime shifts in the marine environment. *Fish and Fisheries*, 7:104–127.
- LEHODEY, P., CHAI, F. et HAMPTON, J. (2003). Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean-biogeochemical-populations dynamics model. *Fisheries Oceanography*, 12(4/5):483–494.
- LEHODEY, P., SENINA, I. et MURTUGUDDE, R. (2008). A spatial ecosystem and populations dynamics model (seapodym) - modeling of tuna and tuna-like populations. *Progress In Oceanography*, 78(4):304–318.
- LEQUÉRE, C., HARRISON, S. P., PRENTICE, I. C., BUITENHUIS, E. T., AUMONT, O., BOPP, L., CLAUSTRE, H., CUNHA, L. C. D., GEIDER, R., GIRAUD, X., KLAAS, C., KOHFELD, K. E., LEGENDRE, L., MANIZZA, M., PLATT, T., RIVKIN, R. B., SATHYENDRANATH, S., UITZ, J., WATSON, A. J. et WOLF-GLADROW, D. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11(11):2016–2040.
- LINK, J. (2002). Does food web theory work for marine ecosystems ? *Marine Ecology Progress Series*, 230:1–9.
- LINK, J., STOCKHAUSEN, W. et METHRATTA, E. (2005). *Aquatic Food Webs : an ecosystem approach*, chapitre Food-web theory in marine ecosystems, pages 98–113. Oxford University Press.
- LONGHURST, A. et PAULY, D. (1987). *Ecology of tropical oceans*. Academic Press, London.
- MARSHALL, S. et ELLIOTT, M. (1997). A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. *Journal of Fish Biology*, 51:526–545.
- MCCANN, K., HASTINGS, A. et HUXEL, G. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395:794–798.
- MCQUEEN, N. et GRIFFITHS, M. (2004). Influence of sample size and sampling frequency on the quantitative dietary descriptions of a predatory fish in the benguela ecosystem. *African Journal of Marine Science*, 26:205–217.
- MEGREY, B., ROSE, K., KLUMB, R., HAY, D., WERNER, F., ESLINGER, D. et SMITH, L. (2007). A bioenergetic/population dynamics model of pacific herring

- (clupea harengus pallasii) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model : Dynamics, description, validation and sensitivity analysis. *Ecological Modelling*, 202:144–164.
- MOLONEY, C. et FIELD, J. (1991). The size-based dynamics of plankton food webs. i. a simulation model of carbon and nitrogen flows. *Journal of Plankton Research*, 13:1003–1038.
- MULLON, C., FRÉON, P., PARADA, C., LINGEN, C. V. D. et HUGGETT, J. (2003). From particles to individuals : modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/engrasicolus*) in the southern benguela. *Fisheries Oceanography*, 12(4-5):396–406.
- ODUM, W. et HEALD, E. (1975). *Estuarine research*, chapitre The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, pages 265–286. Academic Press, New York.
- PAKHOMOV, E. A., PERISSINOTTO, R. et FRONEMAN, P. W. (1999). Predation impact of carnivorous macrozooplankton and micronekton in the atlantic sector of the southern ocean. *Journal of Marine Systems*, 19(1-3):47–64.
- PARSONS, T. et LALLI, C. (2002). Jellyfish population explosions : revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 40:111–121.
- PAULY, D. et CHRISTENSEN, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255–257.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., DALSGRAARD, J., FROESE, R. et TORRES JR., F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279:860–863.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., GUÉNETTE, S., PITCHER, T., SUMAILA, U., WALTERS, C., WATSON, R. et ZELLER, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418:689–695.
- PENVEN, P. (2000). *A numerical study of the Southern Benguela circulation with an application to fish recruitment*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- PENVEN, P., LUTJEHARMS, J. et FLORENCHIE, P. (2006). Madagascar : a pacemaker for the agulhas current system? *Geophys. Res. Lett.*, 33:L17609.
- PILLAR, S. (1987). *Distribution and population dynamics of Euphausia Lucens (Euphausiacea) in the southern Benguela current*. Thèse de doctorat, University of Cape Town.
- PILLAR, S., STUART, V., BARANGE, M. et GIBBONS, M. (1992). Community structure and trophic ecology of euphausiids in the benguela ecosystem. *South African Journal of Marine Science*, 12:393–409.

- PIMM, S. (2002). *Food webs (2nd edition)*. The University of Chicago Press.
- POLOVINA, J. J. (1984). Model of a coral reef ecosystem. i. the ecopath model and its application to french frigate shoals. *Coral Reefs*, 3(1):1–11.
- POPE, J. (1979). A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. *ICES C.M.*, 1979/H:16p.
- POWER, M. (2006). Environmental controls on food web regimes : A fluvial perspective. *Progress in Oceanographie*, 68:125–133.
- PRINCE, E. et GOODYEAR, C. (2006). Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. *Fisheries Oceanography*, 15:451–464.
- PUNT, A., LESLIE, R. et du PLESSIS, S. (1992). Estimation of the annual consumption of food by cape hake merluccius capensis and m. paradoxus off the south african west coast. *South African Journal of Marine Science*, 12:611–634.
- ROONEY, N., MCCANN, K., GELLNER, G. et MOORE, J. (2006). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, 442:265–269.
- RUNGE, J., FRANKS, P., GENTLEMAN, W., MEGREY, B., ROSE, K., WERNER, F. et ZAKARDJIAN, B. (2004). *The Sea*, volume 13, chapitre Diagnosis and prediction of variability in secondary production and fish recruitment processes : developments in physical-biological modelling, page 1033. Harvard University Press, Cambridge.
- SALA, E. (2006). Top predators provide insurance against climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(9):479–480.
- SARMIENTO, J., SLATER, R., FASHAM, M., DUCLOW, H., TOGGWEILER, J. et EVANS, G. (1993). A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the north atlantic euphotic zone. *Global Biogeochemical Cycles*, 7:417–450.
- SCHAEFER, M. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important for the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, 1:27–56.
- SHANNON, L., COCHRANE, K. et PILLAR, S. (2004). Ecosystem approaches to fisheries in the southern benguela. *African Journal of Marine Science*, 26.
- SHANNON, L. et FIELD, J. (1985). Are fish stocks food-limited in the southern benguela pelagic ecosystem? *Marine Ecology Progress Series*, 22:7–19.
- SHANNON, L., MOLONEY, C., JARRE, A. et FIELD, J. (2003). Trophic flows in the southern benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems*, 39:83–116.

- SHANNON, L., NEIRA, S. et TAYLOR (2008). Comparing internal and external drivers in the southern benguela and the southern and northern humboldt upwelling ecosystems. *African Journal of Marine Science*, 30:63–84.
- SHANNON, L. et O'TOOLE, M. (1999). Integrated overview of the oceanography and environmental variability of the benguela current region. synthesis and assessment of information on the benguela current large marine ecosystem (bclme). Rapport technique, Thematic Report 2, BCLME, Windhoek, Namibia.
- SHANNON, L. et O'TOOLE, M. (2003). *Large Marine Ecosystems of the World : Trends in Exploitation, Protection and Research*, chapitre Sustainability of the Benguela : ex Africa semper aliquid novi, pages 227–253. Elsevier.
- SHCHEPETKIN, A. et MCWILLIAMS, J. (2005). The regional ocean model system (roms) : a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9:347–404.
- SHIN, Y.-J. (2000). *Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centrée*. Thèse de doctorat, Université Paris 7 - Denis Diderot.
- SHIN, Y.-J. et CURY, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources*, 14:65–80.
- SHIN, Y.-J. et CURY, P. (2004). Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61:414–431.
- SHIN, Y.-J., ROCHET, M.-J., JENNINGS, S., FIELD, J. G. et GISLASON, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J. Mar. Sci.*, 62(3):384–396.
- SHIN, Y.-J., SHANNON, L. et CURY, P. (2004). Simulations of fishing effects on the southern benguela fish community using an individual-based model : learning from a comparison with ecosim. *African Journal of Marine Science*, 26:95–114.
- SHIN, Y.-J., TRAVERS, M. et MAURY, O. (acc.). Coupling models of low and high trophic levels : towards a pathways-oriented approach for end-to-end models. *accepté à Progress in Oceanography*.
- STENSETH, N., MYSTERUD, A., OTTERSEN, G., HURRELL, J., CHAN, K. et LIMA, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297:1292–1296.
- STRUB, P., SHILLINGTON, F., JAMES, C. et WEEDS, S. (1998). Satellite comparison of the seasonal circulation in the benguela and california current systems. *South African Journal of Marine Science*, 19:99–112.

- TRAVERS, M. et SHIN, Y.-J. (sub.). An end-to-end model coupling osmose and roms-n2p2z2d2 for representing marine food webs in a changing environment. *Soumis à Ecological Modelling*.
- TRAVERS, M., SHIN, Y.-J., JENNINGS, S. et CURY, P. (2007). Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 75:751–770.
- TRAVERS, M., SHIN, Y.-J., SHANNON, L. et CURY, P. (2006). Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern benguela ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63:943–956.
- van der LINGEN, C., HUTCHINGS, L. et FIELD, J. (2006). Comparative trophodynamics of anchovy engraulis encrasicolus and sardine sardinops sagax in the southern benguela : are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *African Journal of Marine Science*, 28(3/4):465–477.
- VEITCH, J., PENVEN, P. et SHILLINGTON, F. (acc.). The benguela : a laboratory for comparative studies. *accepté à Progress in Oceanography*.
- VERSMISSE, D. (2008). *Gestion de la complexite ? formelle et ope ?rationnelle des syste ?mes complexes : Application aux anthroposyste ?mes marins*. Thèse de doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais, France.
- WALTERS, C., CHRISTENSEN, V. et PAULY, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7:139–172.
- WALTERS, C., PAULY, D. et CHRISTENSEN, V. (1999). Ecospace : Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2:539–554.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. et BAIRLEIN, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416:389–395.
- WALVE, J. et LARSSON, U. (1999). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the baltic sea : implications for nutrient recycling. *Journal of Plankton Research*, 21:2309–2321.
- WESPESTAD, V., FRITZ, L., INGRAHAM, W. et MEGREY, B. (2000). On relationships between cannibalism, climate variability, physical transport, and recruitment success of bering sea walleye pollock (theragra chalcogramma). *ICES Journal of Marine Science*, 57:272–278.
- WHIPPLE, S., LINK, J., GARRISON, L. et FOGARTY, M. (2000). Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish and Fisheries*, 1:22–40.

YODZIS, P. (2000). Diffuse effects in food webs. *Ecology*, 81(1):261–266.

YODZIS, P. (2001). Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology & Evolution*, 16:78–84.

Publications et manuscrits

Annexe A

Travers M., Shin Y.-J., Jennings S., Cury P. (2007) Towards end-to-end models for investigating trophic controls and large changes induced by climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography* **75** : 751-770.

Annexe B

Travers, M. Shin, Y.-J. An end-to-end model coupling OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂ for representing marine food webs in a changing environment. *Soumis à Ecological Modelling*

Annexe C

Travers M., Shin Y.-J., (accepté) Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton. A simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem. *Accepté à Progress in Oceanography*

Annexe D

Travers, M., Shin, Y.-J., Cury, P.M., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J.A., Field, J.G. (accepté) Why we should go for integrated ecosystem models : consequences of feedback in coupling plankton and fish models. *Accepté à Ecological Modelling*

Annexe E

Travers, M., Watermeyer, K., Shannon, L.J., Shin, Y.-J. Changes in food web structure under scenarios of overfishing in the southern Benguela : comparison of the Ecosim and OSMOSE modelling approaches. *Accepté à Journal of Marine systems*

Annexe A



Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems

M. Travers^{a,*}, Y.-J. Shin^a, S. Jennings^b, P. Cury^a

^a IRD, CRHMT, avenue Jean Monnet 34203 Sète cedex, BP 171, France

^b CEFAS, Lowestoft Laboratory, Lowestoft, Suffolk NR33 0HT, United Kingdom

Available online 9 August 2007

Abstract

End-to-end models that represent ecosystem components from primary producers to top predators, linked through trophic interactions and affected by the abiotic environment, are expected to provide valuable tools for assessing the effects of climate change and fishing on ecosystem dynamics. Here, we review the main process-based approaches used for marine ecosystem modelling, focusing on the extent of the food web modelled, the forcing factors considered, the trophic processes represented, as well as the potential use and further development of the models. We consider models of a subset of the food web, models which represent the first attempts to couple low and high trophic levels, integrated models of the whole ecosystem, and size spectrum models. Comparisons within and among these groups of models highlight the preferential use of functional groups at low trophic levels and species at higher trophic levels and the different ways in which the models account for abiotic processes. The model comparisons also highlight the importance of choosing an appropriate spatial dimension for representing organism dynamics. Many of the reviewed models could be extended by adding components and by ensuring that the full life cycles of species components are represented, but end-to-end models should provide full coverage of ecosystem components, the integration of physical and biological processes at different scales and two-way interactions between ecosystem components. We suggest that this is best achieved by coupling models, but there are very few existing cases where the coupling supports true two-way interaction. The advantages of coupling models are that the extent of discretization and representation can be targeted to the part of the food web being considered, making their development time- and cost-effective. Processes such as predation can be coupled to allow the propagation of forcing factors effects up and down the food web. However, there needs to be a stronger focus on enabling two-way interaction, carefully selecting the key functional groups and species, reconciling different time and space scales and the methods of converting between energy, nutrients and mass.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Ecosystem models; End-to-end approach; Climate variation and change; Fishing effects; Marine ecosystem; Review

* Corresponding author.

E-mail address: travers@ird.fr (M. Travers).

1. Introduction

Various models have been used to investigate the effects of climate and fishing on marine ecosystems. However, effective management of living marine resources still requires more reliable predictions of the combined effects of climate and fishing, especially in the context of the adoption of an ecosystem approach to fisheries and the ongoing concerns about the long-term effects of climate change. Climate and fishing affect different components and attributes of the food web in different ways, for example, light on phytoplankton growth, temperature on zooplankton spatial distribution (Beaugrand et al., 2002), currents on recruitment success of small pelagic fish (Mullon et al., 2003), fishing on the size distribution of fish (Shin et al., 2005) and oxygen concentration on tuna distribution (Cayré and Marsac, 1993). Fishing and the environment also have indirect effects on organisms when direct effects propagate through the food web. Therefore, to assess the direct and indirect effects of climate and fishing on ecosystem dynamics, an adequate model should represent the key linkages among ecosystem components from the bottom to the top of the food web.

The recent emphasis on the potential value and development of end-to-end models (IMBER, 2005) has reflected a change in the perspective of fisheries and marine ecologists who are working together more closely than at any time in the last 2–3 decades. End-to-end refers to a specific approach to ecosystem modelling which (1) aims to represent the entire food web and the associated abiotic environment, (2) requires the integration of physical and biological processes at different scales, (3) implements two-way interaction between ecosystem components and (4) accounts for the dynamic forcing effect of climate and human impacts at multiple trophic levels. Developing end-to-end models is proving to be a challenging task. First, the complexity of an end-to-end model can be unmanageable given the number of species or functional groups that need to be represented, their biological variability, and the number and nature of interactions linking these components. Second, the spatio-temporal scales at which processes occur differ by many orders of magnitude, since they are associated with the organisms represented, possibly from viruses to whales. Third, fishing and the environment can affect most organisms in the ecosystem either directly and/or indirectly, increasing the number and complexity of processes to be represented.

The development of end-to-end models would improve our ability to quantify the interplay between climate and fishing effects. As such, the objectives of this paper are to review the main process-based approaches of marine ecosystem modelling, to identify their strengths and weaknesses in the context of end-to-end modelling and to propose further steps to move towards the development of end-to-end models. We focus on existing models with features that might contribute to end-to-end modelling, taking account of the parts of the food web that are represented, how fishing and environment effects are treated, and the effects of model structures on the ways in which these effects might propagate through the modelled food web.

Historically, components of marine ecosystems have been modelled independently and in different ways (Franks, 2002; Latour et al., 2003), reflecting research issues which focused on selected components. For example, biogeochemical models were developed for assessing carbon fluxes in the ocean and for understanding plankton dynamics in variable environments (Franks, 2002; Arhonditsis and Brett, 2004). In contrast, the larger organisms in marine ecosystems were originally studied because of their economic and social importance. As a result, fisheries models usually focused on single species or small groups of species and, with few notable exceptions (e.g., Andersen and Ursin, 1977), other components of the ecosystem and the effects of abiotic factors were not considered. There is a long history of using different approaches to model the dynamics of ecosystem components motivated by scientific understanding, institutional and agency objectives, etc. As a result, the development of end-to-end models needed to explore the interplay between climate and fishing at the ecosystem scale has progressed more slowly (e.g., deYoung et al., 2004). Here, we review the properties of models that focus on different components of the food web and consider the extent to which they can be extended or coupled to support an end-to-end approach, taking account of differences in the discretization methods (level of aggregation of organisms, e.g., population, functional group, trophic level), the representation of forcing factors and the spatial dimension used. Based on this analysis we suggest approaches for developing end-to-end models, based on structures that could easily be adapted for application in a range of ecosystems and that would help to meet the objectives of understanding the effects of climatic variation and change and developing the science needed to support the implementation of an ecosystem approach to fisheries. This review is intended to complement many of the detailed reviews of exist-

ing models (e.g., [Hollowed et al., 2000](#); [Whipple et al., 2000](#); [Latour et al., 2003](#)) by placing them in an end-to-end context.

2. Approaches to ecosystem modelling

2.1. Models of parts of ecosystems

2.1.1. Biogeochemical models

Initially, biogeochemical models represented the marine ecosystem in a simple way, by modelling fluxes of nitrogen, considered to be the main limiting nutrient of primary production, between three compartments: nutrients (N), phytoplankton (P) and zooplankton (Z) ([Steele, 1974](#); [Evans and Parslow, 1985](#); [Wroblewski et al., 1988](#); [Franks, 2002](#)). Adding a detritus compartment (D) which indirectly represents the bacterial activities of decomposition and mineralization, we obtain the classical biogeochemical model structure consisting of four boxes: the NPZD model. However, a more complicated structure is also widely used, such as that employed by [Fasham et al. \(1990\)](#). In this representation of the oceanic mixed layer, fluxes of nitrogen are modelled between nitrate and ammonium pools, phytoplankton, zooplankton, bacteria, a dissolved organic nitrogen compartment and detritus. Processes like uptake, grazing, death, sinking, decomposition and mineralization are explicitly modelled with differential equations and allow the simulation of plankton dynamics (see [Franks \(2002\)](#) for a review of the basic functions usually employed).

To improve the representation of plankton dynamics additional compartments have been added. While these may improve the trophic resolution they do not necessarily produce more accurate outputs ([Fulton et al., 2003](#)). The increasing complexity of biogeochemical models is illustrated for example through the modelled fluxes of both nitrogen and carbon, the discretization of plankton boxes into size-based classes ([Moloney and Field, 1991](#)), the incorporation of a spatial dimension to the model, along with depth (e.g., [Dadou et al., 2001](#)) or the coupling of biogeochemical models with hydrodynamic models (e.g., [Sarmiento et al., 1993](#); [Koné et al., 2005](#)) to work in three dimensions.

The coupling with hydrodynamic models allows a spatio-temporally heterogeneous environment characterized by variables such as temperature, irradiance, salinity, currents, depth of the mixed layer, wind stress to be considered. Coupled biogeochemical and hydrodynamic models are usually used for assessing environmental and/or climate effects on plankton components. Even if they are commonly referred to as ‘ecosystem models’, biogeochemical models represent only the smallest components of marine ecosystems and thus the lowest trophic levels of the food web and, with few exceptions ([Walsh, 1975](#); [Wroblewski and Richeman, 1987](#); [Parson and Kessler, 1987](#)) the effects of fishing are not/cannot be considered. In NPZD-type models the trophic interaction between low trophic levels (LTL) and high trophic levels (HTL) is implicitly represented by a fixed mortality term (constant or seasonally variable) for the zooplankton compartment. This mortality term, modelled by various mathematical functions ([Carloti et al., 2000](#)), represents the natural mortality, including predation exerted by fish on zooplankton, and serves mainly as a closure term ([Edwards and Yool, 2000](#)). However, the inadequate knowledge of this mortality can lead to unrealistic simulations of zooplankton dynamics and the zooplankton mortality rate often needs to be adjusted during the calibration of NPZD models ([Arhonditsis and Brett, 2004](#)).

2.1.2. Fish-centred models

Among the many models of fish communities that have been developed from a fisheries management perspective, one of the most complex models and one that has been used to provide advice on managing fisheries in a multi-species context is the MSVPA (MultiSpecies Virtual Population Analysis) proposed first by [Pope \(1979\)](#) and [Helgason and Gislason \(1979\)](#). As in the single species model VPA (Virtual Population Analysis), the MSVPA is based on equations for survival and catch. It represents the cohort dynamics of several exploited fish species, taking account of their predatory interactions and the changes in these interactions with body growth. Indeed, whereas the predation mortality is included in the natural mortality in single species VPA, it is explicitly modelled in MSVPA through mortality coefficients specific to each cohort. The model calculates predation mortalities either directly from stomach content analyses or based on the total food available to predators and coefficients which represent overlap, prey preferences and vulnerability of prey for their predators (for a synthesis on MSVPA, see [Magnusson, 1995](#)).

MSVPA provides a detailed representation of the dynamics within an exploited community but its data-hungry parameterisation and focus on stock management issues limits its potential for developing an approach to consider the combined effects of climate and fishing. The data required to parameterise the model include stomach content data for all age classes of all predators, which can typically only be obtained for a few well-studied species (i.e., target species in ecosystems studied for a long time, such as the North Sea) and the model structure does not readily allow for the addition of species or groups at the lowest trophic levels nor the impact of environment on food web components.

The multi-species model Osmose (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystem Exploitation) considers a greater proportion of the ‘fishy’ food web than MSVPA and simulates predation interactions between several target and non-target fish species (Shin and Cury, 2001, 2004). The particularity of this individual-based model (IBM) is that it assumes opportunistic predation based on spatial co-occurrence and size adequacy between a predator and its prey. Osmose represents fish individuals grouped in schools, which are characterized by their size, weight, age, taxonomy and geographical location (2D model), and which undergo different processes of fish life cycle (growth, explicit predation, natural and starvation mortalities, reproduction and migration) and species-specific fishing mortalities. Osmose has been applied to the Benguela upwelling ecosystem for which 12 fish species have been specified, from small pelagic fish to large demersal species (Shin et al., 2004; Travers et al., 2006).

The model needs growth, reproduction and mortality parameters that are often available for a wide range of species. For the Benguela application, 12 of the required parameters are unknown (larval mortality of each species) and are estimated by calibration of the model outputs to biomass data using a genetic algorithm. The individual-based approach underlying the Osmose model allows the simulation of patterns emerging from individuals’ interactions that can be tested against observed macroscopic data. The opportunistic size-based predation explicitly modelled at the individual scale leads to the emergence of a dynamic food web connecting the different species at the community scale. Predation by planktivorous fish species (or planktivorous early stages of piscivorous fish) is not developed explicitly in this model as the plankton pool is not detailed but appears implicitly as a “carrying capacity” parameter. Consequently, the effects of environmental variations can only be modelled by changing the carrying capacity parameter (i.e., variations of the total biomass of plankton Shin and Cury, 2004). The next step towards end-to-end modelling would consist in replacing this carrying capacity parameter by two-way coupling with a LTL model.

2.2. Coupling models of HTL and LTL: first steps towards end-to-end models

There have been recent attempts to develop ecosystem models by coupling models of LTL and HTL but in very few cases is the coupling truly bi-directional with information transfer both up and down the food web. With these interactive links, the dynamics of some components in one model depend on the dynamics of some components in the other model. In most “coupled” LTL–HTL models, *forcing* is a one-way information transfer, where the output of one model provides input to the other one but without feedbacks. In this case the status of the first model (the forcing one) is independent of the status of the other model (the forced one). The term *coupling* has also been used for years to describe the link between biological and physical models (Fennel and Neumann, 2004; Runge et al., 2004; Dippner, 2006), but rather than a two-way coupling this actually is a one-way forcing, either offline or online, from the hydrodynamic to the biological model (Hermann et al., 2001; Runge et al., 2004).

2.2.1. Larval IBM considering both plankton and fish

Several larval IBMs have been developed to investigate the effects of the biotic or abiotic environment on the early life history stages of fish (Hermann et al., 2001; Werner et al., 2001; Mullon et al., 2003). Hermann et al. (2001) considered how to link three different models of the western Gulf of Alaska in order to assess spatially the effects of climate on early life history of marine fish: a three dimensional hydrodynamic model of the area, an NPZ model for simulating plankton dynamics and an IBM of the development of the eggs and larvae of walleye pollock. Both biological models are forced by the same hydrodynamic model and are linked through the predation process. The 3D hydrodynamic model allows the investigation of the effects of spatial heterogeneity of environmental variables such as temperature, irradiance, salinity, turbulence, mixed

layer depth and currents, which affect plankton compartments and walleye pollock individuals. Although the early life history stages of fish can be considered as part of the plankton community (ichthyoplankton), the larvae of fish are considered to feed at a higher trophic level than the plankton represented in the NPZ model as they feed on copepod species.

The authors discuss different methods for linking the three sub-models. However, these are not based on true coupling since there is no feedback between models. Indeed, the link between the NPZ and the IBM sub-models is a forcing or one-way link, where the NPZ model serves as a prey field for the feeding of walleye pollock individuals simulated by the IBM (Hermann et al., 2001; Megrey and Hinckley, 2001). Depending on the life history stages of the copepods encountered at a specific geographic point of the prey field (after spatial interpolation), the early stages of fish grow more or less rapidly. However, there is no explicit predation mortality on zooplankton due to walleye pollock feeding. Although two biological models are linked in this study, they only represent the lowest part of the food web as the fish sub-model does not extend to adults. As indicated by their names, larval IBMs do not attempt to represent fish populations and thus cannot assess fishing effects or perturbations on the community size structure.

2.2.2. A model focusing on the link between HTL and LTL

The potential importance of two-way coupling is demonstrated by Sourisseau's (2002) model describing the annual dynamics of five size-structured copepod populations in the Gulf of Lion. The cumulative dynamics of these representative *meso*-zooplankton populations can be used to describe emergent patterns in the zooplankton community. The copepod populations feed on phytoplankton and micro-zooplankton and are in turn preyed upon by larvae of a fish population (anchovy, *Engraulis encrasicolus*) according to a size ratio between copepod size and larval oesophagus diameter. The interactive coupling between HTL and LTL in this model is represented by predation. On the one hand, larval fish development depends on the abundance and size distribution of copepods through predation (and thus growth rate) and starvation mortality. If fish larvae do not find enough copepods of a specific size at a specific time of the year (mismatch), then larvae will die and the recruitment of anchovy will be poor. On the other hand, copepod populations are preyed upon by anchovy larvae, a process which is represented in the model through a predation mortality term for the copepods correlated to the abundance of anchovy larvae. With his formulation, Sourisseau (2002) highlights the importance of true coupling between sub-models. For example, one of his simulations shows that if fish larvae are abundant, predation pressure on the zooplankton reduces the abundance of mature copepods until they cannot support the development of a second zooplankton peak later in the year.

Sourisseau's (2002) model is not fitted to quantitative data, but rather to qualitative patterns of zooplankton dynamics such as the phenology of abundance peaks. The fish sub-model is calibrated after the copepod sub-model by adjusting only one parameter, the ingestion half-saturation constant. Environmental effects are represented through two factors which vary seasonally. Temperature affects the growth and survival of each population of copepods and the survival of anchovy larvae. Environment also affects copepod communities indirectly, through seasonal variation in phytoplankton and micro-zooplankton biomass.

2.2.3. Coupling all plankton components with a fish life cycle model

Several studies of model forcing or coupling have been conducted for the north Pacific ecosystem, by linking a LTL biogeochemical model (NEMURO, North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography; Kishi et al., 2007) with a HTL fish population-bioenergetic model (Megrey and Kishi, 2002; Megrey et al., 2007; Rose et al., 2007) leading to the NEMURO.FISH model (NEMURO.For Including Saury and Herring). The biogeochemical model is a detailed model of the plankton community consisting of 11 compartments representing phytoplankton and zooplankton divided into two size-classes with an additional class for predatory zooplankton, three nutrient pools and particulate and dissolved organic matter. The bioenergetic model of fish simulates growth rate (calculated from consumption, respiration, egestion, excretion) and egg production which are incorporated into a population dynamics model driven by natural and fishing mortality rates for each cohort to represent the whole life cycle. This fish population dynamics and bioenergetic model has been applied to Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) and to saury (*Cololabis saira*).

Ito et al. (2004) present an application of a forcing by NEMURO on the fish model for the saury off the eastern coast of Japan. Fishing activity is not represented in this application whereas the abiotic environment

affects both the NEMURO model through forcing variables (irradiance and temperature) and the fish model through temperature effects on metabolic rates. In this application, the link between the LTL and HTL models is forcing: the NEMURO model serves as an input of prey availability for saury, but the predation exerted by fish does not appear as a mortality term in the NEMURO model. A more recent study applied to herring (Megrey et al., 2007) does account for fish predation on the zooplankton groups of the NEMURO sub-model. This application also considers egestion and excretion of fish as inputs of nitrogen for the POM (Particulate Organic Matter) and NH_4 (ammonium) compartments respectively. In this application, the calibration is realized in two successive steps: the LTL sub-model NEMURO is calibrated first, and in a second step the herring model is tuned by adjusting eight parameters. Megrey et al. (2007) compared simulations of populations' dynamics with and without interactive coupling between sub-models, but without calibrating the two sub-models simultaneously when they are coupled. The two-way coupling reduces zooplankton density relative to that in uncoupled simulations due to predation mortality from HTL and a density-dependent feedback on fish growth rate.

2.2.4. Trophic coupling between forage species and apex predators

The Spatial Ecosystem And Populations Dynamics Model (SEAPODYM) was developed for investigating physical–biological interactions between tuna populations and the pelagic ecosystem of the Pacific Ocean (Lehodey et al., 2003; Lehodey, 2005). It is constructed from three sub-models: a biogeochemical model acting as a forcing field and providing primary production (low trophic levels) coupled to a hydrodynamic model, a box-model of forage components (mid-trophic levels, MTL) and a detailed model of tuna species structured in age-classes (high trophic levels).

The MTLs, which represent crustaceans, fish and cephalopods, were initially represented by a single population (Lehodey et al., 2003) which has since been divided into six groups depending on their vertical distribution and diel migration (Lehodey, 2005). This box-model is coupled to the HTL model through predation. The available food provided by the MTL is integrated in the calculation of a habitat index driving tuna movements. Food availability also affects the starvation mortality of the HTL. As feedback, tuna populations impact the MTL through a predation mortality term calculated as a ratio between the prey required and prey available.

A hydrodynamic model is used to force the MTL and HTL models. The MTL model is forced by the coupled hydrodynamic-biogeochemical model through three factors: the prey dynamics depend on a simple energy transfer from primary production, the recruitment and mortality processes are correlated to temperature, and the currents affect the horizontal distribution of prey. The HTL model is also affected by the currents which drive the passive transport of tuna larvae and juveniles. Moreover, temperature and oxygen concentration are integrated in the calculation of habitat index, which is used for determining tuna advection and natural mortality rates.

The SEAPODYM model is strongly constrained by the environment at various levels, from the calculation of primary production to the dynamics of forage species and the calculation of habitat indices for top predators. As tuna are economically important, the exploited part of the tuna population is modelled and fishing activities are also integrated with the multi-species and multi-fisheries structure. In principle, this model seems to include many of the processes and interactions required as part of an end-to-end approach. The MTLs, however, contain little detail even though they have been recently divided into six boxes. Primary production is only used as a forcing variable, without feedback from the MTLs. This model, which is data-demanding owing to the detailed representation of tuna dynamics and life cycle, is appropriate for open ocean ecosystems where only apex predators are exploited, but could not be directly applied to coastal ecosystems where MTLs are heavily exploited by fisheries and need to be represented more precisely. Moreover, the capacity of the model to simulate tuna dynamics still needs to be validated.

2.3. Fully integrated models

2.3.1. Box-structured models

2.3.1.1. *Ecopath with Ecosim*. Ecopath is a food web model representing an ecosystem at a steady state by a network of quantified flows between ecosystem compartments (Christensen and Pauly, 1992). The ecosystem

compartments are based on various levels of taxonomic and functional aggregation, from detritus and phytoplankton to forage species and apex predators, in the pelagic and benthic systems (e.g., Field et al., 2006). For each compartment, biomass, production and consumption are either input or estimated from a mass conservation equation first proposed by Polovina (1984). The trophic levels of compartments are outputs.

The steady state approach of Ecopath proved to be restrictive, so a dynamic module called Ecosim was subsequently developed (Walters et al., 1997). Currently, Ecopath with Ecosim (EwE) is a deterministic system of ordinary differential equations modelling the temporal dynamics of the biomass of compartments undergoing different processes: production, fishing mortality, predation mortality, natural mortality, emigration and immigration. The foraging arena concept is used for modelling the predation process (functional response term), for which each prey biomass is divided into vulnerable and non-vulnerable components (Walters et al., 1997). The transfer rate between available and non-available prey can be adjusted for each compartment by the model user and represents the trophic control underlying the food web (top-down or bottom-up). In order to complement the Ecopath/Ecosim approach, an Ecospace version was developed (Walters et al., 1999) and allows a spatial distribution of compartment biomass across a 2D-grid according to habitat preferences. In this version, fishing effort is also spatially dependent expressed as fishing profitability and cost of fishing in each cell.

Even though it has potentially demanding data requirements, Ecopath has been applied to many ecosystems (about 130 EwE models have been published (Christensen and Walters, 1992)). Among the required inputs are catch rate, net migration rate, consumption rate, production rate, assimilation rate and diet composition of each compartment. This constant diet composition is the key characteristic of EwE as it is used to determine the trophic interactions (predation) occurring in the studied ecosystem.

Dealing with all trophic levels of the food web, EwE is a widely used model for evaluating ecosystem effects of different fishing policies and for evaluating the relative role of fishing in controlling historically observed trends in stock abundance. Some studies have focused on assessing the effects of fishing and climate change (Field et al., 2006; Araújo et al., 2006) on marine ecosystems. However, the direct effects of climate variation and change cannot be explicitly modelled in EwE and environmental impacts can only be represented through variations in phytoplankton biomass or egg production when seasonal environmental variations are considered, and through variations in the food consumption per unit biomass of each functional group for long-term variations such as decadal regime shifts (Christensen and Walters, 1992).

2.3.2. Extended biogeochemical models

ERSEM (European Regional Seas Ecosystem Model: Baretta et al., 1995; Baretta-Bekker and Baretta, 1997) is a generalized model of the cycling of carbon and macronutrients (nitrogen, phosphorus, silicon and also oxygen) which has been applied in 18 locations (Fulton et al., 2004a). The model consists of an inter-linked set of boxes and describes the biological and chemical processes in the water column, stratified or mixed, and in the benthic system. The biological components of the model are organized into functional groups, both in the pelagic sub-model and in the benthic sub-model. The basic structure of ERSEM represents the dynamics of nutrients, bacteria, phytoplankton, micro-zooplankton, meso-zooplankton, and organic matter. These LTL compartments do not have any internal size structure. Extending from the classical food web representation of biogeochemical models, the dynamics of fish and piscivorous organisms is also considered in a few applications of ERSEM. The biological dynamics of the functional groups are described in terms of physiological processes (ingestion, respiration, excretion, egestion) and population processes (growth, migration and mortality).

The predation process between fish and plankton has been represented either implicitly as a fixed fish predation rate on zooplankton and zoobenthos or explicitly based on a dynamic age-structured model of one or more fish populations (Bryant et al., 1995), although a fixed-predation rate is still assumed for fish species that were not explicitly modelled (pelagic piscivores, demersal guilds and other pelagic planktivores). Most applications of ERSEM have been conducted with fish components modelled as forcing variables. One study presents an application with an explicit herring compartment but this representation assumes a single average individual for each size-class/age-class (Heath et al., 1997).

Based on the same general concept as ERSEM, the IGBEM (Integrated Generic Bay Ecosystem Model) was developed by Fulton et al. (2004b) to examine the simultaneous effects of fisheries and eutrophication

and applied to the Port Phillip Bay, Australia, with a spatial discretization of 59 homogeneous boxes and three distinct layers (water column, epibenthic and sediment). The IGBEM was developed by combining two distinct models, a coupled physical and lower trophic levels model (PPBIM, Murray and Parslow, 1997, 1999) which provides the spatial features and the main physical processes, and the biogeochemical model of pelagic and benthic food webs ERSEM II (Baretta-Bekker and Baretta, 1997) which provides most of the biological processes. The IGBEM models spatial and temporal nutrient cycles and population biomass in an enclosed bay and represents the dynamics of 24 living compartments (from bacteria to large fish), two organic matter, five nutrient and two gaseous components linked through biological and physical interactions.

The Bay Model 2 (BM2, Fulton et al., 2004a) was developed using the same structure but with simpler assimilation and generalized handling equations, leading to three aggregated equations formalizing individual growth, release of nutrients (excretion) and production of detritus (through mortality). The simpler representation requires less than 50% of the number of parameters used in IGBEM but it still captures the main changes seen in ecosystems under the same conditions (Fulton et al., 2004a). Although the BM2 model may show anomalous behaviours, it has demonstrated that higher complexity in models (e.g., physiology in IGBEM) does not always lead to better ecosystem representations.

The effects of fishing and eutrophication are represented in IGBEM and BM2. Environmental processes affecting living communities are seasonal variations in solar irradiance and temperature, nutrient inputs from the open ocean and atmospheric deposition of dissolved inorganic nitrogen. Fishing activities are represented by a removal of fish biomass from the system. When studying the potential effects of fishing and climate, the main limitations of IGBEM and BM2 are the general representation of fish communities as functional groups, while exploitation and management actions are still strongly species-based.

2.3.3. Size-based models

Size spectra models are based on the biomass spectrum theory (Platt and Denman, 1977, 1978), which assumes that size governs biological rates and predatory interactions. In size-spectra studies, the whole ecosystem or community is represented by a continuum of biomass and organisms are represented only in terms of their body size. Size spectra models have been developed for modelling the dynamics of plankton communities (Zhou and Huntley, 1997), benthic communities (Duplisa et al., 2002), fish communities (Duplisa and Kerr, 1995; Benoit and Rochet, 2004; Arino et al., 2004) or the entire food web (Kerr and Dickie, 2001).

The basis of many of these models is the McKendrick–von Foerster partial differential equation which describes the evolution of biomass density with body size. Whereas the application proposed by Zhou and Huntley (1997) uses a growth rate only depending on weight, growth rate depends on prey consumption in the model developed by Benoit and Rochet (2004). The recent size spectrum model developed by Maury et al. (2007a) allows energy intake to be allocated to both growth and reproduction, according to the Dynamic Energy Budget bioenergetic model (Kooijman, 2000). By using stoichiometric formulations of the processes, the model is mass-balanced from the bottom to the top of the spectrum. One nice feature of size spectra models is their generality, since the parameters can reflect broad features of a food web, based on the scaling of body size, metabolism and life histories, and do not have to be specific to given communities or species.

Other types of size-based models can provide a convenient framework within which to account for species identity (Duplisa and Bravington, 1999). For example, building on the work of Gislason and Rice (1998), Pope et al. (2006) developed a generalised size-based simulation model for a community of species defined by their maximum body sizes (asymptotic length L_{∞} as defined in the von Bertalanffy growth model). Their approach captured the dynamics of individual species within the community and therefore provides a basis for starting to investigate links between community processes and the diversity and persistence of populations. Size-based models that can incorporate species identity have also been developed by Hall et al. (2006) and can be conducted using the Osmose model (Shin and Cury, 2004; Travers et al., 2006).

The effects of different forcing factors have been considered in size-based models. Environmental variations can be incorporated in the model through the parameters which depend on food concentration (e.g., Zhou and Huntley, 1997), or through the effects of temperature on metabolic rates (Maury et al., 2007a,b). Spatially dependent size spectra models are also under development with a coupling to hydrodynamic and NPZD models, but also coupled to detailed bioenergetic models for top predators (e.g., tuna in the APECOSM model,

Maury et al., unpublished results). Fishing mortality is easily represented in size-based models since fishing is typically a size-selective process (Benoît and Rochet, 2004; Pope et al., 2006).

3. Towards end-to-end modelling

3.1. Where do we start from?

3.1.1. The pieces of the food web puzzle

3.1.1.1. *Extent of the represented food web.* One of the main differences between the models reviewed in this paper is the extent of the representation of the food web (Fig. 1). Some models focus only on a subset of the food web, either the plankton components (NPZD-type models), part of the fish community (MSVPA, Osmose) or a selection of trophic levels (Hermann et al., 2001; Sourisseau, 2002). Conversely, other models aim to represent the whole food web, or at least a large part, considering large functional groups from the plankton community to top-predators (EwE, ERSEM, IGBEM/BM2). The range of trophic levels represented depends on the objectives addressed when developing the model (Table 1). In most cases, the unrepresented part of the ecosystem is taken into account through forcing variables such as closure terms (e.g., zooplankton mortality in NPZD-type models) or inputs (e.g., carrying capacity in Osmose). Due to the complex system underlying these forcing factors, they are often unknown or uncertain and thus they are used for model calibration rather than for their ecological meaning. However, they still have a large influence on the simulated dynamics (Edwards and Yool, 2000).

The end-to-end approach requires full coverage of ecosystem components, the integration of physical and biological processes at different scales and two-way interaction between ecosystem components. Many of the models that have been reviewed do not meet these requirements but could be extended by adding components and ensuring that all parts of the life cycles of species components are represented. New ecosystem components would be added to replace the closure terms or inputs previously described.

The possibility of extending models depends on their existing structure and purpose (Table 1). Thus, the possibilities of extension may be limited by the type of discretization, differences in processes and scale and/or the feasibility of parameterization. Even if it is possible to extend a model from its initial representation, this may not be cost-effective and/or may lead to the loss of the initial advantages of the model. When this is the case, and in the context of end-to-end modelling, we propose that a model conceived for

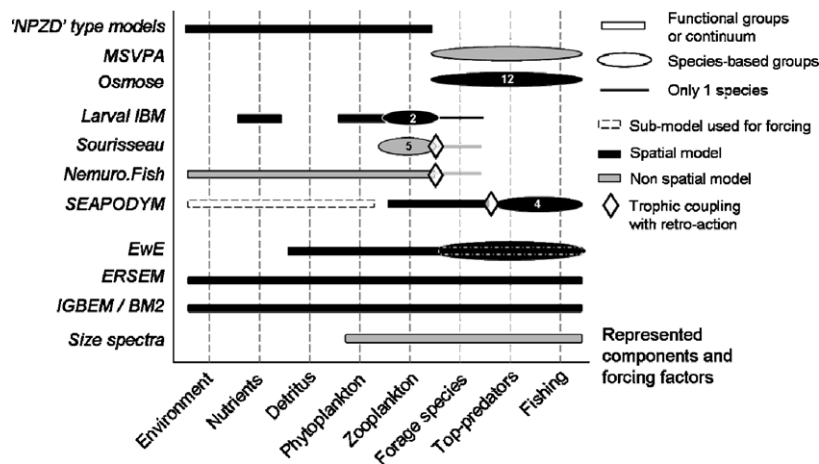


Fig. 1. Comparative representation of the features of the reviewed models. For each model the extent of the bar indicates which ecosystem components are explicitly represented, the shape of the bar indicates the species resolution used and the colour indicates whether the model is spatial. When a model is species-structured, the number of species considered is specified if it does not change with different applications of the model. Finally, the trophic link used for coupling sub-models is represented when there is two-way interaction between HTL and LTL sub-models.

Table 1
Main characteristics of the reviewed models

Models & Key references	Objectives	Discretization	Processes	Predation hypotheses	Areas	Resolution
NPZD Steele (1974), Fasham et al. (1990), Sarmiento et al. (1993)	<ul style="list-style-type: none"> Assessing fluxes of matter Estimation of primary production (plankton dynamics) and identification of forcing factors 	Plankton groups, nutrient and detritus pools	Growth (nitrogen uptake, grazing, respiration, excretion, egestion), mortality, sinking	Lotka-Volterra-derived predation Ingested food affects zooplankton growth rate (numerical response)	Various pelagic ecosystems	From 0D to 3D Daily
MSVPA Pope (1979), Helgason and Gislason (1979), Magnusson (1995)	<ul style="list-style-type: none"> Stocks assessments with consideration of interspecies predation 	Cohorts of fish species, age or size structure	Survival: natural and fishing mortalities, predation mortality	Fixed predation mortality rates (data-based, depending on predator diets). No numerical response	North Sea & Baltic Sea (exploited ecosystems with detailed fish diet data, catch data)	0D Annual
Osmose Shin and Cury (2001, 2004), Shin et al. (2004), Travers et al. (2006)	<ul style="list-style-type: none"> Studying the effects of fishing on species and community dynamics (size-based, species-based indicators) 	Schools belonging to cohorts of fish species, age and size structure	Explicit predation, growth, reproduction, migration, fishing mortality, natural and starvation mortalities	Size-based opportunistic predation Ingested food allocated to growth and indirectly to egg production	Benguela upwelling (Possibly various ecosystems, life history parameters, catch data)	2D week to 6-months period
Larval IBM Hermann et al. (2001), Megrey and Hinckley (2001)	<ul style="list-style-type: none"> Assessing the possible physical causes of interannual variability in recruitment 	Nutrient and phytoplankton pools, 2 copepod species (one discretized in stages) Individuals of first life-stages of one fish species	<p><i>Plankton</i>: nitrogen uptake, grazing, respiration, excretion, mortality, growth</p> <p><i>Fish</i>: mortalities (natural & starvation), growth, fish development, feeding, vertical migration</p>	Stage and size-based predation Ingested food affects fish growth, no predation mortality on zooplankton	Western Gulf of Alaska (possibly various ecosystems with valid hydrodynamic model)	3D Daily
Sourisseau Sourisseau (2002)	<ul style="list-style-type: none"> Estimation of fish recruitment according to food availability (quantity and quality) plankton community dynamics 	Discrete size spectra of 5 copepod species and a discrete size spectrum of one fish species	<p><i>Copepods</i>: growth (ingestion, egestion, respiration), natural and predation mortalities, reproduction</p> <p><i>Fish</i>: growth (ingestion via predation, egestion, respiration, metabolic losses), natural and starvation mortalities</p>	Size-based predation Ingested food serves for calculating growth rate and copepod mortality	Gulf of Lion (possibly various ecosystems with size-based data)	0D Daily

<p>NEMURO.FISH Ito et al. (2004), Megrey et al. (2007), Rose et al. (2007)</p>	<p>–Coupling dynamics of plankton and fish –Studying the effects of climate variability in pelagic ecosystems</p>	<p>Several plankton groups, nutrients and detritus pools. Cohorts of one fish species</p>	<p><i>Plankton</i>: nitrogen uptake, grazing, respiration, natural and predation mortalities <i>Fish</i>: growth (consumption, respiration, egestion, excretion, and egg production), natural and fishing mortalities, recruitment</p>	<p>Predation according to prey preference coefficients and prey densities. Ingested food considered in fish growth</p>	<p>Eastern coast of Japan (saury) – Vancouver Island area (herring) (possibly various ecosystems where few dominant fish species)</p>	<p>0D (or coarse resolution with few large areas) Daily</p>
<p>SEAPODYM Lehodey et al. (2003), Lehodey (2005)</p>	<p>–Exploring the effects of environmental variability on the pelagic ecosystem and tuna populations –Assessing the spatio- temporal dynamics of tuna species under fishing pressure and climate variability</p>	<p>Forage groups and cohorts of 4 tuna species</p>	<p><i>Forage groups</i>: Energy transfer from primary production, natural and predation mortalities, advection and diffusion <i>Tuna</i>: movement (advection + diffusion), natural and fishing mortalities, spawning</p>	<p>Predation according to tuna food requirements Predation mortality on forage groups No direct effects on tuna species (but indirect effects through habitat indexes)</p>	<p>Pacific Ocean (possibly open ocean ecosystems where top- predators are exploited, with few information on mid- trophic levels)</p>	<p>2D × 3 depth layers Daily</p>
<p>EwE Christensen and Pauly (1992), Walters et al. (1997), Pauly et al. (2000)</p>	<p>–Estimation of trophic fluxes within an ecosystem –Assessing the biomass available as well as the proportion of mortality due to predation and to fisheries –Representation of spatially aggregated dynamics of entire ecosystems</p>	<p>Functional groups and species from phytoplankton to top predators</p>	<p>Biomass production (Primary production or due to predation), predation mortality, fishing and diverse mortalities</p>	<p>Lotka-Volterra-derived predation Vulnerable and non- vulnerable prey compartments distinguished, numerical response</p>	<p>Various ecosystems (130 published applications, Christensen and Walters, 1992)</p>	<p>Spatial compartments considered in Ecospace Annual</p>

(continued on next page)

Table 1 (continued)

Models & Key references	Objectives	Discretization	Processes	Predation hypotheses	Areas	Resolution
ERSEM Baretta et al. (1995), Bryant et al. (1995)	<ul style="list-style-type: none"> – Providing a tool to support management of the marine environment on a regional scale – First attempts of coupling pelagic and benthic sub-models – Modelling biological interactions by integrating the higher trophic levels 	Plankton groups, nutrients and detritus pools, fish groups possibly discretized in cohorts	Growth (food uptake, assimilation, respiration, egestion, excretion), natural and predation mortalities, transport, sinking, fish migration, fish recruitment	Lotka-Volterra-derived predation Ingested food affects predator growth rate	North Atlantic – 18 locations (possibly various ecosystems with exchanges between benthic and pelagic sub-systems)	Coarse 3D resolution (e.g., 10 boxes × 2 layers) Daily
IGBEM/BM2 Fulton et al. (2004a), Fulton et al. (2004b)	<ul style="list-style-type: none"> – Providing a generic representation of a temperate embayment – combined effects of pollution and fishing – Testing the effects of model structure and complexity 	Plankton and fish groups, nutrients and detritus pools	Growth (food uptake, assimilation, respiration, egestion, excretion), natural and predation mortalities, transport, sinking(only growth, mortality and excretion are explicit in BM2)	Lotka-Volterra-derived predation Ingested food affects predator growth rate	Port Phillip Bay (possibly various ecosystems (notably temperate bays) with exchanges between benthic and pelagic sub-systems, and possibly nutrient inputs from land)	Coarse 3D (5 boxes × 2 depth layers + 5 “simple” boxes) Weekly 0D or more
Size spectra Duplisa and Kerr (1995), Zhou and Huntley (1997), Arino et al. (2004), Benoit and Rochet (2004), Maury et al. (2007b)	<ul style="list-style-type: none"> – Estimating production at different trophic levels – Providing a parsimonious way to assess fishing and climate impacts at the community or ecosystem level and to describe general community or ecosystem properties 	Continuum of organism size	Growth, mortalities (natural, explicit predation and fishing), possibly reproduction	Size-based predation Ingested food may be allocated to growth and reproduction	A few applications (e.g., benthic communities in the North Sea, plankton communities in the California Current, fish communities on Georges Bank)	

Column headings: Objectives – stated objectives of the investigator and other possible uses of the model; Discretization – the components of the ecosystem considered and their discretization; Processes – the life cycle processes that are modelled; Predation – a description of the way in which predation is modelled and the assumptions that are made; Areas – locations where the model has been used; Resolution – the spatial and temporal resolution of the model.

representing the whole food web is adapted or that different models conceived for different parts of the food web are coupled.

3.1.1.2. Discretization of food web components. The use of functional groups aims to simplify an ecosystem by aggregating those components that have similar ecological functions (Blondel, 2003), for instance the primary producers in NPZD-type models. This choice is mostly data-constrained (either for parameterisation or for confronting models with data). For example, the outputs of biogeochemical models usually have to be related to data which are collected at large scales and may not provide any distinction between species (e.g., satellite images of chlorophyll-*a*). Recent studies have focused on the ability of simple NPZD models to represent LTL processes, and the necessary structure of models to reliably represent the state and variability of plankton communities is still under debate (Franks, 2002; Anderson, 2005). Species-based discretization is usually used in models focusing on the dynamics of particular species of interest, often those that are the subject of fisheries management, and generally without consideration of the rest of the ecosystem. These differences in discretization among models may reflect the different objectives of the modellers and their backgrounds (e.g., in fisheries science or oceanography; Table 1). As a general rule, functional groups are favoured for LTL whereas species-based groups are used for HTL (Fig. 1). This distinction reflects an ecological difference between these ecosystem components in terms of the complexity of life histories and inter-individual variability (deYoung et al., 2004), reflects our capacity to monitor at a species specific level but also greater societal and fisheries interests in larger species relative to smaller ones. In moving towards end-to-end modelling, the maximum possible flexibility in the discretization of compartments will allow modellers to deal with the variable availability of information on different species or groups and also to maintain practical model structures that do not require fine levels of discretization throughout the food web when the questions being addressed do not relate to the food web as a whole. The EwE structure provides a good example of how to deal with these constraints. This structure allows species and even finer groupings such as age classes within species to be assessed, but also allows species to be represented as members of functional groups (e.g., other large pelagic species).

3.1.2. Forcing factors: representing fishing and climate effects

To investigate the interplay between climate and fishing effects to increase our ability to predict their effects, the influence of both factors and their propagation (e.g., through the predation process) should be explicit. At the top end of the food web, fishing effects are usually modelled via a fishing mortality rate term for each species targeted (Table 2), although this may be spatially dependent (Ecospace) or vary with the size of the fish caught and the gear employed (MSVPA, SEAPODYM). The effects of climate changes (large scale change or small scale variability) are modelled at different levels of the food web, depending on which of the following processes are emphasized: changes in plankton production (carrying capacity of the system), in the spatial distributions of living organisms (match/mismatch between predators and prey), in recruitment success (fish populations variability), or in biodiversity (ecological niches). The diversity of ecological processes that is influenced is reflected by the diversity of the physical factors that are included in the models (Table 2).

A review shows that the direct effects of climate and fishing have been modelled for a long time. However, few models allow for the effects of fishing and climate to be represented simultaneously and represent a significant advance towards end-to-end modelling. SEAPODYM model, for example, includes the effect of fishing on target species but also the abiotic environment affecting all the trophic levels, from the primary producers to “forage” species and top predators. When the effects of climate and fishing are only implicitly taken into account (see italics in Table 2), they often appear as closure terms in the models rather than evolving as a consequence of interactions. The challenging task in end-to-end modelling is to simulate the indirect effects of interactions between organisms, by representing the processes responsible for these effects. The effects are mainly caused by predation and competition and have the potential to affect the whole community. End-to-end models should be able to simulate the propagation of these effects through the food web.

3.1.3. Spatial features

Some of the reviewed models include spatial discretization while others consider the ecosystem as a spatially homogeneous box (Table 1 and Fig. 1). The choice of spatial scale has a clear effect on the phenomena that can be investigated with the different models. Scale is also an issue because the data available for parameterisation

Table 2
Variables used for modelling the effects of climate change and fishing in the reviewed ecosystem models

	Environmental effects	Fishing effects (F: fishing mortality rate)
NPZD	Temperature, light, salinity, depth of the mixed layer, wind	–
MSVPA	–	F for each species and for each age class
Osmose	<i>Carrying capacity</i>	F for each species, age of recruitment specified
Larval IBM	Temperature, salinity, irradiance, mixed layer depth, currents	–
Sourisseau	Temperature and phytoplankton biomass	–
NEMURO.FISH	Temperature, mixed layer depth, light intensity	–
SEAPODYM	Coupled 3D-NPZD-GCM models	Fishing mortality for each spatio-temporal unit and for each age class of tuna species – catchability and selectivity of gear considered
EwE	<i>Changes simulated through groups biomass, egg production and food consumption per unit biomass</i>	F for each species or functional group simulated
ERSEM	Irradiance, temperature	Removal of fish biomass through global fishing mortality
IGBEM / BM2	Irradiance, temperature	Removal of fish biomass through global fishing mortality
Size spectra	Physiological rates depending on temperature and food availability <i>Primary production</i>	F depending on fish size

When in italics, indirect effects of abiotic environment are considered implicitly.

are collected at different scales (e.g., nutrient samples versus satellite chlorophyll data versus fisheries survey data) and because models of the effects of climate change on ocean temperature may not be suitable for predicting temperature changes at km scales. The absence of spatial discretization can also exclude some potentially important processes from the model such as mismatch between predator and prey distributions. To deal with this limitation, some models use “tricks”, such as EwE which specifies a vulnerability coefficient representing the exchange rate between the vulnerable and non-vulnerable compartments for prey (depending on possible refuge areas). Using Osmose, Shin and Cury (2001) showed that the choice of spatial discretization influenced the predicted stability of a fish community: a coarse spatial discretization led to a community with few but strong links among the species whereas a finer one favoured multiple weaker links corresponding to a more stable community.

Fulton et al. (2004c) conducted an analysis that demonstrated the importance of spatial structure when trying to predict the effects of environmental change and fishing. They compared the output of three versions of the same model (for IGBEM and BM2) but with different spatial resolutions: a fine one also called the ‘deep’ model, ‘shallow’ models of large resolution, and a 1-box model. They concluded that the use of a model with little or no spatial discretization did not capture the effects of environmental variations or fishing as well as more spatially detailed models, and failed to simulate crucial emergent properties of the ecosystem. Therefore, even if it is not a general feature in ecosystem modelling (Fig. 1), a spatial dimension has to be considered in the development and use of end-to-end models and the resolution chosen should depend on the issues addressed and the degree of heterogeneity of the ecosystem represented.

3.2. What’s next? Challenges for developing coupled end-to-end models

There have already been attempts to couple HTL and LTL sub-models (Fig. 1), and these have provided insight into the issues that arise when coupling models with different discretization methods, processes and scales.

3.2.1. Coupling of formalism and discretization methods

In integrated models, the same representation may be used for different components such as phytoplankton, forage species and tuna (Fig. 1). Representing such different components in the same way is questionable when their life cycles are related to different spatio-temporal scales (deYoung et al., 2004), but coupling two

distinct models does make it possible to use two aggregation methods, as it is the case for SEAPODYM where tunas are discretized according to their taxonomy and age whereas the forage sub-model is discretized into six groups depending on diel migration.

Focusing on species in an entire food web will not be feasible, but there will be interest in the effects of fishing and climate on individual species as well as on functional groups. This can be accommodated if the discretization in the original models is appropriate, but difficulties would arise when, for example, the larvae of a fish species appear in a functional group (e.g., in the macro-zooplankton box) while the adults appear in a separate age-structured population model. A reasonable approximation would be to represent a set of species assumed to be representative of the functional groups they belong to in terms of abundance, biomass, and consumption rate (e.g., copepods for the mesozooplankton group, euphausiids for the macrozooplankton group). An alternate and complementary solution, as adopted in EwE, is to accommodate species and life stages in some boxes but have other boxes that represent the remainder of the functional groups to which they belong (e.g., one tuna box and one “other large pelagic species” box).

As well as allowing different representations of components, the coupling of distinct sub-models makes it possible to retain the state variables and units that are traditionally used in different disciplines. Thus LTLs can be modelled by fluxes of chemical elements such as nitrogen between functional groups (e.g., NPZD-type models, NEMURO sub-model) whereas HTLs are modelled by fluxes of biomass between species groups (possibly age- or size-structured) and each species is represented by its numerical abundance and/or biomass. To allow sub-models to interact, equivalence relationships between units have to be determined. Some general conversion factors have already been proposed and are currently used (e.g., Redfield ratio) but further experiments on the links between currencies would be valuable, in particular for accounting for different functional types (phytoplankton, zooplankton, gelatinous, fish, mammals). In the meantime, sensitivity analysis on any conversion factors will help to evaluate their possible impact on the simulated dynamics.

Coupling two distinct models may require representation of the same ecosystem components in each of the sub-models. For example, coupling a life-cycle model of fish with a plankton model involves the explicit representation of ichthyoplankton on one side and the representation of total zooplankton (often including ichthyoplankton) on the other. This dual representation occurs in SEAPODYM for forage groups and tuna larvae and juveniles which are also included as micronekton. Furthermore, as closure terms and input variables represent parts of the ecosystem (prey or predators) that become explicitly represented when coupling sub-models, there will be overlap if they are not revised during the coupling. Thus, to avoid a redundant representation of some components, they have to be adjusted, for example, by calibrating the sub-models simultaneously. This simultaneous calibration is not a feature of the coupled models presented in this review (Sourisseau's model, NEMURO.FISH and SEAPODYM), but should be considered in further advancing end-to-end modelling.

3.2.2. Coupling of processes

The three models that couple LTLs and HTLs reviewed herein use predation as the key process linking the two sub-models with feedbacks. However, additional coupling processes such as excretion and egestion can also be modelled (Megrey and Kishi, 2002; Megrey et al., 2007). The loss of biomass to the detritus and bacterial pool and the growth of ichthyoplankton to larger individuals at HTLs can also be considered as coupling processes (see Fig. 2 for a list of possible coupling processes). In spatial models, coupling between the hydrodynamics-NPZD model and the HTL model can also occur through advection and diffusion of HTLs (e.g., SEAPODYM) and the direct effect of temperature on metabolic rates of HTL (Runge et al., 2004). With the exception of Sourisseau's (2002) model, which is not spatially explicit, all the coupled models presented in this review are characterised by forcing from the hydrodynamic model to the biological model, a necessary process if environmental effects are to be assessed throughout the food web.

In addition to the role of predation in model coupling, we discussed its importance in driving the propagation of fishing and climate effects through the food web. Marine food webs are size-structured and largely based on opportunistic predation (Pope et al., 1994; Jennings et al., 2002; Shin and Cury, 2004). Thus, predation typically occurs when there is a spatio-temporal co-occurrence of predator and its prey, as well as suitability in quantity and quality (size rather than taxonomy) of prey. This leads to a supple and adaptable food web that is typically based on opportunism and such properties may explain why variations in the abundance

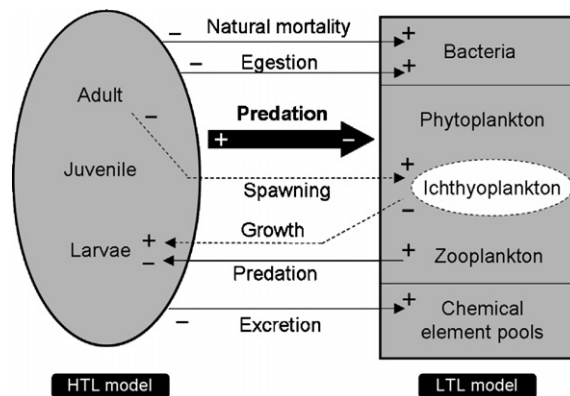


Fig. 2. Processes involved when coupling sub-models of high trophic levels (HTL) and low trophic levels (LTL). The large arrow represents the main process used for coupling (predation). The thinner arrows represent other processes that can be used for coupling both sub-models. The '+' and '-' signs represent the gain and loss of matter associated with each process. The processes operating inside each sub-model are not represented, neither are the processes related to physical features. The particular case of ichthyoplankton, possibly included in both sub-models (overlap), is represented within the dotted line.

of individual top predator species rarely cascade systematically down the food web (Pahl-Wostl, 1997). Opportunistic predation is responsible for many food web characteristics such as reticulation and adaptation of feeding behaviour, allowing, for example, a predator to survive by prey switching when its main prey decreases in abundance (e.g., due to fishing or low recruitment (Stibor et al., 2004)). In an end-to-end modelling approach, it is therefore essential to capture the significance of opportunistic predation in the food web, rather than considering an *a priori* fixed food web with pre-determined predation links (as it is the case for instance in EWE, ERSEM, IGBEM). Incorporating opportunistic predation is likely to be the key to understanding the changes in food web structure that are induced by the interplay between climate and fishing effects.

3.2.3. Coupling of scales

Models of HTLs are generally developed at a coarser spatio-temporal resolution than models of LTL, depending on the life cycle duration of the organisms at these trophic levels. Linking sub-models of HTLs and LTLs requires that their coupling deals with differences in scale, by integrating the information (e.g., by averaging) from the smaller scale to the larger one, and by distributing the information (e.g., via interpolation methods) from the larger scale to the smaller one. When the spatio-temporal scales of HTL models cannot be reduced, they have to be coupled to the smaller scales of the LTL model. Hermann et al. (2001) provide an example of links between three different spatial scales: they integrated a 4 km horizontal resolution hydrodynamics model into a 20 km horizontal resolution NPZ model and they interpolated the NPZ model for the continuous spatial domain of the larval fish IBM. While integration and interpolation can be used to link differences in scales, these links may also be considered as overlaps between influence zones of organisms (Czáran, 1998).

The coupling of different temporal scales is more difficult to achieve. Integration over time can be achieved by forcing the model with the larger time step with the model with a short time step. However, to represent feedback it is necessary to modify the set of small time steps used for integration, and this requires working back in time. To couple models with different time steps, therefore, asynchronous coupling procedures including iterative methods need to be used. The basis of these methods is to run both models repeatedly during one of the larger time steps until the outputs converge. Once convergence is achieved, or after a pre-determined number of iterations, the next time step is run in the same way. This approach can be very time-consuming with some model structures and other methods of transfer across scales have been developed (e.g., scale transfer between copepod individuals and populations in Duboz et al. (2003)), or could be adopted from other applications (e.g., atmosphere-land coupling (Foley et al., 1998)).

When coupling trophic models it is possible to link sub-models based on different spatial or temporal scales and with different aggregation levels (individual, population, community), according to the life cycle scale of

the ecosystem component represented (Werner et al., 2004). By continuing to model LTLs at a smaller spatio-temporal scale than HTLs, plankton dynamics, for example, can be simulated with no oversimplification. Moreover, with this approach, external factors are also represented at appropriate scales: fishing occurs at the population scale by removing a certain quantity of individuals whereas climate change occurs both at a smaller scale (individual scale) by affecting metabolic rates via temperature, irradiance and possibly turbulence, as well as at the population scale (for instance mismatch or recruitment success). Determining the appropriate spatio-temporal scale of each sub-model and refining the time and space scales coupling them will be a major issue when developing an end-to-end model by coupling.

4. Conclusion

Existing models have been developed from diverse perspectives (e.g., plankton-oriented or fish-oriented) with different objectives, forcing factors and formalism. None of the existing models in their current state provide the framework necessary to develop an end-to-end approach for assessing the combined impacts of fishing and climate change on the ecosystem. Models of low trophic levels, which represent mainly the plankton community through functional groups are well suited for exploring environment effects on ecosystems whereas HTL models, mostly species-based, can be used for assessing fishing effects. The scientific challenge lies in coupling LTL and HTL models to build end-to-end models that quantify the propagation of simultaneous fishing and climate effects down and up the food web. The development of effective coupling will require strong interaction between two relatively distinct scientific communities and the development and testing of methods to effectively reconcile different time and space scales, model two-way interactions, deal with different species discretizations and translate among currencies of energy, mass and nutrients.

Acknowledgements

This is a contribution to EUR-OCEANS Network of Excellence funded by the European Commission (contract FP6-511106). Morgane Travers was supported by a EUR-OCEANS scholarship. We thank John Field, Christian Mullon, Manuel Barange, Xabier Irigoien, Patrizio Mariani and three anonymous reviewers for their helpful comments and discussions on earlier version of this manuscript.

References

- Andersen, K.P., Ursin, E., 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders* 7, 319–435.
- Anderson, T.R., 2005. Plankton functional type modelling: running before we can walk? *Journal of Plankton Research* 27, 1073–1081.
- Araújo, J.N., Mackinson, S., Stanford, R.J., Sims, D.W., Southward, A.J., Hawkins, S.J., Ellis, J.R., Hart, P.J.B., 2006. Modelling food web interactions, variation in plankton production, and fisheries in the western English Channel ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 309, 175–187.
- Arhonditsis, G.B., Brett, M.T., 2004. Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling. *Marine Ecology Progress Series* 271, 13–26.
- Arino, O., Shin, Y.-J., Mullon, C., 2004. A mathematical derivation of size spectra in fish populations. *Comptes Rendus Biologies* 327, 245–254.
- Baretta, J.W., Ebenhöh, W., Ruardij, P., 1995. The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, 233–246.
- Baretta-Bekker, J.G., Baretta, J.W. (Eds.), 1997. Special issue: European Regional Seas Ecosystem Model II. *Journal of Sea Research* 38, 169–438.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic Marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692–1694.
- Benoît, E., Rochet, M., 2004. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology* 226, 9–21.
- Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *OIKOS* 100, 223–231.
- Bryant, A.D., Heat, M.R., Broekhuizen, N., Ollason, J.G., Gurney, W.S.C., Greenstreet, S.P.R., 1995. Modelling the predation, growth and population dynamics of fish within a spatially-resolved shelf-sea ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, 407–421.
- Carlotti, F., Giske, J., Werner, F. (2000). Modeling zooplankton dynamics. In: Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H., Huntley, M. (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual*, pp. 571–667.

- Cayré, P., Marsac, F., 1993. Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. *Aquatic Living Resources* 6, 1–14.
- Christensen, V., Pauly, D., 1992. Ecopath II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61, 169–185.
- Christensen, V., Walters, V., 1992. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172, 109–139.
- Czáran, T., 1998. Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman and Hall, London, p. 284.
- Dadou, I., Lamy, F., Rabouille, C., Ruiz-Pino, D., Andersen, V., Bianchi, M., Garçon, V., 2001. An integrated biological pump model from the euphotic zone to the sediment: a 1-D application in the Northeast tropical Atlantic. *Deep-Sea Research II* 48, 2345–2381.
- deYoung, B., Heath, M., Werner, F., Chai, F., Megrey, B., Monfray, P., 2004. Challenges of modeling ocean basin ecosystems. *Science* 304, 1463–1466.
- Dippner, J.W., 2006. Future aspects in marine ecosystem modelling. *Journal of Marine systems* 61, 246–267.
- Duboz, R., Ramat, E., Preux, P., 2003. Scale transfer modeling: using emergent computation for coupling an ordinary differential equation system with a reactive agent model. *Systems Analysis Modelling Simulation* 43, 793–814.
- Duplisea, D.E., Kerr, S.R., 1995. Application of a biomass size spectrum model to demersal fish data from the Scotian shelf. *Journal of Theoretical Biology* 177, 263–269.
- Duplisea, D.E., Bravington, M.V., 1999. Harvesting a size-structured ecosystem. In: International Council for the Exploration of the Seas Committee Meeting Z:01.
- Duplisea, D.E., Jennings, S., Warr, K.J., Dinmore, T.A., 2002. A size-based model of the impacts of bottom trawling on benthic community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 1785–1795.
- Edwards, A.M., Yool, A., 2000. The role of higher predation in plankton population models. *Journal of Plankton Research* 22, 1085–1112.
- Evans, G.T., Parslow, J.S., 1985. A model of annual plankton cycles. *Biological oceanography* 3, 327–347.
- Fasham, M., Ducklow, H., McKelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research* 48, 591–639.
- Fennel, W., Neumann, T., 2004. Introduction to the modelling of marine ecosystems. Elsevier Oceanography Series 72 (series Editor: David Halpern). Amsterdam, The Netherlands. 297p.
- Field, J.C., Francis, R.C., Aydin, K., 2006. Top-down modeling and bottom-up dynamics: linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California current. *Progress in Oceanography* 68, 238–270.
- Foley, J.A., Levis, S., Prentice, I.C., Pollard, D., Thompson, S.L., 1998. Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology* 4, 561–579.
- Franks, P.J.S., 2002. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics and application. *Journal of Oceanography* 58, 379–387.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series* 253, 1–16.
- Fulton, E.A., Parslow, J.S., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2004a. Biogeochemical marine ecosystem models II: the effect of physiological detail on model performance. *Ecological Modelling* 173, 371–406.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2004b. Biogeochemical marine ecosystem models I: IGBEM—a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling* 174, 267–307.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R., 2004c. Effects of spatial resolution on the performance and interpretation of marine ecosystem models. *Ecological Modelling* 176, 27–42.
- Gislason, H., Rice, J.C., 1998. Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES Journal of Marine Science* 55, 362–370.
- Hall, S.J., Collie, J.S., Duplisea, D.E., Jennings, S., Bravington, M., Link, J., 2006. A length-based multi-species model for evaluating community responses to fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 1344–1359.
- Heath, M., Robertson, W., Mardaljevic, J., Gurney, W.S.G., 1997. Modelling the population dynamics of *Calanus* in the Fair Isle current off northern Scotland. *Journal of Sea Research* 38, 381–412.
- Helgason, T., Gislason, H., 1979. VPA-analysis with Species Interaction due to Predation. ICES CM 1979/G:52.
- Hermann, A., Hinckley, S., Megrey, B., Napp, J., 2001. Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES Journal of Marine Science* 58, 1030–1041.
- Hollowed, A., Bax, N., Beamish, R., Collie, J., Fogarty, M., Livingston, P., Pope, J., Rice, J., 2000. Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES Journal of Marine Science* 57, 707–719.
- IMBER (2005). Science Plan and Implementation Strategy. IGBP Report No. 52, IGBP Secretariat, Stockholm. 76 p.
- Ito, S., Kishi, M., Kurita, Y., Oozeki, Y., Yamanaka, Y., Megrey, B., Werner, F., 2004. Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fisheries Oceanography* 13, 111–124.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Warr, K.J., 2002. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series* 226, 77–85.
- Kerr, S.R., Dickie, L.M., 2001. *The Biomass Spectrum: A Predator-prey Theory of Aquatic Production*. Columbia University Press, New York.
- Kishi, M.J., Kashiwai, M., Ware, D.M., Megrey, B.A., Eslinger, D.L., Werner, F.E., Aita, M.N., Azumaya, T., Fujii, M., Hashimoto, S., Huang, D., Iizumi, H., Ishida, Y., Kang, S., Kantakov, G.A., Kim, H.-C., Komatsu, K., Navrotsky, V.V., Smith, S.L., Tadokoro, K.,

- Tsuda, Yamamura, O., Yamanaka, Y., Yokouchi, K., Yoshie, N., Zhang, J., Zuenko, Y.I., Zvalinsky, V.I., 2007. NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling* 202 (1–2), 12–25.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H., Fréon, P., 2005. Modelling the primary and secondary productions of the Southern Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB4021.
- Kooijman, S.A.L.M., 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 424.
- Latour, R., Brush, M., Bonzek, C., 2003. Toward ecosystem-based fisheries management: strategies for multispecies modeling and associated data requirements. *Fisheries* 28, 10–22.
- Lehodey, P., Chai, F., Hampton, J., 2003. Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean-biogeochemical-populations dynamics model. *Fisheries Oceanography* 12, 483–494.
- Lehodey, P., 2005. Reference Manual for the Spatial Ecosystem and Populations Dynamics Model – SEAPODYM. WCPFC-SC1, ME IP-1.
- Magnusson, K.G., 1995. An overview of the multispecies VPA – theory and applications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5, 195–212.
- Maury, O., Faugeras, B., Shin, Y.-J., Poggiale, J.-C., Ben Ari, T., Marsac, F., 2007a. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: the model. *Progress in Oceanography*. doi:10.1016/j.pocean.2007.05.002.
- Maury, O., Shin, Y.-J., Faugeras, B., Ben Ari, T., Marsac, F., 2007b. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2: simulations. *Progress in Oceanography*. doi:10.1016/j.pocean.2007.05.001.
- Megrey, B.A., Hinckley, S., 2001. Effect of turbulence on feeding of larval fishes: a sensitivity analysis using an individual-based model. *ICES Journal of Marine Science* 58, 1015–1029.
- Megrey, B.A., Kishi, M.J., 2002. Model/REX Workshop to Develop a Marine Ecosystem Model of the North Pacific Ocean Including Pelagic Fishes. *PICES Scientific Report*, 20, pp. 77–176.
- Megrey, B., Rose, K., Klumb, R., Hay, D., Werner, F., Eslinger, D., Smith, L., 2007. A bioenergetic/population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient–phytoplankton–zooplankton model: dynamics, description, validation and sensitivity analysis. *Ecological Modelling* 202, 144–164.
- Moloney, C., Field, J., 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *Journal of Plankton Research* 13, 1003–1038.
- Mullon, C., Fréon, P., Parada, C., Van der Lingen, C., Huggett, J., 2003. From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. *Fisheries Oceanography* 12, 396–406.
- Murray, A., Parslow, J., 1997. Port Phillip Bay Integrated Model: Final Report. Technical Report No. 44. Port Phillip Bay Environmental Study. CSIRO, Canberra, Australia.
- Murray, A.G., Parslow, J.S., 1999. Modelling of nutrient impacts in Port Phillip Bay—a semi-enclosed marine Australian ecosystem. *Marine and Freshwater Research* 50, 597–611.
- Pahl-Wostl, C., 1997. Dynamic structure of a food web model: comparison with a food chain. *Ecological Modelling* 100, 103–123.
- Parson, T.P., Kessler, T.A., 1987. An ecosystem model for the assessment of plankton production in relation to the survival of young fish. *Journal of Plankton Research* 9, 125–137.
- Pauly, D., Christensen, V., Walters, C., 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57, 697–706.
- Platt, T., Denman, K., 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. In: Goldberg (Ed.), *The Sea*. John Wiley, New York.
- Platt, T., Denman, K., 1978. The structure of pelagic ecosystems. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 173, 60–65.
- Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. I: the ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3, 1–11.
- Pope, J.G., 1979. A Modified Cohort Analysis in Which Constant Natural Mortality is Replaced by Estimates of Predation Levels. *ICES C.M.* 1979/H, 16p.
- Pope, J.G., Shepherd, J.G., Webb, J., 1994. Successful surfriding on size spectra: the secret of survival in the sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 343, 41–49.
- Pope, J.G., Rice, J.C., Daan, N., Jennings, S., Gislason, H., 2006. Modelling an exploited marine fish community with 15 parameters: results from a simple size-based model. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1029–1044.
- Rose, K.A., Werner, F., Megrey, B.A., Aita, M.N., Yamanaka, Y., Hay, D., 2007. Simulated herring growth responses in the Northeastern Pacific to historic temperature and zooplankton conditions generated by the 3-dimensional NEMURO nutrient–phytoplankton–zooplankton model. *Ecological Modelling* 202, 184–195.
- Runge, J.A., Franks, P.J.S., Gentleman, W.C., Megrey, B.A., Rose, K.A., Werner, F.E., Zakardjian, B., 2004. Diagnosis and prediction of variability in secondary production and fish recruitment processes: developments in physical–biological modeling. In: Robinson, Allan R., Brink, Kenneth H. (Eds.). *The Sea*, vol. 13. Harvard University Press, Cambridge, p. 1033 (Chapter 13).
- Sarmiento, J.L., Slater, R.D., Fasham, M.J.R., Duclow, H.W., Toggweiler, J.R., Evans, G.T., 1993. A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the north Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 417–450.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources* 14, 65–80.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 414–431.

- Shin, Y., Shannon, L.J., Cury, P.M., 2004. Simulations of fishing effects on the Southern Benguela fish community using the individual-based model OSMOSE. Lessons from a comparison with Ecosim simulations. In: Shannon, L.J., Cochrane, K.L., Pillar, S.C. (Eds.), *Ecosystem Approaches to Fisheries in the Southern Benguela*. African Journal of Marine Science 26, 95–114.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.J., Jennings, S., Field, J.G., Gislason, H., 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science* 62, 384–396.
- Sourisseau, M., 2002. Etude de la structure de taille de la communauté des copépodes par l'analyse de spectres mesurés avec un compteur optique et par la modélisation de la dynamique des populations. PhD Thesis Université Pierre et Marie Curie – Paris VI.
- Steele, J., 1974. *The structure of marine ecosystem*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 128pp.
- Stibor, H., Vadstein, O., Diehl, S., Gelzleichter, A., Hansen, T., Hantzschke, F., Katechakis, A., Lippert, B., Løseth, K., Peters, C., Roederer, W., Sandow, M., Sundt-Hansen, L., Olsen, Y., 2004. Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecology Letters* 7, 321–328.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Shannon, L., Cury, P., 2006. Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 943–956.
- Walsh, J.J., 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Research* 22, 201–236.
- Walters, C., Christensen, V., Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7, 139–172.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2, 539–554.
- Werner, F.E., Quinlan, J.A., Lough, R.G., Lynch, D.R., 2001. Spatially-explicit individual based modeling of marine populations: a review of the advances in the 1990s. *Sarsia* 86, 411–421.
- Werner, F.E., Aretxabaleta, A., Edwards, K.P., 2004. Modelling marine ecosystems and their environmental forcing. In: Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Belgrano, A. (Eds.), *Marine Ecosystems and Climate Variation*. Oxford University Press, pp. 33–46.
- Whipple, S., Link, J., Garrison, L., Fogarty, M., 2000. Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish and Fisheries* 1, 22–40.
- Wroblewski, J.S., Richeiman, J.G., 1987. The non-linear response of plankton to wind mixing events – implications for survival of larval northern anchovy. *Journal of Plankton Research* 9, 103–123.
- Wroblewski, J.S., Sarmiento, J.L., Flierl, G.R., 1988. An ocean basin scale model of plankton dynamics in the North Atlantic. 1. Solutions for the climatological oceanographic condition in May. *Global Biogeochemical Cycles* 2, 199–218.
- Zhou, M., Huntley, M., 1997. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Marine Ecology Progress Series* 159, 61–73.

Annexe B

An end-to-end model coupling OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂ for representing marine food webs in a changing environment

Travers, M. ^{(1)*} Shin, Y.-J. ⁽¹⁾

⁽¹⁾ IRD CRHMT, avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète, France

* corresponding author : travers@ird.fr, +33 (0) 4 99 57 32 52, Fax: +33 (0) 4 99 57 32 95

Abstract

Global warming and overfishing have been proved to have combined bottom-up and top-down impacts on marine food webs and therefore should now be both integrated into so-called end-to-end modeling studies. Within this new orientation, we developed an end-to-end model by coupling the high trophic level model OSMOSE with a biogeochemical model of plankton (ROMS-N₂P₂Z₂D₂). OSMOSE is a multi-species individual-based model simulating the whole life cycle of fish and representing fish schools interacting through opportunistic and size-based predation in a 2 dimensional grid. It is linked to the biogeochemical model through the predation process which uses the plankton groups as available food for fish and applies the retroaction, i.e. mortality rate on plankton due to fish predation. In this paper we describe in details the two-way coupling between the models and we follow the protocol of the pattern-oriented-modeling approach to validate the coupled model to the southern Benguela ecosystem. At the individual level, model outputs are similar to observed diets for several species from small pelagic fish to top predatory fish, if not quantitatively at least qualitatively. Detailed diets per length classes and per area highlight the underestimation of macro-zooplankton by the model and the biases due to the lack of vertical structure. At the population level, the temporal trends of the size structure are similar between the model and data, even though model outputs show less variability than in data. Finally, at the community level, the modeled trophic structure is coherent with the knowledge available for this ecosystem, as denoted by the comparison of species trophic levels and their ordination. The model is then used to study the emergent trophic links between species, their strength and the very high connectivity observed for the modeled food web of the southern Benguela ecosystem. We also highlight the potentiality of this model for tracking indicators at various hierarchical levels and finally mention the fields of research where this coupled model can be applied.

Keywords: ecosystem model, two-way coupling, pattern-oriented modeling validation, individual-based model, trophic interactions, Benguela food web

Introduction

While the ecosystem approach to fisheries has been advocated for a decade (FAO, 2003), a related concern has grown about the effects of global change on marine ecosystems. Global warming and overfishing have been proved to have combined impacts on marine ecosystems, and have now to be concomitantly considered in studies on ecosystem dynamics (Cury et al. 2008). These forcing factors certainly affect the dynamics of particular species, but they may as well affect the entire food web, not only in terms of flux intensity, but also in terms of structure. With the challenge to predict future impacts of global change, the use of new tools has been encouraged, and the development of end-to-end models is one of the tracks to follow.

In this context, existing methods are not completely suitable for addressing ecosystem dynamics in a changing environment and for predicting the combined effects of overfishing and global warming on marine food webs. Difficulties are encountered with statistical models for producing robust predictions because we are facing previously un-encountered situations. In the current modeling landscape, there is not a wide choice of existing mechanistic models allowing the modeling of both fishing and environmental effects (Travers et al. 2007). Applications of the ecosystem model Ecopath with Ecosim (Walters et al. 1997) have started to address the effects of both fishing and climate change (Field et al. 2006, Araújo et al. 2006), but as the trophic links between species are fixed as input, this model is probably not flexible enough for addressing shifts in food web structure.

End-to-end models aim to represent the whole ecosystem in its environment. In such models, physical and biological processes are integrated at different scales and two-way interactions are considered between ecosystem components. Finally these models account for the dynamic forcing effect of climate and human impacts at multiple trophic levels (Travers et al. 2007). Our objective is to develop such an end-to-end model by coupling two distinct models, one of low trophic levels (LTLs) and one of high trophic levels (HTLs), suitable to address combined effects of global changes on the structure and function of marine food webs. We chose to couple OSMOSE (Shin and Cury, 2001a, 2004), an individual-based model of several fish species with a coupled hydrodynamic-biogeochemical model of plankton. Linking both models is realized through the predation process, used as a two-way coupling process. Predation is the major process involved in the transfer of biomass between organisms in the marine environment and thus is the key of the propagation of fishing and environmental effects up and down the food web. In our coupled model, predation is characterized by size-based opportunism as highlighted by numerous empirical studies on marine food webs (e.g. Scharf et al. 2000, Jennings et al. 2001, Ménard et al. 2006).

The coupled model described here represents the 3D dynamics of physical variables such as currents, salinity and temperature. It also represents the plankton groups from phytoplankton to large zooplankton, and finally fish species with all stages of fish from eggs and larvae up to adults being explicitly represented and which can be subject to fishing activity. Thus, the major components of the ecosystem are represented as well as major physical and anthropogenic forcing factors. Moreover, through the predation process which is represented in both models and linking them, the effects of these factors can propagate up and down the food web, making all trophic levels susceptible of being affected. Finally, because predation is modelled as an opportunistic process, the food web structure can change under pressure of global changes.

In a first part the coupled model is described, focusing on the plankton model ROMS-N₂P₂Z₂D₂ first, then on the multi-species model OSMOSE and finally on the two-way coupling process linking both models. Then we present the method used to calibrate the model, based on genetic algorithms. We validate the model applied to the southern Benguela ecosystem by comparing output with independent data at multiple levels, following the pattern-oriented modeling approach advocated by Grimm et al. (2005). Finally we discuss the model output and its potentialities for studying marine food webs and assessing the combined effects of global changes on ecosystems.

Materials and Methods

First part of the coupled model, the LTLs model is a biogeochemical model representing the dynamics of phytoplankton and zooplankton communities split into boxes accordingly to their size and forced by hydrodynamics. The HTLs model OSMOSE is a size-based and multispecies model in which

no pre-determined diets are prescribed, allowing the food web to emerge from local predation interactions. Developed and applied separately to the southern Benguela ecosystem, these models have undergone some changes in order to couple them which are presented here.

1. The LTLs model: ROMS-N₂P₂Z₂D₂

ROMS (Regional Ocean Modeling Systems, Shchepetkin and McWilliams, 2005) is a three-dimensional hydrodynamic model which has been applied to the southern Benguela (Penven et al. 2001). The “Plume” configuration uses a curvilinear grid extending from the Agulhas Bank on the south coast of South Africa to Hondeklip Bay (30°S–17°E) on the West coast (Figure 1A), with a horizontal resolution ranging from 18 km at the coast to 31 km offshore, and 20 vertical layers. The model is forced by monthly climatology fields derived from the Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) (Da Silva et al., 1994), including notably wind stress and heat flux at sea surface.

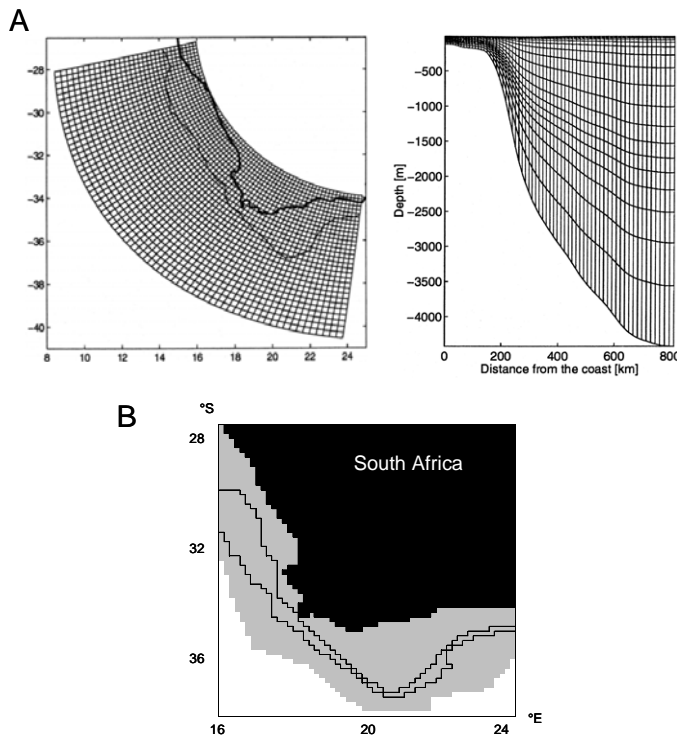


Figure 1: Grids of the sub-models used in this study. A) ROMS curvilinear grid with resolution ranging from 18km near the coast to 31 km offshore (the coast line is marked by the bold line and the thinner line represents the 500m isobath) and 20 vertical layers following the topography. B) OSMOSE square grid, divided into cells of 0.15° x 0.15°, with the isobaths 200m and 500m represented. The total area covered by HTL organisms, computed from the sum of distribution maps available for all species, is represented in grey.

ROMS has been coupled to a biogeochemical model of plankton by Koné et al. (2005), in which the classical NPZD compartments (for Nutrients, Phytoplankton, Zooplankton and Detritus) are split into two compartments mostly according to size. Ammonium and nitrate form the two nutrient pools, micro and meso-phytoplankton and micro and meso-zooplankton compartments represent respectively the dominant communities of flagellates and diatoms for phytoplankton, and ciliates and copepods for zooplankton, and the detritus box is split into slow (small) and fast (large) sinking detritus (Figure 2).

This N₂P₂Z₂D₂ model is based on differential equations representing fluxes of nitrogen between compartments expressed in mmolN.m⁻³. Nitrogen is the classic currency used in plankton models as it is generally considered to be the main limiting nutrient to primary production and allows to disentangle new and regenerated productions (Fasham et al. 1990). Phytoplankton growth rate (μ_p) is limited by three factors: light intensity (PAR : photosynthetically available radiation), temperature (T) and nutrients concentration (N), as expressed in the following equations.

$$\mu_p = \mu_p(PAR, T) \cdot \mu_p(N) \quad (\text{Eq.1})$$

$$\mu_p(PAR, T) = \frac{V_p \cdot \alpha \cdot PAR}{\sqrt{V_p^2 + \alpha^2 \cdot PAR^2}} \quad \text{with} \quad V_p = a \cdot b^T \quad (\text{Eq.2})$$

$$\mu_p(N) = \frac{[NH_4]}{k_{NH_4} + [NH_4]} + \left(\frac{[NO_3]}{k_{NO_3} + [NO_3]} \cdot \frac{k_{NH_4}}{k_{NH_4} + [NH_4]} \right) \quad (\text{Eq.3})$$

with α being the initial slope of the phytoplankton-irradiance curve, a and b , parameters of the light-saturated growth, and k_{NH_4} and K_{NO_3} being the half-saturation constants for ammonium and nitrate uptake respectively.

The light limitation (Equation 2) depends on the PAR, calculated at each time step and is spatially variable according to the surface irradiance and the chlorophyll concentration. It also varies according to temperature through the V_p term, which is the light-saturated growth. Equation 3 represents the nutrients limitation, formulated following Michaelis-Menten relationship, with inhibition of nitrate (NO_3) uptake by high concentration of ammonium (NH_4). Phytoplankton groups also undergo loss by predation due to grazing by zooplankton, as well as a constant natural mortality rate (m_p).

Zooplankton growth rate (g_z) depends on the food ingested according to a Holling type II function (Equation 4).

$$g_z = g_{max} \cdot \frac{\sum e_{zi} \cdot [F_i]}{k_z + \sum e_{zi} \cdot [F_i]} \quad (\text{Eq. 4})$$

Where g_{max} is the maximum grazing rate, e_{zi} are preference coefficients of zooplankton z for each available prey i , reflecting the difference of filtration efficiencies, k_z is the half-saturation constant for the predator ingestion, and F_i is the concentration of prey i . Ciliates are considered herbivorous and prey upon both phytoplankton groups (with a preference for flagellates) whereas copepods are considered omnivorous and thus can prey upon flagellates, diatoms and ciliates. Excretion is modelled by a constant flux of nitrogen from zooplankton towards the ammonium pool. Processes of egestion and natural mortality (mortality rate m_z) are represented by a constant loss from zooplankton towards detritus boxes.

Detritus boxes are filled from natural mortalities of the 4 living groups and egestion from zooplankton groups (fecal pellets). Remineralization rates are considered constant and lead to nitrogen fluxes from detritus boxes to the ammonium pool, which is in turn transformed into nitrate with a constant nitrification rate (Koné et al. 2005). The differential equations of all biological compartments can be found in appendix A. Parameters values are from Koné et al. (2005) and summarized in Table 1.

The spatio-temporal dynamics of these compartments are affected by the temperature and the circulation pattern provided by the hydrodynamic model ROMS. The model is initialized with a NO_3 spatial distribution from Conkright et al. (1994), whereas the initial conditions of all other groups are constant: 0.1 mmolN.m^{-3} for NH_4 , $0.04 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for flagellates, $0.06 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for diatoms, $0.04 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for both groups of zooplankton and $0.02 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for both detritus boxes. In this configuration, the model stabilizes after 2 years of spin-up (Koné et al. 2005). The biological part of the

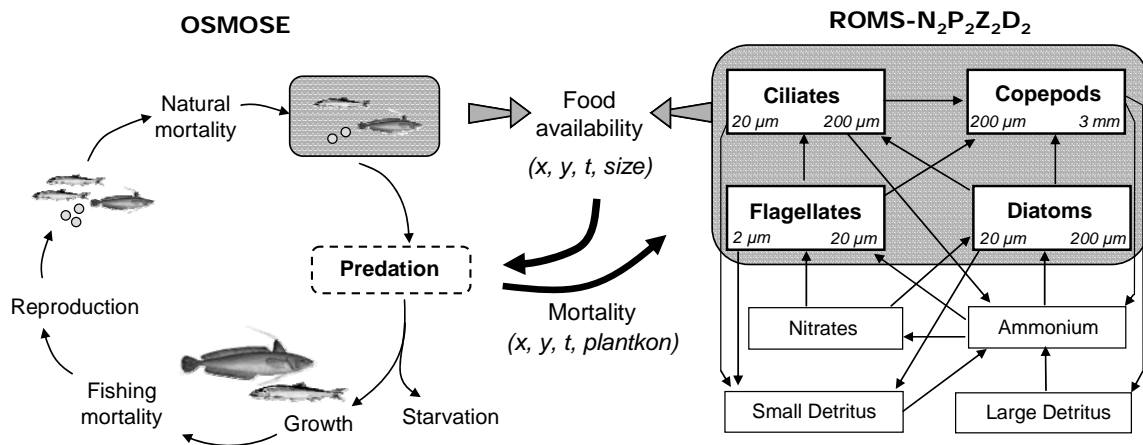


Figure 2: Principle of the two-way coupling between OSMOSE and ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$. At each time step (t) and at each location (x,y), the biomass of phytoplankton and zooplankton is used in OSMOSE for the predation process. In OSMOSE, fish can prey upon both plankton and fish, according to predator/prey size ratios and local prey availability. The retroaction consists in a predation mortality applied to plankton groups accordingly to the effective amount of plankton eaten.

Table 1: Parameters values of the biogeochemical model N₂P₂Z₂D₂

Parameter	Description	Value	Unit	Reference
Phytoplankton groups				
α	Initial slope of the phytoplankton-irradiance curve	Flagellates: 0.025	mg C (mg Chla W m ⁻² d) ⁻¹	Oschlies and Garçon (1999) Popova et al. (2002)
		Diatoms: 0.04		
a	Maximal growth rate at 0°C	Flagellates: 0.557	d ⁻¹	Koné et al. (2005)
		Diatoms: 0.8356		
b		1.066	n.d.	Oschlies and Garçon (1999) Popova et al. (2002)
K_{NO3}	Half-saturation constant for NO ₃ uptake	Flagellates: 1.0	mmol N.m ⁻³	Chifflet et al. (2001)
		Diatoms: 2.0		
K_{NH4}	Half-saturation constant for NH ₄ uptake	Flagellates: 0.5	mmol N.m ⁻³	Tian et al. (2000) Olivieri and Chavez (2000) Bahamón and Cruzado (2003) Lacroix and Nival (1998)
		Diatoms: 0.7		
m_p	Mortality rate	Flagellates: 0.027	d ⁻¹	Koné et al. (2005) Lacroix and Nival (1998) Oschlies and Garçon (1999)
		Diatoms: 0.03		
Zooplankton groups				
K_z	Half-saturation rate constant for ingestion	Ciliates: 1.0	mmol N.m ⁻³	Koné et al. (2005)
		Copepods: 2.0		
g_{max}	Growth rate	Ciliates: 1.2	d ⁻¹	Chifflet et al. (2001) Bahamón and Cruzado (2003) Lacroix and Nival (1998)
		Copepods: 0.96		
e_1	Capture efficiency for ciliates	Flagellates: 1.0	n.d.	Chifflet et al. (2001) Koné et al. (2005)
		Diatoms: 0.4		
e_2	Capture efficiency for copepods	Flagellates: 0.5	n.d.	Lacroix and Nival (1998) Chifflet et al. (2001) Koné et al. (2005)
		Diatoms: 1.0		
m_z	Mortality rate	Ciliates: 0.025	d ⁻¹	Koné et al. (2005) Olivieri and Chavez (2000)
		Copepods: 0.05		

model has been calibrated to an average year (corresponding to forcing climatology) for the southern Benguela, with a particular interest on simulating the spatio-temporal seasonal dynamics (Koné et al. 2005). For this study, the compartments of interest of this model consist in the living groups, namely flagellates, diatoms, ciliates and copepods, as they are used as a food supply for the HTLs model.

2. The HTLs model: the multi-species model OSMOSE

The individual-based model OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine eCOsystems Exploitation) aims at simulating fish individuals interacting via an opportunistic size-based predation process (Shin and Cury, 2001a, 2004). The basic unit of this model is a super-individual representing a school of organisms of the same size, same age and belonging to the same species. These schools interact through opportunistic predation, based on spatio-temporal co-occurrence and size adequacy between a predator and its prey. Because of this opportunism, no a priori food web or diet matrix are set, but they emerge from local trophic interactions. This is an interesting feature of the model when addressing effects of global change on marine ecosystems (Travers et al. accepted).

In the initial version of OSMOSE (Shin and Cury 2001a, 2004), fish schools were split into piscivorous and non-piscivorous fish according to their age and taxonomy. The biomass of non-piscivorous fish was constrained by a carrying capacity parameter, which represented the maximum biomass of planktivorous fish, i.e. sustainable by an implicit plankton biomass. Thanks to the coupling with an explicit plankton model, the carrying capacity term no longer exists, neither does the piscivorous split. Instead, an individual can feed on both plankton and fish according to a feeding size range defined by a maximum and minimum size ratio between a predator and its prey.

In order to facilitate the coupling with the LTL model, the time step of OSMOSE initially set to the semester has been reduced down to a 2-weeks period, and is composed of the following processes (figure 2).

a. Spatial distribution

In this two-dimensional model, because of the poor knowledge available on the determinism of fish movement, the horizontal distribution of fish is driven by presence/absence maps provided as input. Schools are randomly distributed within the distribution maps computed per species, age and per season (Shin et al. 2004; appendix B). When the distribution map of the population does not change from one time step to the next (i.e., within a season), schools move randomly to an adjacent cell of the 2D spatial grid (random walk).

b. Natural mortality

The abundance of each school (N_i) is exponentially decreased by a mortality rate M_{nat} corresponding to diseases, senescence, predation by organisms unrepresented in the model (i.e., birds and mammals) (Equation 5).

$$N_{i, t+\Delta t} = N_{i, t} \cdot e^{-\Delta t \cdot M_{nat}} \quad (\text{Eq. 5})$$

The mortality M_0 applied to the first stage of fish (corresponding to eggs and first-feeding larvae) is distinguished to take into account the higher mortality undergone compared to other stages. The processes involved are numerous (e.g., non-fertilization, starvation, advection, sinking, predation by unrepresented organisms) and because of the lack of knowledge concerning these larval mortalities, these parameters are estimated during the calibration process.

c. Predation

Predation is opportunistic and a predator can prey on any organisms present in its own cell provided it displays a suitable size, i.e., comprised between a maximum and minimum size relatively to predator body size. These values defining a feeding size range are computed from literature when available or derived from diets and species mean size (Table 2). Two sets of size ratio can be provided for the juvenile and adult stages of a given species if the feeding behavior changes ontogenetically (e.g., passive feeding of small particles for adult sardine versus active

feeding of large ones for juveniles, van der Lingen 1998), or if a morphological change occurs (e.g., gill rakers development). The amount of prey eaten depends on the local relative biomass of prey and on the maximum food edible by the predator. An explicit mortality is applied on prey schools: if enough prey are present the predator feeds upon them uniformly until it reaches satiety, otherwise it depletes all prey available but without reaching satiety. At the end of this process a predation efficiency ξ_i is calculated for each school i as the ratio between the biomass of prey eaten and the maximum food edible. The order at which predator schools feed is randomly drawn at each time step.

Table 2: Feeding size ranges of HTL organisms expressed as predator/prey size ratios. When information is available a split around the size threshold may exist to separate larvae and juvenile feeding size range from adult feeding size range. Minimum and maximum ratios are threshold values for predator length over prey length ratio and correspond to the boundary of the feeding size range. Values are computed from literature (see appendix D).

Species	Size threshold (cm)	Minimum predator/prey size ratio		Maximum predator/prey size ratio	
		Larvae / juvenile	Adult	Larvae / juvenile	Adult
Euphausiids	0.6	5	5	1000	500
Anchovy	8	3.5	3.5	100	500
Sardine	10	4	100	100	10000
Redeye	-	4		80	
Lanternfish	-	3.5		80	
Lightfish	-	3.5		80	
Horse mackerel	-	5		100	
Shallow water hake	27	3	1.8	30	30
Deep water hake	29	3	1.8	30	30
Snoek	-	3		30	
Silver kob	-	3		30	

d. Growth

Predation is considered successful enough to allow growth when the predation efficiency is higher than a critical value ξ_{crit} representing the amount of food required for fulfilling maintenance. In this case, the body size of organisms increases following an adaptation of the von Bertalanffy model. The growth rate in length $\Delta L_{i,t}$ of the school i at time t depends on predation efficiency ξ_i (Equation 6), varying between 0 and twice the mean length increase ΔL calculated from the von Bertalanffy model. The individual weight $W_{i,t}$ is computed from length according to the allometric relationship $W_{i,t} = c L_{i,t}^b$, with b and c two species-specific parameters to be provided in input of the model.

$$\begin{cases} \Delta L_{i,t} = 0 & \text{if } \xi_i < \xi_{crit} \\ \Delta L_{i,t} = \frac{2\Delta L}{1 - \xi_{crit}} (\xi_i - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_i > \xi_{crit} \end{cases} \quad (\text{Eq. 6})$$

e. Starvation

When the predation efficiency is below the critical value ($\xi_i < \xi_{crit}$), schools have not the food amount required for maintenance and thus undergo a starvation mortality M_ξ , increasing linearly with the decrease of predation efficiency (Equation 7, Shin and Cury 2001a) and leading to a decrease of the school abundance (Equation 8).

$$M_{\xi} = \frac{-M_{\xi \max}}{\xi_{crit}} \cdot \xi_i + M_{\xi \max} \quad (\text{Eq. 7})$$

$$N_{i, t+\Delta t} = N_{i, t} \cdot e^{-\Delta t \cdot M_{\xi}} \quad (\text{Eq. 8})$$

f. Fishing

The fishing process consists in reducing school abundance by applying a species-specific fishing mortality rate F to any school older than a recruitment age specified for each species (Table 3). This mortality is homogeneous spatially but can vary over time following a fishing seasonality provided as input for each species (see appendix C). The amount of fish caught is determined by equation 9.

$$C_{i, t+\Delta t} = N_{i, t} (1 - e^{-\Delta t \cdot F(t)}) \quad (\text{Eq. 9})$$

g. Reproduction

At the end of the time step, the reproduction process allows to introduce new schools at the egg stage in the model. Following equation 10, the quantity of eggs released $N_{0,t}$ depends on the spawning biomass (with sex-ratio set to 1:1), i.e. the biomass of individuals older than age at maturity (A_{mat}), and the fecundity parameter Φ which varies according to a spawning seasonality provided as input (see appendix C).

$$N_{0,t} = \Phi(t) \cdot \frac{1}{2} \sum_{a>A_{mat}} B_{a,t} \quad (\text{Eq. 10})$$

OSMOSE has been applied to the southern Benguela ecosystem for the 1980s period by Shin et al. (2004) and for the 1990s period by Travers et al. (2006). In the present version, the grid extends from the mouth of Orange River (16°E - 28.8°S) to the Agulhas Bank, at Cape St Francis longitude (24.4°E - 37.7°S) and is divided into cells of 0.15° x 0.15° (Figure 1B). The set of species chosen to represent the HTL community of the Benguela has been slightly modified since the application by Travers et al. (2006), the main change being the introduction of a euphausiids species. Indeed the plankton model used for the coupling only considers copepods as large zooplankton, but euphausiids have been shown to be a major trophic link in the southern Benguela ecosystem (Pillar 1987). The species considered are now composed of one crustacean group: euphausiids (represented by *Euphausia lucens*) and 10 fish species: anchovy (*Engraulis encrasicolus*), sardine (*Sardinops sagax*), redeye (*Etrumeus whiteheadi*), lanternfish (*Lampanyctodes hectoris*), lightfish (*Maurolicus muelleri*), horse mackerel (*Trachurus trachurus capensis*), shallow water hake (*Merluccius capensis*), deep water hake (*Merluccius paradoxus*), snoek (*Thryxites atun*) and silver kob (*Argyrosomus inodorus*). They are representative of the HTLs community in terms of biomass, catches and trophic position. The biological parameters used for these species are computed in Table 2 and 3, and information on their spatial distributions can be found in appendix B.

3. Two-way coupling between ROMS-N₂P₂Z₂D₂ and OSMOSE

Linking ROMS-N₂P₂Z₂D₂ and OSMOSE is realized through the predation process: plankton biomass serves as a potential prey field for HTL organisms, which in turn are responsible of a predation mortality applied on plankton groups (Figure 2). We use the same predation process as in OSMOSE model, i.e. an opportunistic size-based predation as described above. In this coupled model, HTL organisms can prey indifferently upon plankton, euphausiids and fish available in their cell, with the only consideration of size suitability and the relative biomass of prey, thus without any prey preferences. Conversely to fish schools, plankton groups do not present a single body size but rather a size range (Table 4). Thus, we consider the edible proportion of one plankton group to be equal to the proportion of its size range suitable for the predator over its full size range. Moreover, because of numerous processes such as turbulence, stratification, nyctemeral migration, and vertical distribution, the entire biomass of plankton is not

Table 3: Input parameters of OSMOSE for the 11 fish species modelled explicitly. L_∞ , K , and t_0 are the parameters of the von Bertalanffy growth model; c is Fulton's condition factor and b the exponent of the Length-Weight allometric relationship; ϕ is relative fecundity; a_{mat} is age at maturity; a_{max} is longevity; M_{nat} is an additional mortality rate (resulting from predation by other species of the ecosystem that are not explicitly modelled); F is the annual fishing mortality rate; a_{rec} is age of recruitment; F_{max} is the maximum ration of food for predators, ξ_{crit} is the critical threshold of predation efficiency below which maintenance function is not fulfilled and $M_{\xi_{max}}$ is the maximum starvation mortality rate. Values reported in the table come from literature (see appendix D).

Species	Growth			Reproduction			Survival			Predation				
	L_∞ cm	K y^{-1}	t_0 y	c $g.cm^{-3}$	b	ϕ eggs.g $^{-1}$	a_{mat} y	a_{max} y	M_{nat} y^{-1}	a_{rec} y	F y^{-1}	F_{max} $g.body.g^{-1}$	ξ_{crit}	$M_{\xi_{max}}$ y^{-1}
Euphausiids	1.84	1.682	-0.1975	0.00738	3.16	42254	0.3	1	0.1	-	0	3.5	0.57	1
Anchovy	14.8	1.37	-0.03	0.007	3	8000	1	5	0.403	1	0.23	3.5	0.57	1
Sardine	26	0.26	-1.5	0.009	3	2400	2	10	0.365	1	0.16	3.5	0.57	1
Redeye	30.1	0.71	0.28	0.009	3	750	1	6	0.208	1	0.04	3.5	0.57	1
Lanternfish	7	1.66	0.06	0.008	3	646	0.5	2	0.226	1	0.0003	3.5	0.57	1
Lightfish	6	1.15	0.06	0.008	3	334	0.5	2	0.226	1	0.0003	3.5	0.57	1
Horse mackerel	54.5	0.183	-0.65	0.009	3	250	3	8	0.314	2	0.06	3.5	0.57	1
Shallow water hake	270.6	0.039	-0.73	0.006543	3.0425	500	4	15	0.228	3	0.23	3.5	0.57	1
Deep water hake	219.4	0.049	-0.914	0.007846	2.9759	500	4	15	0.174	3	0.33	3.5	0.57	1
Shoek	115.3	0.294	-0.1	0.018	3	130	3	10	0.132	2	0.25	3.5	0.57	1
Silver kob	116	0.12	-1.47	0.007	3	150	2	25	0.228	3	0.181	3.5	0.57	1

considered available for fish and euphausiids, but only a part of it. As few quantitative information was found on the availability of plankton biomass, these parameters (a_p , one per plankton group p) were determined through calibration

Table 4: Parameters of the plankton groups of the ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model required for implementing the two-way coupling with OSMOSE

	Size range (mm)	Initial mortality rates (d ⁻¹)	Trophic level	Conversion factor (mg ww.mmol N ⁻¹)	Productivity value (y ⁻¹)	Availability coefficients a_p (calibrated)
Flagellates	0.002 – 0.02*	0.027 ^a	1**	720 ^{b,c}	133.3 ^e	5.77 10 ⁻⁴
Diatoms	0.02 – 0.2*	0.03 ^a	1**	720 ^{b,c}	133.3 ^e	0.0054
Ciliates	0.02 – 0.2*	0.025 ^a	2**	675 ^{b,c}	482 ^e	0.0095
Copepods	0.2 – 3*	0.05 ^a	2.5**	1000 ^d	20 ^e	0.113

* arbitrarily set from Moloney and Field (1991), Jenny Huggetts (MCM), com pers - ** arbitrarily set (see text) - ^a Koné et al. 2005 - ^b calculated from Moloney and Field 1991 - ^c calculated from Dow et al, 2006 - ^d calculated from James 1987 - ^e Shannon et al. 2003

Whereas the predation mortality of the IBM individuals consists explicitly in the removal of the individuals eaten, the predation on plankton is modeled through a spatial field of predation mortality rate for each plankton group. In each cell (x,y) and for each plankton group (p), the HTL-induced mortality rate m_{HTL} is computed as the biomass of plankton eaten during a time step $BE_{\Delta t}$ over the available biomass B (Eq 11) multiplied by the time step Δt over which the integration of the mortality rate is done. Because the biomass of plankton eaten during a time step can vary between 0 and the maximum plankton biomass available ($a_p \cdot B$), the HTL-induced mortality rate will be comprised within $[0 ; a_p \Delta t]$.

$$m_{HTL}(x, y, t + \Delta t, p) = \frac{BE_{\Delta t}(x, y, p)}{\Delta t \cdot B(x, y, t, p)} \quad (\text{Eq. 11})$$

A residual mortality rate m_{res} , constant over space and time remains applied to plankton groups and is set to the initial mortality rate m_p used in the standalone ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model (Table 4) minus the median of the variable HTL-induced predation mortality, i.e. $a_p/2\Delta t$. This constant part of the mortality applied to plankton ($m_p - a_p/2\Delta t$) represents the other sources of mortality such as predation by non-modeled organisms (e.g., salps, gelatinous zooplankton), senescence and starvation mortality. According to this formula (Eq 12), the total mortality rate $m(x,y,t+\Delta t,p)$ applied to the plankton group p can vary between the limits $[m_p - a_p/2\Delta t ; m_p + a_p/2\Delta t]$, and thus can be either higher or lower than the initial mortality rate, depending on the predation pressure applied by HTL organisms.

$$m(x, y, t + \Delta t, p) = m_{HTL} + m_{res} = \frac{BE_{\Delta t}(x, y, p)}{\Delta t \cdot B(x, y, t, p)} + \left(m_p - \frac{a_p}{2\Delta t}\right) \quad (\text{Eq. 12})$$

Because the two models have different dimensions (3D versus 2D) and currencies (mmolN.m⁻³ versus wet weight), plankton concentrations are vertically integrated and transformed into biomass of available food during a time step (i.e. production) using conversion factors for currencies and the production over biomass ratios given by Shannon et al. (2003) (Table 4). The difference in horizontal grids used in both models involves bilinear spatial interpolation from the LTL grid to the HTL one for plankton biomass field, and in the other way for predation mortality field.

4. Calibration using an automatic method based on genetic algorithms

The coupled model is calibrated so that the HTL species biomasses reach mean values observed in the southern Benguela during the 1990-1997 period (called reference biomasses,

table 5). To do so, we use a genetic algorithm method applied to a set of 15 unknown parameters, constituted by the 11 larval mortalities (M_0) of HTLs species and 4 availability coefficients (a_p) for plankton groups. The reference biomasses of HTLs species are associated with valid intervals (within which biomass value is considered acceptable) accounting for variability and uncertainty of biomass estimates over the modeled period (table 5, Shannon et al. 2003).

The genetic algorithms method (Versmissé 2008, Duboz et al. in prep) aims at selecting the best set of unknown parameters (called genotype) which allows the simulated biomasses (called phenotype) to be the closest possible to reference biomasses. Based on the Darwinian theory of evolution, this method uses the principles of reproduction (crossover and mutation) and adaptive selection of the best genotypes over the generations.

The first generation is initialized with 200 genotypes composed of 11 larval mortalities sampled within a uniform distribution ($[0; 7 \text{ week}^{-1}]$) and 4 availability coefficients sampled uniformly within $[0;1]$. Each genotype is evaluated using a fitness function built in two steps. First, a pre-fitness $Fit(i)$ is computed for each simulated biomass B_i of species i according to the following equations:

$$Fit(i) = a + b$$

With: $a = 0.5$ if $B_i \in I_i$ and $a = 0$ otherwise
 $b = 0.5 - d/c$

Where: $d = |(B_i - B_{0i}) / B_{0i}|$
 $c = 50$ if $B_i > B_{0i}$ and $c = 1$ otherwise

where I_i is the valid interval and B_{0i} the reference biomass of species i . The parameters a and b induce two characteristics of the fitness function: the fitness is high when the simulated biomass is inside the valid interval and the fitness increases proportionally with the inverse distance between B_i and B_{0i} . In a second step, the global fitness is computed from an average of the 11 pre-fitness functions, evaluating the goodness of the overall fit.

At each generation, the best genotype is selected and used to create an optimal genotype. Combined with the 50 best genotypes, the optimal one is used to form 100 children, the new genotypes replacing half of the population. Every 20 generations, a naïve strategy tests genotypes in the entire search space in order to avoid local minima. We run the genetic algorithms until convergence, i.e. when only genotypes with a high fitness maintain themselves.

Table 5: Target biomass (in tons) used for the calibration by genetic algorithms, with their associated valid intervals (defined by min biomass and max biomass). Biomass values come from Shannon et al. (2003). When resulting from Ecopath calibration and thus not coming from literature, biomass values are followed by *. The results of the calibration of the coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE is also indicated (larval mortality per species).

Species	Min biomass (tons)	Reference biomass (tons)	Max biomass (tons)	Larval mortalities M_0 (calibrated, week ⁻¹)
Euphausiids	1601820	3 203 640*	4805460	0.0024121
Anchovy	497786	786 143	1074500	2.14025
Sardine	219512	460 000	700488	1.843015
Redeye	928122	1 369 720 *	1811318	1.9215
Lanternfish	788634	1 577 268 *	2365902	0.574205
Ligthfish	337986	675 972 *	1013958	0.98056
Horse mackerel	266400	532 800	799200	0.959445
Shallow w. hake	259384	388 300*	517216	3.876735
Deep w. hake	325246	647 900*	970554	3.27083
Snoek	37070	74 140*	111210	4.90631
Silver kob	5200	10 400	15600	3.328065

5. Model run

The HTL model is initialized with a coarse age-structure for each species and a random distribution of schools within their distribution area. The OSMOSE model is run for 30 years with plankton as a prey field in order to stabilize (forcing mode during spin-up), before being run in a two-way coupling mode for 15 years. Because of the difference of computing language (OSMOSE has been developed in Java and ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ in Fortran) and of formalism, the models are run one after the other at each time step, as it is represented in the scheduling chart (Figure 3). As the OSMOSE part of the coupled model is stochastic, 10 simulations have been conducted and averaged. Only output from the two-way coupling mode are considered.

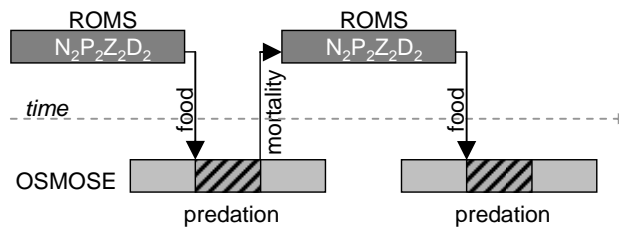


Figure 3: Scheduling of the two-way coupling between OSMOSE and ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$. Each grey bar represents one time step of the models (2 weeks) and arrows represent exchange of information between models: prey field (x,y,z) per plankton group from ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ to OSMOSE before the predation process and mortality field (x, y) per plankton group from OSMOSE towards ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ after the predation process.

6. Validation via the pattern-oriented modeling (POM) approach

To validate the coupled model, we follow the pattern-oriented modeling (POM) approach proposed by Grimm et al. (2005), which notably states that model outputs have to be validated with patterns observed at different levels. These patterns have to come from independent data, i.e. not having been used during the building process of the model, or during calibration. Before running the coupled model, observed patterns were *a priori* selected at the individual level, the population level and the community level.

At the individual level, we use diet data of different predators expressed in percentage of mass of prey species, and look at changes in diet over space or over predator length classes. In the model, the predation process is opportunistic and based only on size relationship (without any prey preference). Therefore, a similarity in the prey species composition between simulated diets and observed diets would validate the formulation of the predation process. We compare the diets of all species with the data collated by Shannon et al (2003), where the diet matrix used as input of an Ecopath model comes from stomach contents empirical studies and synthesizes the data available for this ecosystem. The model output are also compared with two sets of more detailed data. The first set comes from Griffiths (2002) and concerns snoek diet for medium-sized individuals (50-74cm), in the western part of the system (upwelling area, north of 34.4°S) and in the southern part (south of 34.4°S). These data were collected between 1994 and 1997, thus representing the simulated period. The second set of data concerns ontogenetic changes of hake diet over length classes, and comes from Punt et al. (1992). The surveys were made between 1988 and 1990, between Orange River (28.5°S) and Cape Agulhas (20°E). We average those data over space in order to focus on the differences between length classes.

At the population level, we confront model outputs with size data. To do so, we compare the temporal evolution of the mean length of anchovy landings with data provided by Fairweather et al. (2006) for the whole modeled area. As the model is set to represent the 1990-1997 period, we only use monthly data of the same years.

Finally, at the community level, we focus on trophic indicators to validate the model, and we particularly compare the species mean trophic levels (TLs) of the model with TLs provided by another independent model Ecopath (Shannon et al. 2003). These TLs provided by Ecopath are data driven as they synthesize the species diets in input and the relative abundance of each species. In the present coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, the trophic level is calculated for each school by considering an average turn-over rate of the tissues of 2 months (François Le Loc'h, pers. com.), i.e. with consideration of the food ingested in the last 2 months (or last 4 time steps), following Equation 13.

$$TL_{predator, t+1} = \frac{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x * \left(1 + \sum TL_{prey, x} * DC_{prey, predator, x}\right)}{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x} \quad \text{Eq. 13}$$

where $TL_{p,t}$ the trophic level of p at time t , $DC_{prey, predator, t}$ is the proportion of $prey$ in the diet of $predator$ at time t , and ΔW_t is the weight increase of the predator during the time step t . The mean TL of a species corresponds to the average of the TLs of all schools of this species weighted by the schools biomass. As a convention, we consider that the trophic level of eggs is similar to that of first-feeding larvae, and is set to 3. We also consider that individuals which have not increased in size in the previous 2 months keep their previous TL. TL of plankton groups are constant and set to 1 for phytoplankton groups, to 2 for the herbivorous ciliates and to 2.5 for the omnivorous copepods (Table 4).

Results

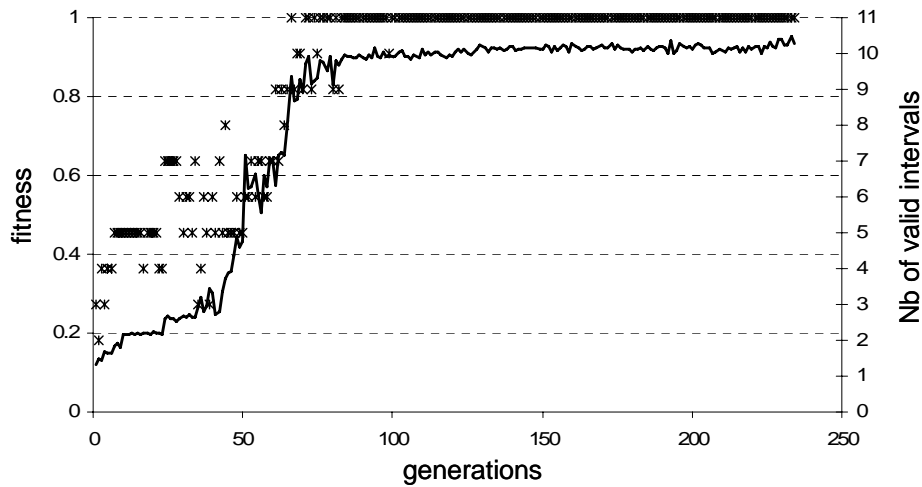


Figure 4: Fitness evolution of the best genotype found with the genetic algorithm method through generations (solid line) and evolution of the number of valid intervals found for the 11 parameters by the best genotype (stars).

1. Calibration

The fitness of the genetic algorithm converges after 80 generations, with a value higher than 0.9 and with all the simulated biomasses comprised within their valid intervals (Figure 4). From the 80th generation, the best genotype simulated by the genetic algorithm slightly improves, allowing the simulated biomasses to be closer to the reference values. Among 230 generations, the algorithm has found 156 genotypes allowing all the species biomasses to stand within their valid interval. To select the best set of parameters, we keep the ones providing the highest fitness and we search the best compromise by considering two other constraints: the set of parameters must result in the lowest inter-simulations variability of biomass when replicates of simulations are

conducted using the coupled model and each parameter value must be the closest possible from the mode found by the genetic algorithm over the 156 valid genotypes (Figure 5). The final genotype which is selected corresponds to generation 229 and provides the parameter values for plankton availability coefficients and larval mortalities to be used for the reference simulations (tables 4 and 5).

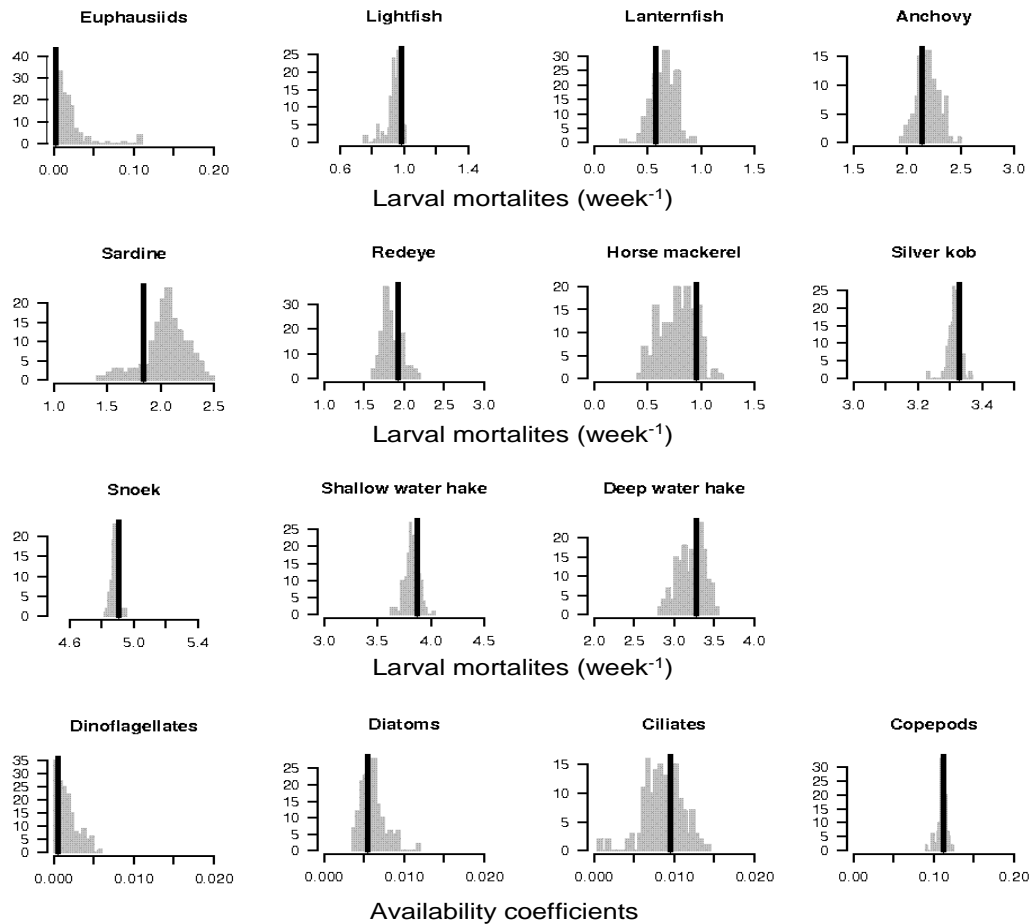


Figure 5: Distribution of the parameters estimates provided by the 156 best genotypes leading to the maximum number of valid intervals (11 valid intervals). The black line correspond to the value selected for the reference simulation of the coupled model.

Concerning the values obtained for the larval mortalities, we can note that the euphausiids' mortality value is very small. The two mesopelagic fish (lightfish and lanternfish) display small larval mortalities as well (respectively 0.98 and 0.57 week⁻¹). The small pelagic fish (anchovy, sardine and redeye) show similar values of larval mortality, i.e. respectively 2.14, 1.84 and 1.92 week⁻¹. Whereas the medium-sized horse mackerel displays a small larval mortality, the large fish modeled have high values of larval mortalities, between 3 and 5 week⁻¹. We can note that the width of the parameter distributions varies among species. For example, the larval mortality of snoek is more sensitive in the overall fit of simulated biomasses than the sardine larval mortality, which can varies between 1.5 and 2.5 week⁻¹.

The availability coefficients estimated for plankton are quite low, especially for dinoflagellates ($5.77 \cdot 10^{-4}$) but also for the other groups (diatoms: 0.0054, ciliates: 0.0095, copepods: 0.113), meaning for example that only 11.3% of the copepod production is truly available for HTL organisms during a time step.

2. Validation of the southern Benguela application

a. Comparison of diets (patterns at the individual level)

Diet data of small pelagic fish show that anchovy and redeye present a similar diet, with mesozooplankton representing the major prey, and macrozooplankton being the second main prey (Figure 6). The pattern differs for sardine, which eats equivalently on phytoplankton, microzooplankton and mesozooplankton. The simulated diet of sardine is similar to that found in the data, with the three prey types eaten in similar proportion (Figure 6). For anchovy and redeye, the model simulates a too low proportion of macrozooplankton in the diets (10% instead of 35%), but the results remain qualitatively realistic, i.e. the main prey of both species is mesozooplankton and the second prey in importance is euphausiids (belonging to the macrozooplankton group). The diet of mesopelagic fish (not shown here) in the model is similar to the diet of redeye, and also underestimates the proportion of macrozooplankton which has been observed in data (60%).

Diet data of hakes illustrate the high opportunism of these species (Figure 6). Adults shallow water hake feed on horse mackerel, juvenile hakes, mesopelagic fish, anchovy, sardine, redeye and macrozooplankton. Diet of deep water hake is less diversified and is composed of mesopelagic fish as the main prey, and macrozooplankton, juvenile hakes and redeye. The model output of the diet of shallow water hake show that this predator feeds upon small pelagic fish, mesopelagic fish, horse mackerel and hakes (Figure 6), as it is observed in the data. However, the model simulates a too big proportion of small pelagic fish, and a too small proportion of hakes in shallow water hake diet. The main prey of deep water hake simulated by the model is the mesopelagic fish, which is also the case in the data. The role of horse mackerel is also similar between the model and data, as it is a relatively important prey for shallow water hake but barely appears in deep water hake diet. The contribution of redeye and hake in the diet of deep water hake is similar between model output and data. The main difference concerns the macrozooplankton group which represents 20% of the observed diet, but is replaced by small pelagic fish in the model results.

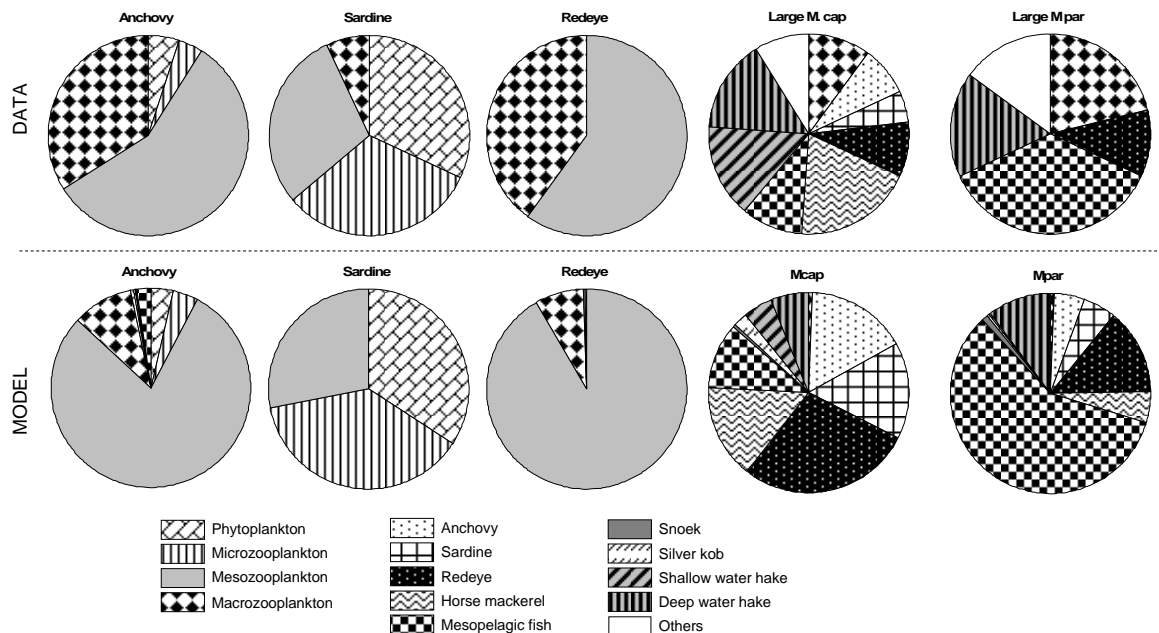


Figure 6: Above: Diets from data synthesized by Shannon et al. (2003), for the 3 main species of small pelagic fish (anchovy, sardine and redeye) and for the 2 species of Cape hake. Below: Diets simulated by the coupled model for the same species. In both cases diets are expressed as percentage of prey in mass.

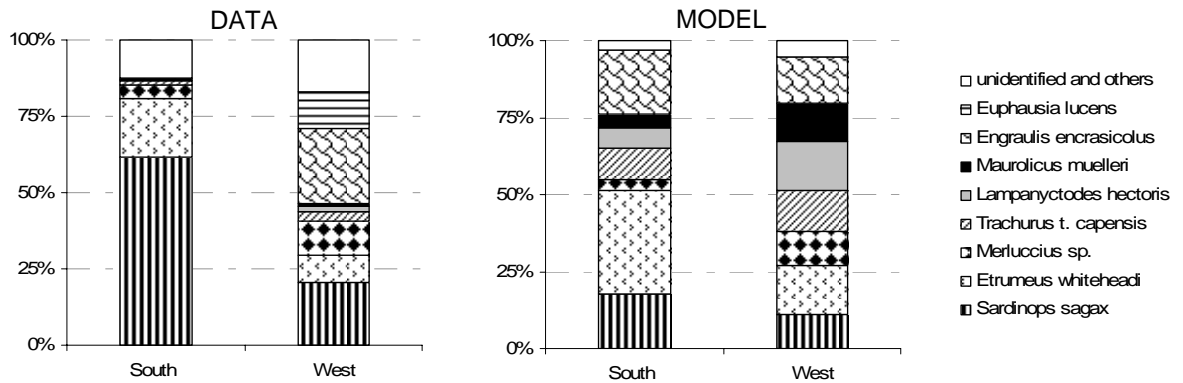


Figure 7: Diet of snoek (50-74cm) from data (Griffiths 2002) and simulated by the coupled model, compared over space (South and West coast of south Africa, delimited by the 34.4°S latitude). Diets are expressed as percentage of prey in mass.

When looking at the snoek diets (Figure 7) in the South versus the West coast, stomach contents data show a clear decrease of the importance of sardine as a prey from the South to the West coast. There is also a decrease of redeye, but an increase of euphausiids, anchovy and hake importance in the diet of snoek caught on the West coast. Simulated diets are different from the data, and do not reflect the dominance of sardine in the diet of snoek on the South coast. However, similar trends are observed between the two areas: there is a decrease of sardine and redeye importance in snoek diet on the West coast, as well as an increase of hake. Anchovies contribution decreases a little, but as they were representing almost 25% of the diet on the South coast, they still account for a significant part of the diet on the West coast.

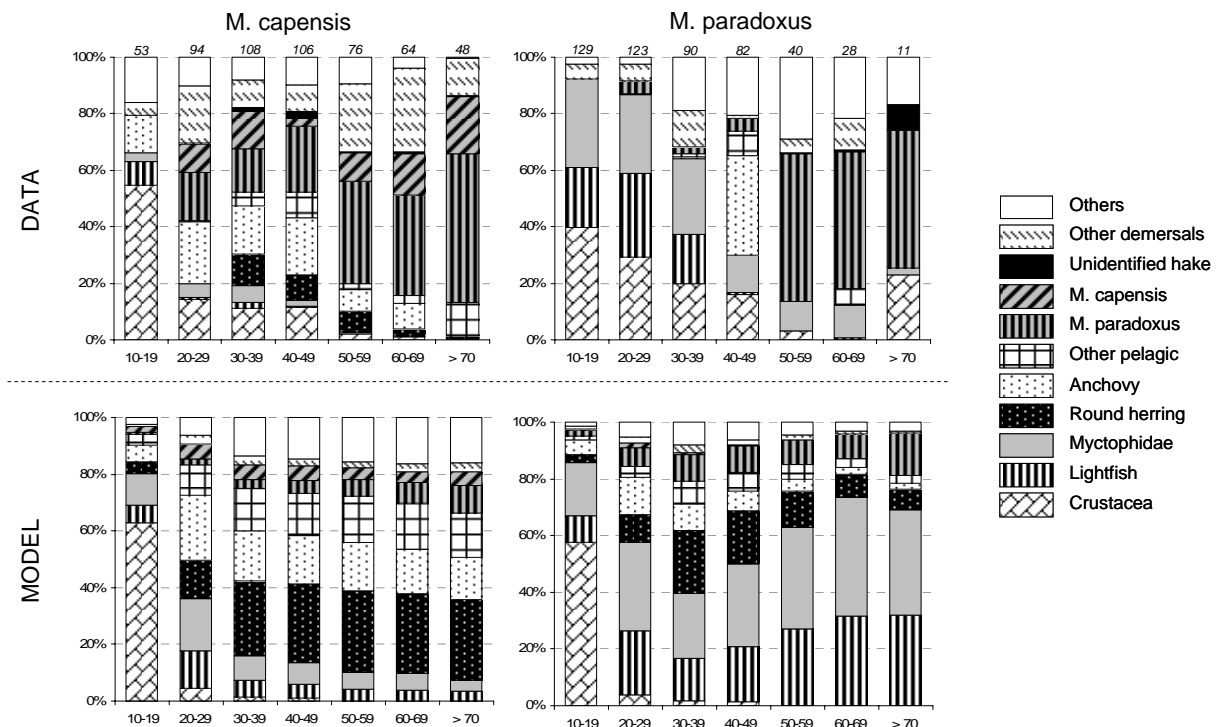


Figure 8: Diet of both species of Cape hake from data (Punt et al. 1992) and simulated by the coupled model, per size-classes. Diets correspond to the percentage of prey in mass and the number of stomachs used to compute this information is indicated for data above each bar.

When comparing the simulated diets per length class of hake with data (Figure 8), a major difference can be noted: when getting bigger (> 50 cm) hakes tend to feed mainly on other hake individuals whereas it is not the case in the model outputs, where small pelagic fish (for shallow water hake) and mesopelagic fish (for deep water hake) are the dominant prey. Even though, we can note that cannibalism increases with hake size. The strong decrease of the proportion of crustaceans prey when hakes reach a length of 20 cm is well represented by the model. Moreover, the difference of diets between the 2 species of hakes is conserved in the model, i.e. prey are mostly composed of small pelagic fish for shallow water hake, and of mesopelagic fish for deep water hake.

b. Size-based patterns at the population level

The mean length of anchovy observed in the catch monthly is presented in Figure 9 for each year of the period 1990-1997. This indicator displays a quite high interannual variability, especially at the beginning of the year, during the austral autumn. However, we can note that in average, the mean length in the catch tends to be high in autumn and decreases in austral winter. There is no data for the end of the year, but the mean length seems to present an increasing trend in the previous months (during austral spring). The model simulates a mean length of anchovy in the catch smaller in average than in the data (6.3 versus 8.1 cm). However, the temporal evolution of this indicator is similar to the observations, i.e. a higher value in summer and a lower value in winter.

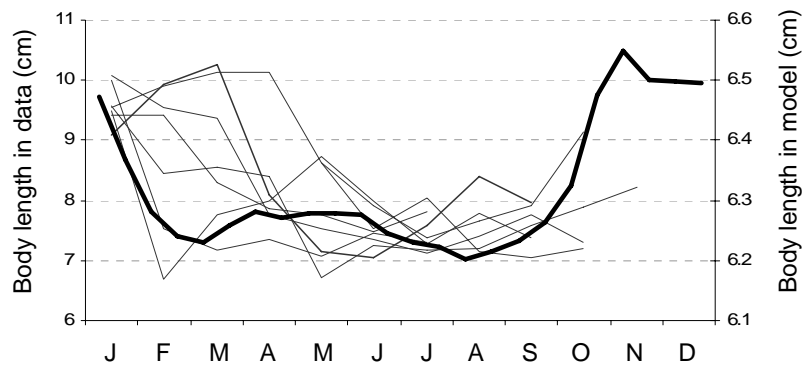


Figure 9: Evolution of the mean body size of anchovy per month in the data (thinner lines, data from Fairweather et al. 2006) and in the coupled model (bold line). One thin line represents the evolution of mean size during one year, and years from 1990 to 1997 are represented.

c. Trophic-based patterns at the community level

The mean trophic levels of the species represented in the coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE are similar with those provided by a previous application of Ecopath model to the same region and period (Shannon et al. 2003, Figure 10a). Euphausiids show a higher TL in the coupled model than in Ecopath (3.3 versus 2.7), but associated with a large standard deviation which reflects the high variability of TL among euphausiid individuals, ranging from 2 to 3.9. Among the fish species, sardine shows the smallest TL (mean value of 3.13), followed by a homogeneous group constituted of redeye (3.52), lanternfish (3.53), lightfish (3.53) and anchovy (3.53), which are also very grouped in Ecopath (all species at 3.6 except anchovy at 3.5). In both models, horse mackerel displays a mean trophic level a little higher than the forage fish, and the four top predator species show similar values of TL: 4.5 in Ecopath for deep water hake, silver kob and snoek (respectively 4.48, 4.49, and 4.59 in the coupled model) and 4.6 in Ecopath for shallow water hake versus 4.53 in the coupled model.

As the TL can be tracked for each individual in ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE, we can draw the biomass distribution of the population across TL values (Figure 10b). Three cases emerge from the comparison between species. The first one concerns the group of fish species with a mean TL around 3.5, which distribution displays a single narrow peak. This is the case of redeye,

lanternfish, lightfish, anchovy and horse mackerel. The second case concerns the top predators (both species of Cape hake, silver kob and snoek) with a mean TL around 4.5. Their distribution is much broader, reflecting their large opportunism and the diversity of their prey, with a peak around 4.5. Finally the last case concerns sardine and euphausiids which exhibit a TL distribution with two distinct modes, reflecting the change of feeding behavior between juveniles and adults. We can note that the first mode of Euphausiids is centered on 2.6, which is very close to the TL attributed to this group by the Ecopath model (Figure 10a), but corresponds to juveniles euphausiids only in the coupled ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE model.

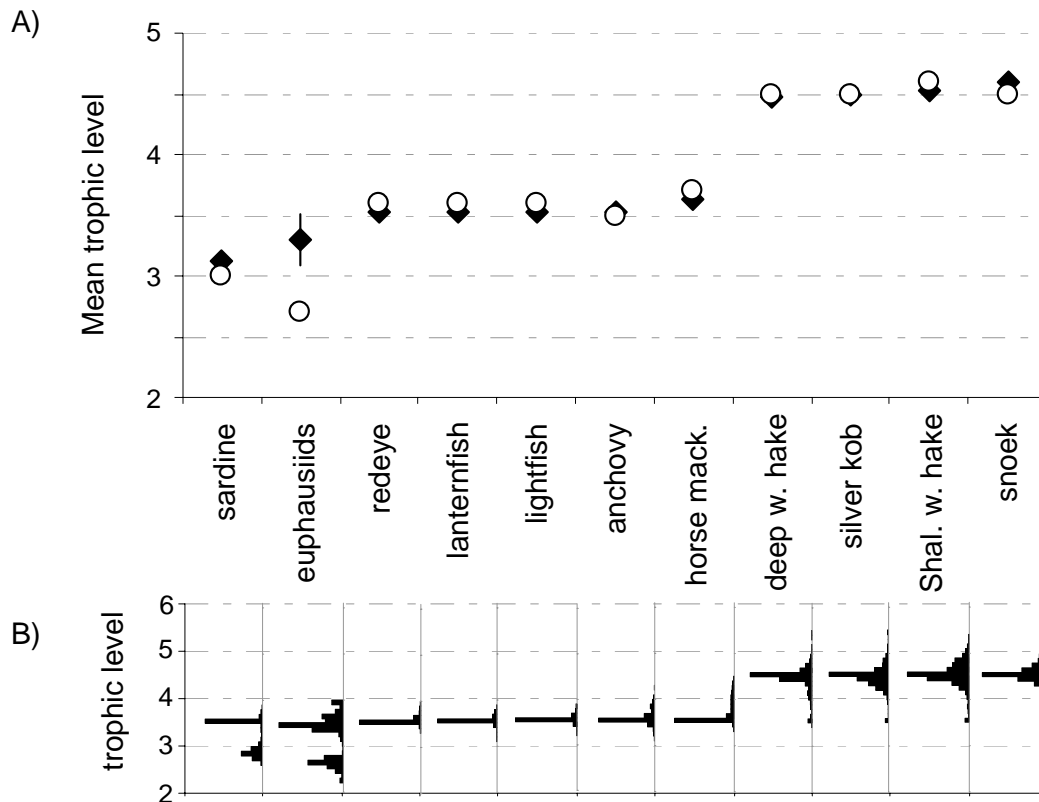


Figure 10: A) Comparison of the mean trophic levels per species in the coupled model (black diamond) and in the Ecopath model from Shannon et al. (2003) (white circle). For the coupled model, the standard deviation is indicated by a vertical bar. B) Distribution of individual trophic level for each species modelled by OSMOSE-ROMS-N₂P₂Z₂D₂. The distribution represents the biomass of organisms per TL class (intervals of width 0.1 from 2 to 6)

d. Food web indicators

The coupled model produces *a posteriori* an emerging foodweb, the structure of which can be represented and studied in order to better understand its functioning. As the HTL model is individual-based, we can aggregate schools per size-class, per species or per functional position. To represent the foodweb of the southern Benguela, we use here a classical representation with trophic links between species compartments and excluding larvae and small juveniles for diet description (only the individuals older than 6 months for fish, older than 2 months for euphausiids are considered). As predation is opportunistic in the model, a lot of interactions exists between the species. We chose to represent only the major and medium trophic links, i.e. links between a predator and its prey accounting for at least 10% of its diet in biomass as major links and between 1% and 10% of its diet as medium links (Figure 11).

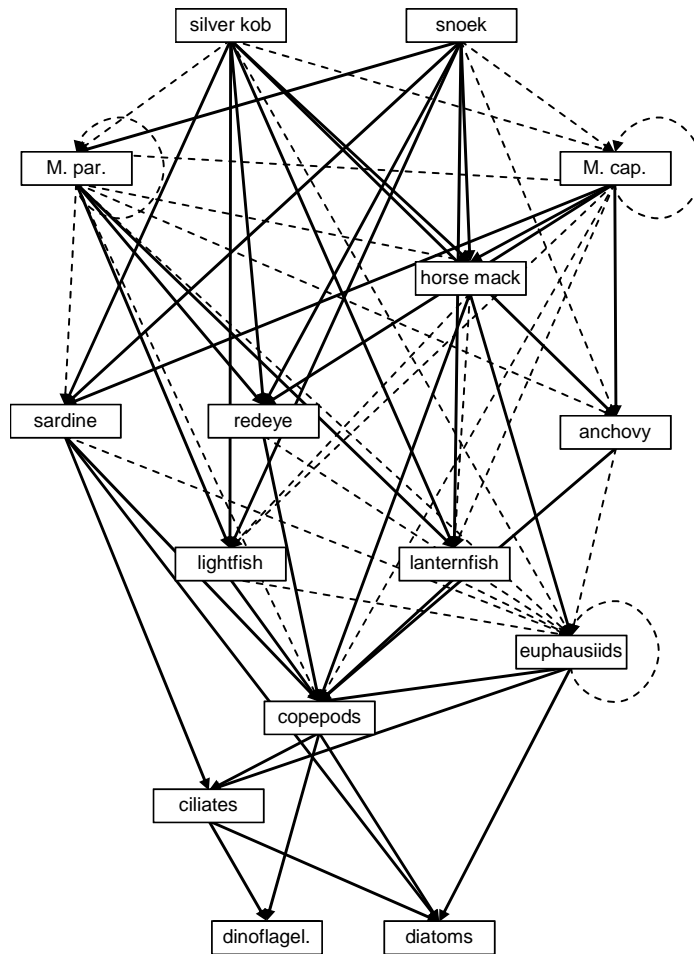


Figure 11: Representation of the modelled food web. Boxes represent species composed by all individuals older than 6 months for fish species, older than 2 months for euphausiids. Solid arrows represent links between a predator and its prey accounting for at least 10 % of the diets (in mass), dashed arrow are for prey accounting from 1 to 10% of the predator diet. Trophic links smaller than 1% of predators diet are not represented.

In this diagram of the modeled food web, the number of species or compartments is low ($S=15$) but the number of trophic links is high ($L=83$, including weak links $<1\%$ of the diet), leading to a quite high linkage density ($L/S = 5.53$). From this diagram, it appears that copepods and euphausiids are preyed upon by numerous predators of the system, they are both linked to 9 predator species. However, their role differs as copepods are a major prey of 7 species over 9, whereas euphausiids are a major prey of only horse mackerel and a medium prey of the other 8 predators. This characterizes euphausiids as generic prey, i.e. they are not fed upon massively by few predators, but they are eaten a little by many predators. This diagram also shows that the two species of hakes, snoek and silver kob are largely opportunistic predators, feeding on 9 prey species (8 for snoek). When looking into more details, it appears that both species of hake have few major prey species (3 and 4 major links towards prey) and a lot of prey of medium importance. Conversely, silver kob and snoek have many important prey (6 for both species), and only few prey of second choice. This indicates a more balanced diet for these predators with probably no dominant prey but rather a set of preys of equal importance. Finally, it is worth noting that sardine and horse mackerel have a middle position in the food web, with the same numbers of links as a predator or as prey (4 links in each case).

Discussion

1. Calibration of the model

In a search space of dimension 15, an automatic calibration method is required, especially when dealing with a stochastic model. Moreover, the genetic algorithm developed by Versmisse (2008) allows to avoid local minima by implementing regularly a “mutation” process where parameters values can be drawn far from the convergence values. In this application, several sets of parameters were able to provide a good overall fit to reference biomasses starting from the 80th generation. However, letting the genetic algorithm running more generations allows to discard the genotypes providing highly variable results due to the stochasticity of the IBM model (e.g. with a very high fitness at one generation and a very low fitness at the next generation, Duboz et al. in prep). Thus, the selected genotype providing the best fitness corresponds to generation 229, the penultimate one, and induces a low variability between simulations.

The additional larval mortalities estimated by the genetic algorithm can be very small, as it is the case for euphausiids but also for mesopelagic fish. Small mortality values do not mean that the total natural mortality is small but alternatively can reflect that most of the mortality is simulated explicitly by the model. As predation is the main process involving explicit mortality, such values can illustrate the role of euphausiids and mesopelagic fish as major prey of the modelled assemblage. It is worth noting that the larval mortalities resulting from the calibration increase with body size, illustrating the higher mortality already explicitated in the model for small species (as prey) than for large species. It also suggests that small pelagic fish have a higher recruitment success than large demersal ones, especially sardine and anchovy which have a high relative fecundity and a small additional larval mortality (table 3). A significant ($p < 0.001$) positive linear relationship exists between species larval mortality and the logarithm of species length at infinity (parameter of von Bertalanffy model), but should be confirmed by other studies as only 11 species are involved here. The width of the parameter distributions provided by the genetic algorithm informs us about the importance of each parameter on the simulated species biomasses. The narrower a distribution is, the more the parameter influences the fitness. Using such information it appears for example that sardine mortality does not affect strongly the model output whereas snoek and other predator species such as shallow water hake and silver kob seem to have a strong impact on the overall dynamics of the system.

The estimates of availability coefficients of plankton are quite low, the highest being the copepods coefficient (making only 11.3% of the production available for HTL organisms). However, these parameters account for a lot of processes such as vertical and horizontal mismatch between plankton and predator due to avoidance of predators, turbulence, nyctemeral migration, but also sinking to sea floor, all of these processes being not easily quantifiable. As a comparison Shannon and Field (1985) propose that 12% of the primary production is available to fish, which is in the same order of magnitude than the availability coefficient calibrated here. These low availabilities of plankton for fish may explain why the fish production observed is smaller than theoretically expected when looking at the high levels of primary production in this upwelling ecosystem (Carr 2002). We can remark that the value of these parameters will constrain the importance of the feedback from OSMOSE down to ROMS-N₂P₂Z₂D₂. Low availability of plankton will act like a filter that will dampen the top down effects from the upper trophic levels community towards the plankton dynamics.

2. Interest of the POM approach

Overall, the coupled model OSMOSE-ROMS-N₂P₂Z₂D₂ represents relatively well the observed diets of major fish of the Benguela ecosystem. Most of the simulated diets are quantitatively realistic and when they are not, they are qualitatively sensible, either in the order of prey importance or in the trends between areas or size classes. For all simulated diets compared

with data, the differences can be attributed to one of the following 3 causes: i) a too small contribution of euphausiids, ii) a too small contribution of demersal compared to epi-pelagic species or iii) a difference in the sampling effort between data and model.

The too small proportion of euphausiids in the simulated diets may be due to the high uncertainty in the estimation of euphausiids biomass in the whole area. As abundance data are not easily available for such small organisms, we used the reference biomass provided by the Ecopath model of Shannon et al. (2003) which was almost three times higher than estimate found in Pillar et al. (1992). Data from Pillar et al. (1992) concerns only *Euphausia lucens*, which is certainly a dominant species, but other important euphausiids species exist in the area (e.g. *Nyctiphanes capensis* on the South coast or oceanic species such as *Euphausia recurva*, *Thysanoessa gregaria* and *Nematoscelis megalops*). As we aim at representing the euphausiid group, the biomass estimate of *E. lucens* is definitely smaller than the total biomass of euphausiids. Furthermore Pillar et al. (1992) remarked that biases are associated with sampling gears, notably mesh size (estimates concern only the >1600 μ m size fraction, i.e. the larger part of the population) and avoidance of sampler by euphausiids. Conversely, biomass estimates from Shannon et al. (2003) are supposed to represent the whole macro-zooplankton group (mainly composed of euphausiids), but they come from model tuning and are not strictly supported by data. Therefore the small proportion of euphausiids in the simulated fish diets might be due to the high uncertainty related to euphausiids reference biomass, and probably to its underestimation.

The second cause of difference between simulated diets and observed data relies on the possible match between epi-pelagic prey and demersal predators allowed in the HTL model because of the absence of vertical structure. This may particularly explains the over-representation of small pelagic fish, i.e. epi-pelagic species, in the diet of hakes which are demersal species, thus living near the bottom. The predation of hake by hake (either cannibalism or predation of deep-water hake by shallow water hake) observed largely in the data occurs between 150 and 400m deep (Punt et al. 1992) where small pelagic fish are poorly abundant. It is likely that hake predators spend more time surrounded by hake prey than by small pelagic prey, which is not modeled here and thus induces biases in the modeled diets.

Finally, a last point explaining the difference between simulated diets and data is the sampling effort. In the present coupled model millions of stomachs per species are used to calculate diets. Conversely, sampling the marine environment allows us to access only a tiny fraction of it. It is recognized that a certain sampling effort is required to describe correctly patterns, and this minimum threshold has been estimated by McQueen and Griffiths (2004) to be 75-80 full stomachs for describing the proportion in biomass of primary prey. These authors also highlight the frequency of the sampling required to correctly represent an average diet. Good conditions of sampling were not fulfilled for all the categories we looked at, notably for hake diets per size-class for which the number of stomachs is below the recommended threshold for about half the diets. Furthermore, surveys conducted in a too coarse spatio-temporal grid may also risk to describe incorrectly diets when diets are highly heterogeneous in time and space due notably to opportunistic feeding of predators.

At the population level, the seasonal variation of anchovy mean size is well simulated by the model. Even if a strong interannual variability is observed in landings data, we can consider that the model represents quite well the dynamics of population size structure. The fit between model output and data is not so good when looking at the absolute values, as the overall mean size is smaller in the model than in the data. However, Fairweather et al. (2006) highlight that the mean size they observed is probably over-estimated because fishermen discard the smallest fish, a behavior not represented in the model.

At the upper hierarchical level, the model also provides a good fit concerning species TL, thus synthesizing well the trophic position of each species and by extension, the global trophic functioning of the system. Euphausiids put apart, the ordination of species according to their TL is similar between the coupled model and Ecopath. The particular case of euphausiids illustrates

the importance of the selection of individuals included in the TL calculation. Here, by only considering larger individuals (as it is classically the case for fish species), the mean TL of this population is higher than the TL set to macro-zooplankton in Ecopath. The TL distribution moderates this difference as it clearly indicates that a certain part of the euphausiids population has a trophic level smaller than 3. Finally, the high mean trophic level of euphausiids can be explained by the TL of copepods and fish eggs, set to 2.5 and 3 relatively, which constitute a consequent part of euphausiids diet.

By reproducing independent patterns observed in the southern Benguela at different levels, the coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE is considered to be valid enough for this application. Following the POM approach advocated by Grimm et al. (2005), we were able to validate different aspects of the model, at various hierarchical levels as well as its temporal and spatial dynamics. Because absolute values are difficult to compare, it is preferable to use relative values or trends, either over space or time. Moreover, we can note that patterns at the community level are not easily available in the field, as they rely on a large amount of data. In this case, using the indicators from other independent models - here Ecopath - which synthesize the available knowledge (i.e. the TLs derived from stomach content analyses) is an interesting alternative to cross-validate ecosystem models.

3. Opportunistic trophic interactions

The predation process is a key process of the coupled model, being represented both in the plankton model and the HTL model as well as serving as the coupling process between OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂. Thanks to the opportunistic representation of the predation, the trophic structure of the southern Benguela emerges from local interactions and is not set *a priori*. The emerging food web is complex and involves several links between the components, as indicated by the quite high linkage density. The food web drawn from the present study is composed of very few compartments, aggregated on a taxonomic basis as it is often the case in similar studies (Field et al. 1991, Shannon et al. 2003). However, information at a finer level is available in this model, and it would be possible to address different issues of food web theory by constructing alternative representations of the food web, for example considering “trophic species”, i.e. groups of organisms with identical set of predators and prey (Link 2005), or partitioning species into several size classes.

Due to the extensive output available from the coupled model it is possible to quantify the trophic links by means of different indicators, and thus better understand the global trophic functioning of this ecosystem. It appears that species situated at the same position of the food web (basal, intermediate or apex) can display different patterns of linkage with other components. In our application, both species of hake appear to be more specialist than silver kob and snoek, by having a smaller proportion of strong links. The existence of strong links could be wrongly interpreted as preference for specific prey, either in model output or in real data. It is worth reminding that predation is opportunist in the present model, thus true specialists are not modeled. On this topic, Gerking (1994) remarks that true specialists are difficult to identify in the pelagic environment, as feeding on a very small number of prey may just illustrate the high dominance of these prey in the predator's habitat. In the coupled model, the apparent specialization of hakes may reflect a spatio-temporal mismatch between the predators and other prey species, or a lack of suitability of size at adequate time.

Another asset of this coupled model is to provide TL distributions rather than a unique mean TL per species. Such distributions are very informative about inter-individuals variability and ontogenetic omnivory. Thanks to the modularity of the model, it would be possible to compute such distributions per area in order to highlight different trophic positions for the same species according to its environment. In the present application of the model to the southern Benguela ecosystem, we can note a clear peak at TL 3.5. This pattern concerns mainly planktivorous species, and is explained by the constant TL set to mesozooplankton (TL=2.5), this latter group representing the copepods which are either herbivorous, carnivorous or omnivorous

according to the species considered. Because the copepods species composition changes over space and time, and so do the aggregated diets of the community, the resulting TL of the copepod compartment should present some variability which is not represented here. Copepod trophic level not only propagates at their predator levels (small pelagic fish, TL=3.5) but also at the top predator level (mean TL around 4.5). It is likely that affecting a variable TL to the meso-zooplankton group would tend to increase the inter-species variability of mean TLs and also to homogenize the intra-species TL distribution observed for HTL species.

4. Potentialities of the coupled model

The coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE was developed to study the combined effects of fishing and climate change, as well as the propagation of these effects up and down the food web. Its opportunistic predation process is a real asset for investigating trophic structure and functioning of marine ecosystems, especially in a changing environment. The individual-based structure of the HTL model allows to track information at different hierarchical levels: individuals, cohorts, population or community. This possibility was presented here for the trophic levels, either averaged for each species or used at the individual level to represent the TL distributions. This modularity applies also for spatio-temporal scales with output available per time step or aggregated over years, and for the whole modeled area or for sub-regions.

In its current state, this model cannot address issues related to the effects of climate change on fish movements or vertical distribution. Indeed, the mechanisms of fish distribution are not explicitly represented in this application to the southern Benguela. This would require a lot of additional observations and analyses to be able to establish a functional relationship between the spatial dynamics of the 11 HTLs species considered in this study and their environment. In the present application, the spatial dynamics of HTL organisms depend on horizontal distribution maps which are based on surveys and are provided in input of the model. There is no vertical dimension in the HTL model, and it appeared to induce biases in some output such as diets. Knowing this limit and in order to apply this model in other ecosystems where the vertical dimension is more structuring, there is a possibility for vertical layers to be added.

The HTL model OSMOSE is already usable for testing various fishing management scenarios including marine protected areas (Shin and Cury 2001b, Yemane et al. 2008), changes in fishing pressure and moratoriums (Shin et al. 2004, Vergnon et al. 2008, Marzloff et al. accepted) and for studying the sensitivity and behavior of ecosystem indicators (Travers et al. 2006). Its coupling with the ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model makes this model suitable for addressing the propagation of combined effects of climate and fishing perturbations up and down the food web and for better understanding the trophic functioning of marine ecosystems.

Acknowledgments

This is a contribution to EUR-OCEANS Network of Excellence funded by the European Commission (contract FP6-511106). Morgane Travers was supported by a EUR-OCEANS scholarship. Yunne Shin was partly funded by the French ANR 'Chaloupe' project.

References

- Araújo, J.N., Mackinson, S., Stanford, R.J., Sims, D.W., Southward, A.J., Hawkins, S.J., Ellis, J.R., Hart, P.J.B., 2006. Modelling food web interactions, variation in plankton production, and fisheries in the western English Channel ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309, 175-187.
- Bahamón, N., Cruzado, A., 2003. Modelling nitrogen fluxes in oligotrophic environments: NW Mediterranean and NE Atlantic, *Ecol. Model.* 163, 223-244.
- Barange, M., Pillar, S. C., Hampton I., 1998. Distribution patterns, stock size and life-history strategies of Cape horse mackerel *Trachurus trachurus capensis*, based on bottom trawl and acoustic surveys. In *Benguela Dynamics: Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and their Living Resources*. Pillar, S. C., Moloney, C. L., Payne, A. I. L. and

- F. A. Shillington (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 19, 433-448.
- Carr, M.-E., 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Res. Part II* 49, 59-80.
- Chifflet, M., Andersen, V., Prieur, L., Dekeyser, I., 2001. One-dimensional model of short-term dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: Effects of wind events. *J. Mar. Syst.* 30, 89-114.
- Conkright, M. E., Levitus, S., Boyer, T. P., 1994. World Ocean Atlas 1994, vol. 1, Nutrients, NOAA Atlas NESDIS 1, 162 pp., Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md.
- Cury P. M., Shin Y.-J., Planque B., Durant J. M., Fromentin J.-M., Kramer-Schadt S., Stenseth N. C., Travers M., Grimm V., 2008. Ecosystem Oceanography for global change in fisheries. *Trend Ecol. Evol.* 23, 338-346.
- Da Silva, A.M., Young, C.C., Levitus, S., 1994. Atlas of Surface Marine Data 1994, vol. 1, Algorithms and Procedures, NOAA Atlas NESDIS 6, Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md., 74 pp.
- Dow, D.D., O'Reilly, J.E., Green, J.R., 2006. Microzooplankton. In: Link, J.S., Griswold, C.A., Methratta, E.T., Gunnard, J., (eds), Documentation for the Energy Modeling and Analysis eXercise (EMAX). US Dep. Commer., Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 06-15; pp. 21-25.
- Duboz, R., Shin, Y.-J., Travers, M., Versmisse, D., in prep. Application of an evolutionary algorithm to the calibration of an individual-based model. In preparation for *Ecol. Model.*
- Fairweather, T.P., van der Lingen, C.D., Booth, A.J., Drapeau, L., van der Westhuizen, J.J., 2006. Indicators of sustainable fishing for South African sardine *Sardinops sagax* and anchovy *Engraulis encrasicolus*. *Afr. J. Mar. Sci.* 28, 661-680.
- FAO, 2003 Implementation of ecosystem approach to fisheries management to achieve responsible fisheries and to restore fisheries resources and marine environments, FAO - Committee on Fisheries, Rome.
- Fasham, M., Ducklow, H., McKelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.* 48, 591-639.
- Field, J.G., Crawford, R.J.M., Wickens, P.A., Moloney, C.L., Cochrane, K.L., Villacastin-Herrero, C.A., 1991. Network Analysis of Benguela Pelagic Food Webs, Benguela Ecology Programme, Workshop on Seal–Fishery Biological Interactions. University of Cape Town, BEP/SW91/M5a
- Field J.C., Francis R.C., Aydin K., 2006. Top-down modeling and bottom-up dynamics: Linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California Current. *Prog. Oceanogr.* 68, 238-270.
- Gerking, S.D., 1994. Feeding Ecology of Fish. Academic Press, California, 416pp.
- Griffiths, M.H., 2002. Life history of South African snoek, *Thyrsites atun* (Pisces: Gempylidae): a pelagic predator of the Benguela ecosystem. *Fish. Bull.* 100, 690-710.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310, 987-991.
- James, A.G., 1987. Feeding Ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), The Benguela and comparable ecosystems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 673-692.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Boon, T.W., 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology* 70, 934-944.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H., Fréon, P., 2005. Modelling the primary and secondary productions of the Southern Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB4021.
- Lacroix, G., Nival, P., 1998. Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model. *J. Mar. Syst.* 16, 23-50.
- Link, J.S., Stockhausen, W.T., Methratta, E.T., 2005. Food-web theory in marine ecosystems. In: Belgrano, A., Scharler, U.M., Dunne, J., Ulanowicz, R.E. (eds), Aquatic food webs an ecosystem approach, pp 98-113.
- Marzloff M., Shin Y.-J., Tam J., Travers M., Bertrand A., accepted. Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem from 2000-2006: testing the effects of fishing using the IBM

- trophic model OSMOSE. *Journal of Marine Systems*.
- McQueen, N., Griffiths, M.H., 2004. Influence of sample size and sampling frequency on the quantitative dietary descriptions of a predatory fish in the Benguela ecosystem. In: Shannon, L.J., Cochrane, K.L., Pillar, S.C. (eds), *Ecosystem approaches to fisheries in the Southern Benguela*. *Afr. J. Mar. Sci.* 26, 205–217.
- Ménard F., Labrune C., Shin Y.-J., Asine A.S., Bard F.X., 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 323, 223-231.
- Moloney, C., Field, J., 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. Plankton Res.* 13, 1003-1038.
- Olivieri, R. A., Chavez, F. P., 2000. A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California. *Deep Sea Res. Part II* 47, 1077-1106.
- Oschlies, A., Garçon, V., 1999. An eddy-permitting coupled physicalbiological model of the North Atlantic: 1. Sensitivity to advection numerics and mixed layer physics. *Global Biogeochem. Cycles* 13(1), 135-160.
- Penven, P., Roy, C., Brundrit, G., Colin de Verdière, A., Fréon, P., Johnson, A., Lutjeharms, J., Shillington, F., 2001. A regional hydrodynamic model of upwelling in the Southern Benguela. *S. Afr. J. Sci.* 97, 472-475.
- Pillar, S.C., 1987. Distribution and population dynamics of *Euphausia Lucens* (Euphausiacea) in the southern Benguela current. PhD Thesis, University of Cape Town.
- Pillar, S.C., Stuart, V., Barange, M., Gibbons, M.J., 1992. Community structure and trophic ecology of Euphausiids in the Benguela ecosystem. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*, *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 393-409.
- Popova, E. E., Lozano, C. J., Srokosz, M. A., Fasham, M. J. R., Haley, P. J., Robinson, A. R., 2002. Coupled 3D physical and biological modelling of the mesoscale variability observed in north-east Atlantic in spring 1997: Biological processes. *Deep Sea Res. Part I* 49, 1741-1768.
- Punt, A.E., Leslie, R.W., du Plessis, S.E., 1992. Estimation of the annual consumption of food by Cape hake *Merluccius capensis* and *M. Paradoxus* off the South African West Coast. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 611-634.
- Scharf, F.S., Juanes, F., Rountree, R.A. 2000. Predator size–prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic niche breadth. *Mar Ecol Prog Ser* 208, 229–248.
- Shannon, L. V., Field, J. G., 1985. Are fish stocks food-limited in the southern Benguela pelagic ecosystem? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22, 7-19.
- Shannon, L., Moloney, C., Jarre, A., Field, J., 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *J. Mar. Syst.* 39, 83-116.
- Shchepetkin, A., McWilliams, J.C., 2005. Regional Ocean Modeling System: a split-explicit ocean model with free-surface and topography following vertical coordinate. *Ocean Modelling* 9, 347-404.
- Shin, Y., Cury, P., 2001a. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65-80.
- Shin Y.-J., P. Cury, 2001b - Simulation of the effects of Marine Protected Areas on yield and diversity using a multispecies, spatially explicit, individual-based model. In: Kruse, G. H.; Bez, N.; Booth, A.; Dorn, M. W.; Hills, S.; Lipcius, R. N.; Pelletier, D.; Roy, C.; Smith, S. J., and Witherell, D., (eds.). *Spatial processes and management of marine populations*. University of Alaska Sea Grant ed. Fairbanks; 2001; pp. 627-642.
- Shin, Y., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414-431.
- Shin, Y., Shannon, L.J., Cury, P.M., 2004. Simulations of fishing effects on the Southern Benguela fish community using the individual-based model OSMOSE. Lessons from a comparison with Ecosim simulations. In: Shannon, L.J., Cochrane, K.L., Pillar, S.C. (eds), *Ecosystem approaches to fisheries in the Southern Benguela*. *Afr. J. Mar. Sci.* 26, 95–114.
- Tian, R. C., Vézina, A., Legendre, L., Ingram, R.G., Klein, B., Packard, T., Roy, S., Savenkoff, C., Silverberg, N., Therriault, J.C., Tremblay, J.E., 2000. Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: A

modeling approach. Deep Sea Res. Part II 47, 637-662.

Travers, M., Shin, Y.-J., Shannon, L. and Cury, P., 2006. Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 63, 943-956.

Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating trophic controls and large changes induced by climate and fishing in marine ecosystems. Prog. Oceanogr. 75, 751-770.

Travers, M., Shin, Y.-J., Cury, P.M., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J.A., Field, J.G., accepted. Why we should go for integrated ecosystem models: consequences of feedback in coupling plankton and fish models. *Ecological Modelling*

van der Lingen, C.D., 1998. Gastric evacuation, feeding periodicity and daily ration of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. In: Pillar, S.C.,

Moloney, C.L., Payne, A.I.L., Shillington, F.A. (eds), Benguela Dynamics. S. Afr. J. mar. Sci. 19, 305-316.

Vergnon R., Shin Y.-J., Cury P. 2008. Cultivation, Allee effect and resilience of large demersal fish populations. Aquatic Living Resources, 21, 287-295.

Vermisse, D., 2008. Gestion de la complexité formelle et opérationnelle des systèmes complexes: Application aux anthroposystèmes marins. Ph.D. Thesis, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais, France, 207 pp.

Walters, C., Christensen, V., Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 7, 139-172.

Yemane D., Shin Y.-J., Field J., 2009. Exploring the effect of marine protected areas on the dynamics of fish communities in the southern Benguela: an Individual Based Modelling approach. ICES Journal of marine Science, 66: 000-000.

Appendix A: ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ formula and parameters (from Koné et al. 2005)

> PAR (photosynthetically available radiation) formulation:

$$PAR = PAR_0 \cdot \exp \left(k_{water} + k_{chla} \cdot \theta \cdot r_{C/N, phyto} \cdot [P] \cdot \Delta z \right)$$

where PAR_0 is the surface PAR, k_{water} and k_{Chla} are attenuation coefficients for pure water and chlorophyll, θ is the chlorophyll/carbon ratio, $r_{C/N, phyto}$ is the C/N ratio for phytoplankton, $[P]$ is phytoplankton concentration, and Δz is the depth step.

> Nitrogen fluxes of all compartments:

$$\frac{d[NO_3]}{dt} = -\mu_{p_s}(NO_3) \cdot \mu_{p_s}(PAR, T) \cdot [P_s] - \mu_{p_l}(NO_3) \cdot \mu_{p_l}(PAR, T) \cdot [P_l] + \mu_{AN}[NH_4]$$

$$\begin{aligned} \frac{d[NH_4]}{dt} = & -\mu_{p_s}(NH_4) \cdot \mu_{p_s}(PAR, T) \cdot [P_s] - \mu_{p_l}(NH_4) \cdot \mu_{p_l}(PAR, T) \cdot [P_l] \\ & + \mu_{Z_s} \cdot [Z_s] + \mu_{Z_l} \cdot [Z_l] + \mu_{D_s} \cdot [D_s] + \mu_{D_l} \cdot [D_l] - \mu_{AN} \cdot [NH_4] \end{aligned}$$

$$\frac{d[P_s]}{dt} = \mu_{p_s} \cdot [P_s] - g_{max} \cdot g_{z_s}(P_s) \cdot [Z_s] - g_{max} \cdot g_{z_l}(P_s) \cdot [Z_l] - m_{p_s} [P_s]$$

$$\frac{d[P_l]}{dt} = \mu_{p_l} \cdot [P_l] - g_{max} \cdot g_{z_s}(P_l) \cdot [Z_s] - g_{max} \cdot g_{z_l}(P_l) \cdot [Z_l] - m_{p_l} [P_l]$$

$$\text{With } g_z(P) = \frac{e_{zP} \cdot [P]}{k_z + \sum e_{zi} \cdot [F_i]} \text{ where } F_i \text{ represents all prey of } Z$$

$$\frac{d[Z_s]}{dt} = \beta \cdot g_{z_s} \cdot [Z_s] - g_{\max} \cdot g_{z_s}(Z_s) \cdot [Z_l] - m_{Z_s} \cdot [Z_s] - \mu_{Z_s} \cdot [Z_s]$$

$$\frac{d[Z_l]}{dt} = \beta \cdot g_{z_l} \cdot [Z_l] - m_{Z_l} \cdot [Z_l] - \mu_{Z_l} \cdot [Z_l]$$

$$\frac{d[D_s]}{dt} = (1 - \beta) \cdot g_{z_s} \cdot [Z_s] + m_{P_s} \cdot [P_s] + m_{P_l} \cdot [P_l] + m_{Z_s} \cdot [Z_s] - \mu_{D_s} \cdot [D_s]$$

$$\frac{d[D_l]}{dt} = (1 - \beta) \cdot g_{z_l} \cdot [Z_l] + m_{Z_l} \cdot [Z_l] - \mu_{D_l} \cdot [D_l]$$

Where P_s represents small phytoplankton (dinoflagellates), P_l stands for large phytoplankton (diatoms), Z_s stands for small zooplankton (ciliates), Z_l is for large zooplankton (copepods), D_s and D_l are respectively for small and large detritus. Additional parameters are synthesized in the table A1.

Table A1: Values of additional parameters (not mentioned in the text) of the $N_2P_2Z_2D_2$ biogeochemical model.

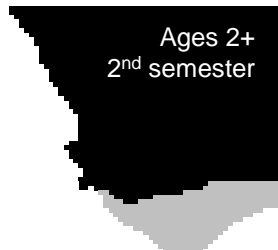
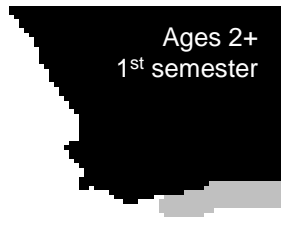
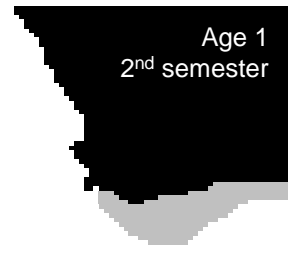
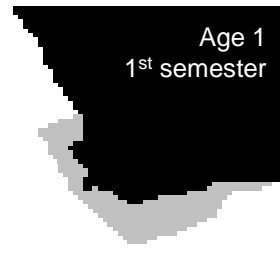
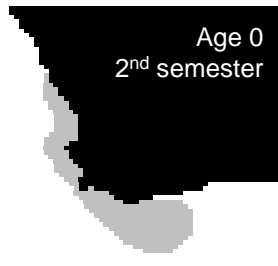
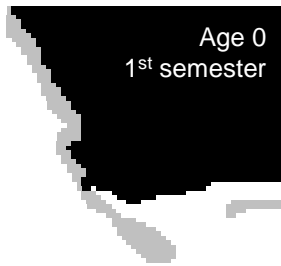
Parameter	Description	Value	Unit	Reference
k_{water}	Light attenuation due to sea water	0.04	m^{-1}	Fasham et al. (1990), Hurtt and Armstrong (1996), Lacroix and Nival (1998), Oschlies and Garçon (1999), Tian et al. (2000),
k_{Chla}	Light attenuation by chlorophyll	0.024	$(m^2 \text{ mg Chla})^{-1}$	Olivieri and Chavez (2000)
$r_{C/N,phyto}$	C/N ratio for phytoplankton	6.625	Mol C (molN)^{-1}	Redfield C/N ratio (106/16)
θ	Cellular chlorophyll/C ratio	0.020	$\text{Mg Chla (mg C)}^{-1}$	Fasham et al. (1990), Lacroix and Nival (1998), Tian et al. (2000),
β	Assimilation coefficient	<i>Ciliates:</i> 0.75 <i>Copepods:</i> 0.70	n.d.	Oschlies and Garçon (1999) Olivieri and Chavez (2000) Fasham et al. (1990) Lacroix and Nival (1998)
μ_Z	Specific excretion rate	<i>Ciliates:</i> 0.10 <i>Copepods:</i> 0.05	d^{-1}	Olivieri and Chavez (2000) Koné et al. (2005)
μ_D	Detrital breakdown to NH4 rate	<i>Small Det:</i> 0.1 <i>Large Det:</i> 0.05	d^{-1}	Doney et al. (1996), Liu et al. (2002) Oschlies and Garçon (1999),
μ_{AN}	Nitrification rate of NH4 to NO3	0.05	d^{-1}	Koné et al. (2005)

Appendix B: Maps of spatial distribution of species modelled in OSMOSE (references in appendix D)

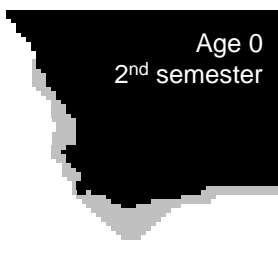
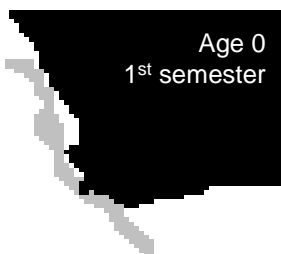
➤ Euphausiids



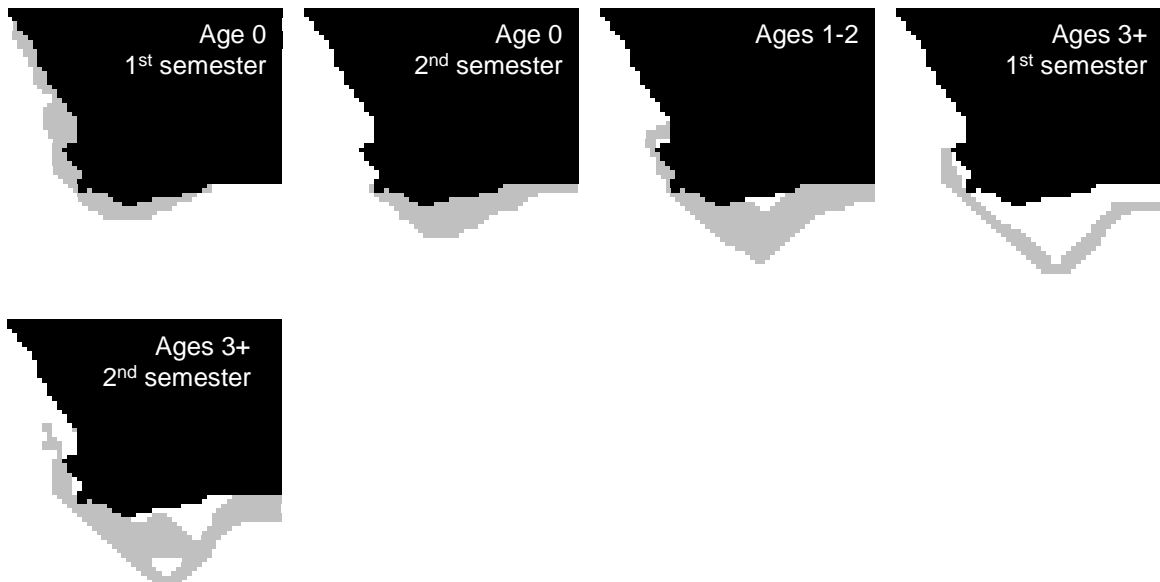
➤ Anchovy



➤ Round Herring



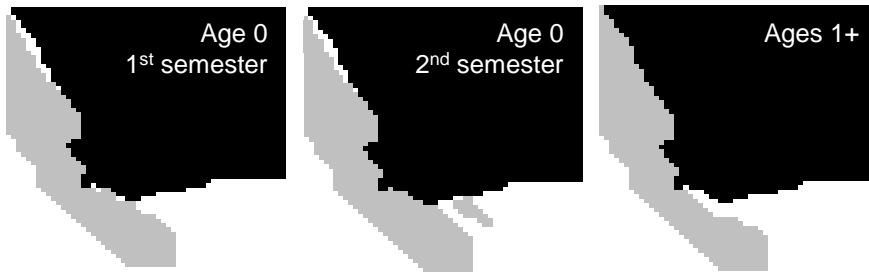
➤ Sardine



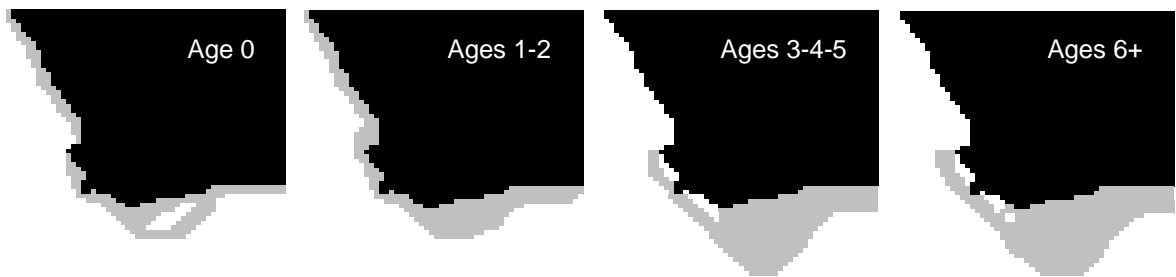
➤ Horse mackerel



➤ Lanternfish and lightfish



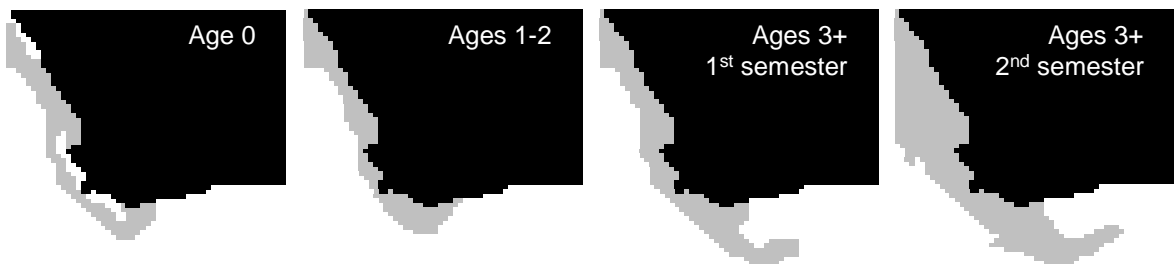
➤ Shallow water hake



➤ Deep water hake



➤ Snoek



➤ Silver kob



Appendix C: Seasonality of fishing pressure and spawning for species modelled in OSMOSE

Fishing seasonality: Considered constant for all species except anchovy, sardine and redeye (figure C1), either because the fishing mortality is constant over the year (Rob Leslie, pers. com.) or because no data is available.

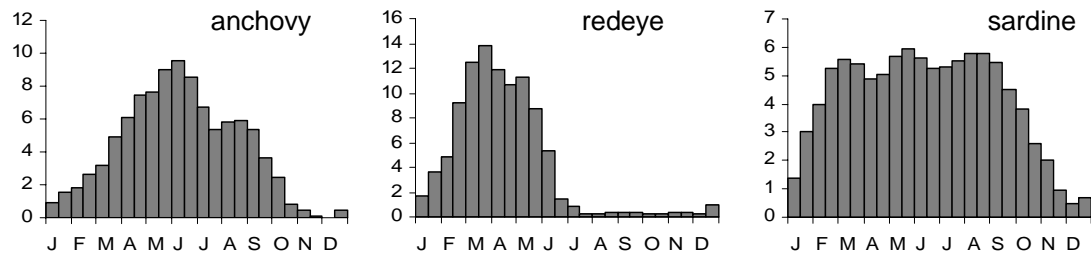


Figure C1: percentage of fishing mortality per time step for anchovy, redeye and sardine (Carl van der Lingen, MCM, pers.com.).

Spawning seasonality: Considered constant for silver kob (no data available), otherwise following the percentage per time step illustrated in figure C2.

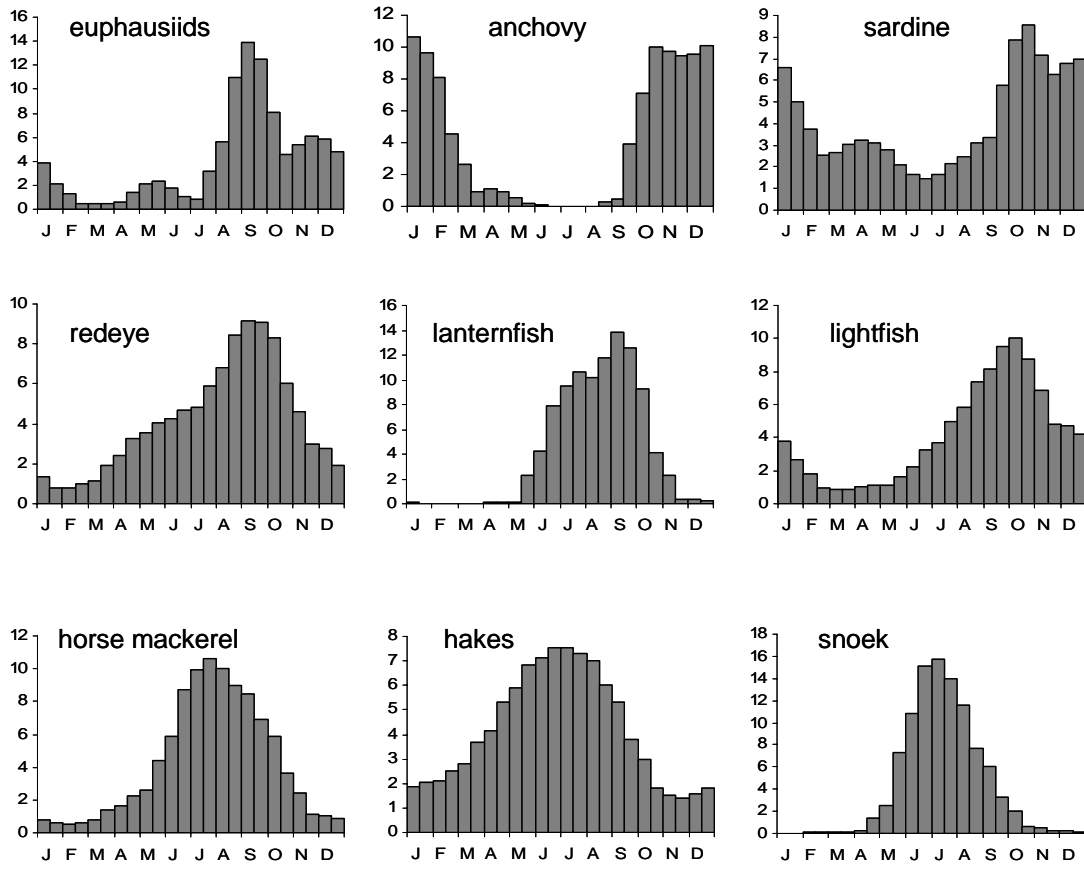


Figure C2: percentage of spawning intensity by species (derived from CELP data, Jenny Huggett, MCM, pers com)

Appendix D: References of parameters values used for HTL organisms in OSMOSE

	Growth : Linf, K, t0	L-W allometric relation	Reproduction : ϕ , a_{near} , a_{max}	Survival	Feeding size range	Predation parameters	Spatial distribution
Euphausiids	Pillar 1987	Pillar 1987	Pillar 1987	-	Pillar 1987		Pillar et al. 1992
Anchovy	Waldron et al., 1989	van der Westhuizen (com pers)	Melo 1994, LeClus 1979 Armstrong et al., 1991	Armstrong et al., 1991 Shannon et al., 2003	Pillar et al., 1992 Armstrong and Thomas, 1989, James 1987		Armstrong and Thomas, 1989, Armstrong et al. 1991, Hampton 1987, Hampton 1992, Valdes et al. 1897, Shelton 1986, Crawford 1981
Sardine	Baird 1977, Leslie (com pers)	van der Westhuizen (com pers)	Akkers 1995, van der Lingen (com pers) Akkers et al 1996	Crawford 1980 Shannon et al., 2003	Armstrong and Thomas, 1989,		Armstrong and Thomas, 1989, Hampton 1992, Armstrong et al. 1987
Redeye	Waldron et al., 1991	Geldenhuis 1978	Baxter and Pope 1969, Kosior and Strzyzewska 1979	Roel and Armstrong. 1991 Shannon et al., 2003	Armstrong and Thomas, 1989,	Laevastu and Larkins, 1981	Armstrong and Thomas, 1989, Hampton 1992, Roel and Armstrong. 1991
Mesopelagic (Lanternfish & Lightfish)	Prosch 1986	Haimovici and Velasco 2000	Roel and Melo 1990 Prosch 1991 Prosch 1986	Prosch 1986 Shannon et al., 2003	Prosch et al. 1989	Gislason and Helgason, 1985	Prosch 1991, Prosch et al. 1989, Armstrong and Prosch, 1991, Hulley and Prosch 1987, Prosch 1986
Horse mackerel	Horsten 1999	Kerstan (com pers)	Kartas and Quignard 1984 Leslie (pers com) in Butterworth and Clarke (1996)	Horsten 1999 Hecht 1990 Shannon et al., 2003	Smale 1992, Crawford 1987, Crawford 1989a,	Longhurst and Pauly, 1987	Barange et al. 1998, Crawford 1989a, Hecht 1990, Badenhorst and Smale 1991, Naish et al. 1991, Shelton 1986
Cape hakes	Punt and Leslie 1991	Payne et al. 1987	Kartas and Quignard 1984 Punt and Leslie 1991	Leslie (com pers) Shannon et al., 2003	Punt et al 1992, Payne et al. 1987		Badenhorst and Smale 1991, Payne 1989, Punt et al. 1992, Punt 1994
Snoek	Venidiktova 1988	Griffiths (com pers)	Rowling 1994, Nakamura and Parin 1993 Griffiths 1997	Griffiths (com pers) Shannon et al., 2003	Griffiths 2002		Crawford 1989b, Crawford and de Villiers 1985, Griffiths 2002
Silver kob	Kirchner 1998	Griffiths 1996	Battaglione and Talbot 1994 Griffiths 1997	Griffiths 1997 Shannon et al., 2003	Same as snoek		van der Elst, 1993

References

- Akkers, T.R. 1995. A histological study of the reproductive system of the female pilchard, *Sardinops sagax*, in the Benguela current region. M.Sc. thesis, University of the western Cape.
- Akkers, T.R., Melo, Y.C. and Veith, W. 1996. Gonad development and spawning frequency of the South African pilchard *Sardinops sagax* during the 1993-1994 spawning season. S. Afr. J. Mar. Sci. 17:183-193.
- Armstrong, M. J., Prosch, R. M., 1991. Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in the southern Benguela system. S. Afr. J. mar. Sci. 10, 13–28.
- Armstrong, M. J., Thomas, R. M., 1989. Clupeoids. In *Oceans of Life off Southern Africa*. Payne, A. I. L. and R. J. M. Crawford (Eds). Cape Town; Vlaeberg: 105–121.
- Armstrong, M. J., Berruti, A., Golclough, J., 1987. Pilchard distribution in South African waters, 1983–1985. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). S. Afr. J. mar. Sci. 5, 871–886.
- Armstrong, M.J., James, A.G. and Valdes Szeinfeld, E.S. 1991. Estimates of annual consumption of food by anchovy and other pelagic fish species off South Africa during the period 1984-1988. S. Afr. J. Mar. Sci. 11, 251-266
- Badenhorst, A., Smale, M.J. 1991. The distribution and abundance of seven commercial trawlfish from the Cape south coast of South Africa, 1986–1990. S. Afr. J. mar. Sci. 11, 377–393.
- Baird, D. 1977 - Age, growth and aspects of reproduction of the mackerel, *Scomber japonicus*, in South African waters (Pices:Scombridae). Zoologica Africana. 12(2), 347-362.
- Barange, M., Pillar, S. C., Hampton I., 1998. Distribution patterns, stock size and life-history strategies of Cape horse mackerel *Trachurus trachurus capensis*, based on bottom trawl and acoustic surveys. In *Benguela Dynamics: Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and their Living Resources*. Pillar, S. C., Moloney, C. L., Payne, A. I. L. and F. A. Shillington (Eds). S. Afr. J. mar. Sci. 19, 433–447.
- Battaglione, S.C. and Talbot, R.B. 1994. Hormone induction and larval rearing of mullet, *Argyrosomus hololepidotus* (Pisces: Sciaenidae). Aquaculture. 126, 73-81.
- Baxter, I. G. and Pope, J.A. 1969. Annual variation in fecundity of Clyde spring spawning herring. ICES C.M. 1969 / H: 33.
- Butterworth, D.S. and Clarke, E.D. 1996. Calculation of the proportion of a recent biomass estimate that should be taken to provide a precautionary maximum catch limit for horse mackerel. WG/10/96/D:HM 28.
- Crawford, R.J.M., 1980. Seasonal patterns in South Africa's Western Cape purse-seine fishery. J. Fish Biol. 16, 649-664.
- Crawford, R. J. M., 1981. Distribution, availability and movements of anchovy *Engraulis capensis* off South Africa, 1964–1976. Fish. Bull. S. Afr. 14, 51–94.
- Crawford, R. J. M., 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). S. Afr. J. mar. Sci. 5, 735–757.
- Crawford, R. J. M., 1989a. Horse mackerels and saury. In *Oceans of Life off Southern Africa*. Payne, A. I. L. and R. J. M. Crawford (Eds). Cape Town; Vlaeberg: 122–129.
- Crawford, R. J. M., 1989b. Snoek and chub mackerel. In *Oceans of Life off Southern Africa*. Payne, A. I. L. and R. J. M. Crawford (Eds). Cape Town; Vlaeberg: 177–187.
- Crawford, R. J. M., De Villiers, G., 1985. Snoek and their prey – interrelationships in the Benguela upwelling system. S. Afr. J. Sci. 81(2), 91–97.
- Doney, S. C., Glover, D. M., Najjar, R. G., 1996. A new coupled, onedimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site, Deep Sea Res., Part II, 43, 591–624.
- Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., McKelvie, S. M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer, J. Mar. Res., 48, 591– 639.
- Geldenhuys, N.D. 1978. Age determination of the South African round herring *Etrumeus micropus* and length and age composition of the commercial catches, 1965-1973. Investigational Report Sea Fisheries South Africa. 115, 1-16.
- Gislason, H., Helgason, T., 1985. Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. Dana 5, 1–44.

- Griffiths, M.H. 1996. Age and growth of South African silver kob *Argyrosomus inodorus* (Sciaenidae), with evidence for separate stocks. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 17, 37-48.
- Griffiths, M.H. 1997. The life history and stock separation of silver kob, *Argyrosomus inodorus*, in South African waters. *Fish. Bull.* 95, 45-67.
- Griffiths, M. H., 2002. Life history of South African snoek, *Thyrsites atun* (Pisces: Gempylidae): a pelagic predator of the Benguela ecosystem. *Fishery Bull.*, Wash. 100, 690–710.
- Haimovici, M. and Velasco, G. 2000. Length-weight relationships of marine fishes from southern Brazil. *Naga* 23(1),19-23.
- Hampton, I., 1987. Acoustic study on the abundance and distribution of anchovy spawners and recruits in South African waters. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 5, 901–917.
- Hampton, I., 1992. The role of acoustic surveys in the assessment of pelagic fish resources on the South African continental shelf. In *Benguela Trophic Functioning*. Payne, A. I. L., Brink, K. H., Mann, K. H. and R. Hilborn (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 12, 1031–1050.
- Hecht, T. 1990. On the life history of Cape horse mackerel *Trachurus trachurus* off the South-East Coast of South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 9, 317-326.
- Horsten, M.B. 1999. An age-structured production model for South African horse mackerel, *Trachurus capensis*. WG/APR99/PEL/11.
- Hulley, P. A., Prosch, R.M., 1987. Mesopelagic fish derivatives in the southern Benguela upwelling region. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 5, 597–611.
- Hurtt, G. C., Armstrong, R.A., 1996. A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data, *Deep Sea Res.*, Part II, 43, 653–683.
- James, A.G., 1987. Feeding Ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), *The Benguela and comparable ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 673-692.
- Kartas, F. and Quignard, J.-P. 1984. La fécondité des poissons téléostéens. Paris; Masson. *Collection de Biologie des Milieux Marins* No. 5.
- Kirchner, C.H. 1998. Population dynamics and stock assessment of the exploited silver kob (*Argyrosomus inodorus*) in Namibian waters. PhD thesis, University of Port Elizabeth.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H., Fréon, P., 2005. Modelling the primary and secondary productions of the Southern Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB4021.
- Kosior, M., Strzyzewska, K., 1979. The fecundity of Baltic herring. *ICES C.M.* 1979 / J.
- Lacroix, G., Nival, P. 1998. Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model, *J. Mar. Syst.*, 16, 23–50.
- Laevastu, T., Larkins, H., 1981. *Marine Fisheries Ecosystem. Its Quantitative Evaluation and Management*. Farnham, England; Fishing News Books: 162 pp.
- Le Clus, F. 1979. Fecundity and maturity of anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa. *Fisheries Bulletin South Africa.* 11, 26-38.
- Liu, K.-K., Chao, S.-Y., Shaw, P.-T., Gong, G.-C., Chen, C.-C., Tang, T. Y., 2002. Monsoon-forced chlorophyll distribution and primary production in the South China Sea: Observations and a numerical study. *Deep Sea Res. Part I*, 49, 1387–1412.
- Longhurst, A. R., Pauly, D., 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego; Academic Press: xi + 407 pp.
- Melo, Y.C., 1994. Spawning frequency of the anchovy *Engraulis capensis*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 14, 321- 331.
- Naish, K-A., Hecht, T., Payne, A.I.L., 1991. Growth of Cape horse mackerel *Trachurus trachurus capensis* off South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.* 10, 29–35.
- Nakamura, I. and Parin, N.V. 1993. Snake mackerels and cutlassfishes of the world (Families Gempylidae and Trichiuridae). *FAO Fisheries Synopsis.* 15(125).
- Olivieri, R. A., Chavez, F. P., 2000. A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California, *Deep Sea Res.*, Part II, 47, 1077– 1106.
- Oschlies, A., Garçon, V. 1999. An eddy-permitting coupled physicalbiological model of the North Atlantic: 1. Sensitivity to advection numerics and mixed layer physics, *Global Biogeochem. Cycles*, 13(1), 135–160.

- Payne, A.I.L., Rose, B., Leslie, R.W., 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), *The Benguela and Comparable Ecosystems*. S. Afr. J. Mar. Sci. 5, 471–501.
- Payne, A.I.L., 1989. Cape hakes. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), *Oceans of life off southern Africa*. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 136-147.
- Pillar, S.C., 1987. Distribution and population dynamics of *Euphausia Lucens* (Euphausiacea) in the southern Benguela current. PhD Thesis, University of Cape Town.
- Pillar, S.C., Stuart, V., Barange, M., Gibbons, M.J., 1992. Community structure and trophic ecology of Euphausiids in the Benguela ecosystem. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*, S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 393-409.
- Prosch, R.M. 1986. The biology, distribution and ecology of *Lampanyctodes hectoris* and *Maurollicus muelleri* along the South-African coast. M.Sc. thesis, University of Cape Town.
- Prosch, R.M. 1991. Reproductive biology and spawning of the myctophid *Lampanyctodes hectoris* and the sternoptychid *Maurollicus muelleri* in the southern Benguela ecosystem. S. Afr. J. Mar. Sci. 10: 241-252.
- Prosch, R.M., Hulley, P.A., Cruickshank, R.A., 1989. Mesopelagic fish and some other forage species. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), *Oceans of life off southern Africa*. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 130-135.
- Punt, A. E., 1994. Assessments of the stocks of Cape hakes *Merluccius* spp. off South Africa. S. Afr. J. mar. Sci. 14,159–186.
- Punt A.E. and Leslie, R. 1991. Estimates of some biological parameters for the Cape hakes off the South African West Coast. S. Afr. J. Mar. Sci. 10, 271-284.
- Punt, A.E., Leslie, R.W., du Plessis, S.E., 1992. Estimation of the annual consumption of food by Cape hake *Merluccius capensis* and *M. Paradoxus* off the South African West Coast. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*. S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 611-634.
- Roel, B.A. and Armstrong, M.J. 1991. The round herring *Etrumeus whiteheadi*, an abundant, underexploited clupeoid species off the coast of southern Africa. S. Afr. J. Mar. Sci. 11, 267-287.
- Roel, B.A. and Melo, Y.C. 1990. Reproductive biology of the round herring *Etrumeus whiteheadi*. S. Afr. J. Mar. Sci. 9: 177-187.
- Rowling, K.R. 1994. Gemfish, *Rexea solandri*. In *The South East Fishery: a scientific review with reference to quota management*. Edited by Tilzey, R.D.J. Bureau of Resource Sciences, Australian Government Print Service. Canberra. pp. 115-123.
- Shannon, L. J., Moloney, C. L., Jarre, A., and Field, J. G. 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. J. Mar. Syst. 39, 83-116.
- Shelton, P. A., 1986. Fish spawning strategies in the variable southern Benguela Current region. Ph.D. thesis, University of Cape Town: [vi] + 327 pp.
- Smale, M.J., 1992. Predatory fish and their prey – an overview of trophic interactions in the fish communities of the west and south coasts of South Africa. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*. S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 803-821.
- Tian, R. C., Vézina, A., Legendre, L., Ingram, R.G., Klein, B., Packard, T., Roy, S., Savenkoff, C., Silverberg, N., Therriault, J.C., Tremblay, J.E., 2000. Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: A modeling approach. Deep Sea Res. Part II 47, 637-662.
- Valdés, E. S., Shelton, P. A., Armstrong, M. J., Field, J. G., 1987. Cannibalism in South African anchovy: egg mortality and egg consumption rates. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). S. Afr. J. mar. Sci. 5, 613–622.
- Van der Elst, R., 1993. *A Guide to the Common Sea Fishes of Southern Africa*. Cape Town; Struik: 398 pp.
- Venidiktova, L.I. 1988. On age determination methods for snoek (*Thyrsites atun* Eupr. 1791) from the southeast Atlantic, rate of growth and von Bertalanffy growth parameters. Collection of Scientific Papers ICSEAF. pp. 283-288.
- Waldron, M.E., Prosch, R.M. and Armstrong, M.J. 1991. Growth of juvenile round herring *Etrumeus whiteheadi* in the Benguela system. S. Afr. J. Mar. Sci. 10: 83-89.
- Waldron, M., Armstrong, M.J. and Prosch, R.M. 1989. Aspects of variability in growth of juvenile anchovy *Engraulis capensis* in the southern Benguela system. S. Afr. J. Mar. Sci. 8: 9-19.

Annexe C

Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton. A simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem.

M. Travers ^{1,*}, Y.-J. Shin ¹

¹ IRD Institut de Recherche pour le Développement
CRH Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale
Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France

* Corresponding author: travers@ird.fr (M. Travers)

Abstract

We investigate the potential predation pressure that would affect plankton communities spatially and seasonally using a coupled model where fish-induced predation mortality is explicit. In the southern Benguela ecosystem, the fish model Osmose is forced by a biogeochemical model providing plankton prey fields. We analyse the resulting potential predation mortality rate on copepods. Spatially, this mortality rate is higher on the South coast than on the West coast, reflecting a lower plankton concentration compared to food requirement for fish. Temporally, fish-induced predation mortality decreases at the beginning of the upwelling season, due to a rapid increase of plankton concentration combined with a lag in the subsequent increase of fish biomass. Such strong spatio-temporal patterns in fish-induced predation mortality encourage the development of two-ways coupling between fish and plankton models for better representing the dynamics of the southern Benguela food web.

Keywords: predation mortality, marine ecosystem model, coupled model, Benguela ecosystem

Introduction

High trophic level (HTL) models such as larval individual-based models (Hermann et al., 2001) and whole life cycle models of fish (Rose et al., 2007; Lehodey et al., 2003) can be forced by plankton distributions. These prey fields are provided either directly from observations or from low trophic level (LTL) models (Hermann et al., 2001; Rose et al., 2007). In the latter case, the link between HTL and LTL models is often a one-way coupling or forcing where no feedbacks are taken into account. The aim of this study is to quantify what would be the feedback of fish predation on plankton dynamics in the southern Benguela upwelling ecosystem. We force a HTL model (Osmose) with the outputs of a LTL model (Roms- $N_2P_2Z_2D_2$) and we analyse the resulting fish-induced predation on plankton.

Materials and methods

LTL model: ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$

The Regional Ocean Modeling Systems (ROMS) is a 3 dimensional hydrodynamics model which has been applied to the Benguela ecosystem (Penven et al., 2001). It has been coupled to a $N_2P_2Z_2D_2$ model (Koné et al., 2005), a biogeochemical model of two compartments of nutrients (N), phytoplankton (P), zooplankton (Z) and detritus (D). This biogeochemical model represents processes of uptake, predation, growth, excretion, egestion, mortality and sinking (Figure 1). Each plankton compartment can be assimilated to a functional group which is characterized by a specific size range: flagellates (2-20 μm) and diatoms (20-200 μm) represent the two phytoplankton compartments and ciliates (20-200 μm) and copepods (200-2000 μm) represent respectively the micro-zooplankton and the meso-zooplankton.

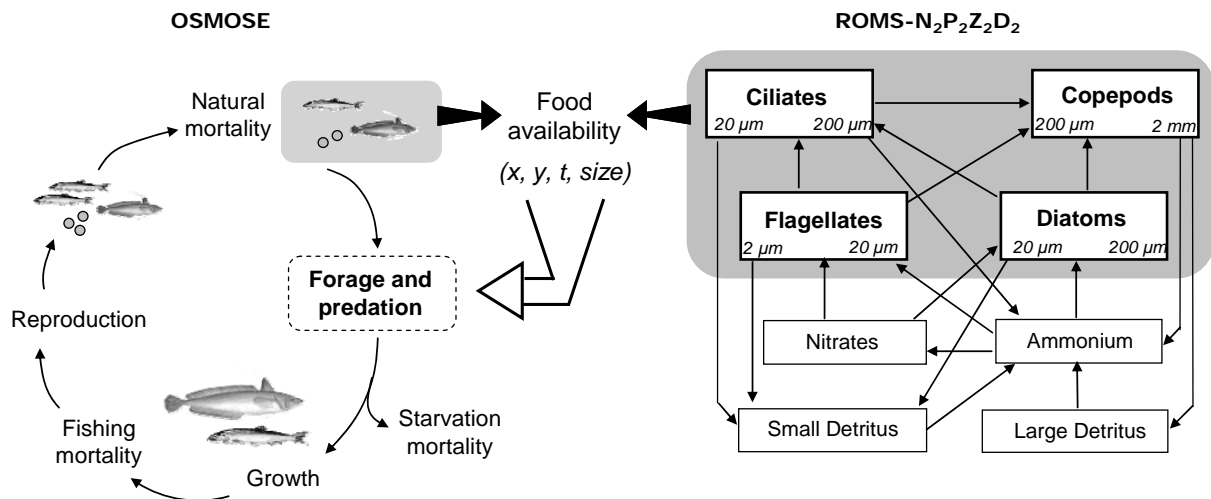


Figure 1: Principle of the forcing of Osmose model by the $N_2P_2Z_2D_2$ model. At each time step (t) and at each location (x, y), the biomass of the living compartments of the biogeochemical model (phytoplankton and zooplankton) is used in Osmose for the predation process. In Osmose, fish can prey upon both plankton and fish, according to predator/prey size ratios and local prey availability. Growth and reproduction rate of fish depend on the amount of food consumed at each time step.

HTL model: Osmose

Osmose (Shin and Cury, 2001, 2004) is a 2 dimensional individual-based model representing the whole life cycle of several species of fish. It models processes of growth, predation, reproduction, natural and starvation mortalities (Figure 1, details in Appendix A). The main assumption is that predation is opportunistic and size-based constrained, and therefore occurs when there are both spatio-temporal co-occurrence and size-adequation between a predator and its prey (determination of a minimum and a maximum predator to prey size ratio, supplementary Figure S1). Fish schools are considered to be able to eat annually no more than 3.5 grams of food per body gram (Shin and Cury 2001). Among the edible biomass of prey, a predator eats uniformly on prey, proportionally to their biomass, until it reaches satiety or depletes all prey available. A predation efficiency is computed from the biomass of prey eaten over the maximum ration, and serves to determine the growth of fish and possible starvation mortality. The Benguela application represents the dynamics of twelve fish species from small pelagic fish to large demersal fish in the 1990s (Shin et al., 2004; Travers et al., 2006). For the purpose of this study, we reduced the initial six months time step to monthly, which allows to force the model with seasonal plankton concentrations.

Forcing of the HTL model by the LTL model

In Osmose, fish were initially divided into two groups, piscivorous or non-piscivorous individuals, according to their taxonomy and age. Piscivorous fish predate on other explicitly modelled fish whereas the biomass of non-piscivorous fish was only constrained by an upper limit: the carrying capacity of the system. Forcing Osmose with ROMS-N₂P₂Z₂D₂ allows to replace this carrying capacity parameter by an explicit amount of plankton food available for non-piscivorous fish. In the present version of the model, each fish individual can predate on a combination of other fish, phytoplankton, and zooplankton (Figure 1), provided that the prey has a suitable size and is present in the same cell than the predator during the same time step. Predation mortality is explicit in the fish model and uniformly applied to the co-occurring organisms having a size comprised between the minimum and the maximum size edible, without taxonomy consideration.

To deal with the difference of spatial grids used in each model, the prey field (in mmolN.m⁻³) is first vertically integrated over the upper 100m. Plankton concentrations are averaged over the month and used as input of Osmose at each time step. The concentration of plankton is transformed from nitrogen concentration (mmolN.m⁻²) into wet biomass per square meter using classical conversion factors.

The calibration of the Osmose model forced by prey fields was undertaken by allowing larval mortalities to vary in order to obtain mean species biomasses in the range estimated for the 1990s (Shannon et al. 2003). In addition to biomass patterns, simulated size-based indicators display similar patterns as observed in the Benguela. The only output presented in this study is the consumption of plankton by fish. Because of the model stochasticity, the results of 20 simulations are averaged. We calculate the potential predation mortality rate which would affect the plankton as the plankton biomass eaten at each time step divided by the available plankton biomass.

Results

The average fish-induced mortality rates depend directly on the size range of plankton prey: 0.002 month⁻¹ for the 2-20 µm group (flagellates), 0.126 month⁻¹ for the 20-200 µm group (diatoms and ciliates) and 0.362 month⁻¹ for the 200-2000 µm group (copepods). These predation mortality rates represent respectively 0.25%, 14%, 16.8% and 24.13% of the global natural mortality rates used in the uncoupled version of ROMS-N₂P₂Z₂D₂. They are underestimates of actual natural mortality rates of plankton since other predators and other sources of mortality (e.g. senescence) are not taken into account in the simulations. In the following, we focus on the spatio-temporal variability of the predation mortality rate induced by fish and we only present the results for the meso-zooplankton group as it is the most affected by fish predation.

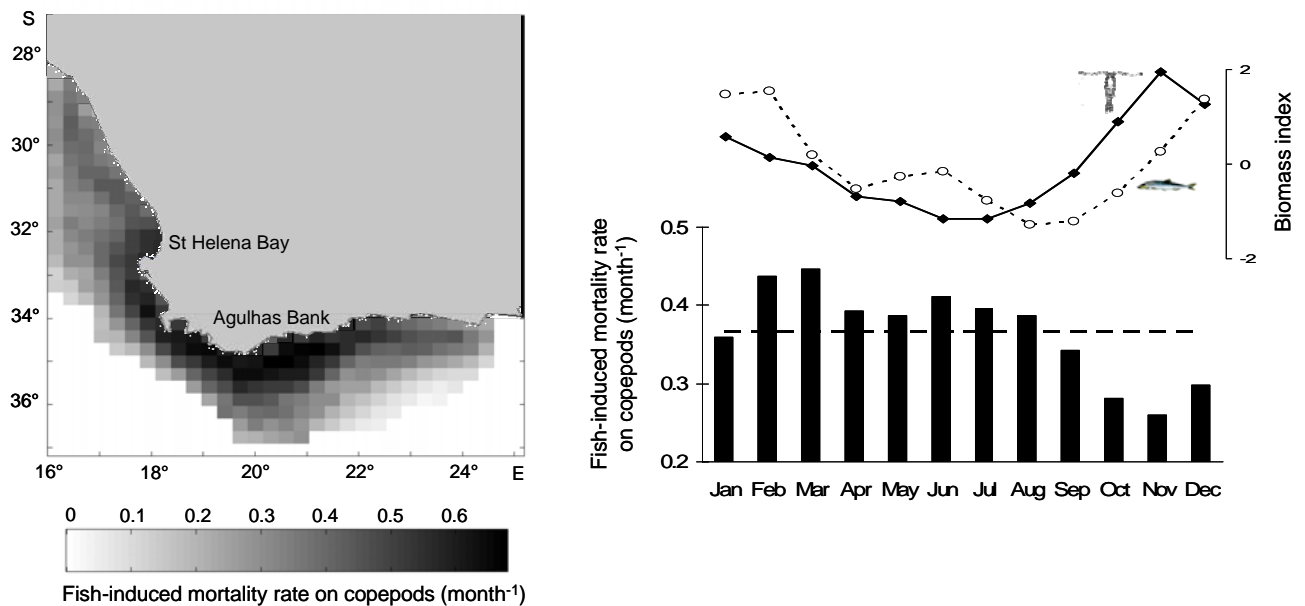


Figure 2: Potential predation mortality rate on meso-zooplankton (in month⁻¹). (a) spatial variability averaged over a year, (b) temporal variability averaged over fish spatial distribution. The mean annual mortality rate is shown on the histogram by the dashed line. The temporal dynamics of the normalized biomass of meso-zooplankton (solid line) and of all fish (dashed line) are shown above the histogram.

The simulations show a strong spatial heterogeneity of copepods predation mortality rate (Figure 2a). The predation mortality rate is higher on the Agulhas bank (South coast) than in the upwelling zone (West coast). In the southern area, fish-induced predation is stronger inshore than offshore, whereas this pattern does not appear in the upwelling area.

There is also a marked temporal variability of the predation rate on copepods (Figure 2b). We can particularly notice the low mortality rate during spring and early summer (September to December). The temporal variability is more attributable to the West and South-West part of the modelled area, but the reduced mortality rate at the end of the year is a general feature in the whole area.

Discussion

The South African West coast presents a low potential predation mortality rate on meso-zooplankton. It is worth noting that the forcing prey field has a concentration in meso-zooplankton two times higher on the West coast than on the South coast, so this high amount of available food would lead to a large consumption by fish but, relatively, to a lower predation rate on meso-zooplankton. Nevertheless, predation mortality rate on copepods appears to be locally strong in St Helena Bay which is known to be a major nursery area for small pelagic fish (Hutchings et al., 1998).

The lower predation rate during spring and early-summer could be due either to a larger concentration of meso-zooplankton for a constant food requirement of fish or to a lower food requirement for fish with a constant concentration of meso-zooplankton. The upwelling season is more pronounced between September and March in the southern Benguela, leading to an increase of plankton concentration during this period. The increase of fish biomass occurs later in the year (Figure 2b), which explains the initial decrease of predation rate on meso-zooplankton, followed by an increase in December.

The feedback induced by fish predation on plankton has been simulated by Megrey et al. (2007) by coupling a biogeochemical model and a whole life cycle fish model. Their study showed that the dynamics of both plankton and fish were affected by this density-dependent feedback, and that it could even cascade down to the phytoplankton level.

Biogeochemical models of plankton use a fixed mortality term for representing fish predation, which has a considerable effect on simulated dynamics (Edwards and Yool, 2000). Our simulations suggest that the mortality rate due to fish predation is highly variable over space and time in the southern Benguela ecosystem. Considering feedbacks between Osmose and ROMS-N₂P₂Z₂D₂ models may therefore improve the simulated dynamics of plankton and subsequent responses of fish populations. In addition, implementing a two-ways coupling between HTL and LTL models would allow propagations of perturbations both up and down the food web for a better quantification of anthropogenic and climate effects on the dynamics of marine ecosystems (Travers et al. 2007).

Acknowledgements

This is a contribution to EUR-OCEANS Network of Excellence funded by the European Commission (contract FP6-511106). Morgane Travers was supported by a EUR-OCEANS scholarship. Yunne Shin was partly funded by the French ANR 'Chaloupe' project.

References

- Edwards, A.M., Yool, A. (2000). The role of higher predation in plankton population models. *Journal of Plankton Research*, 22, 1085-1112.
- Hermann, A., Hinckley, S., Megrey, B., Napp, J. (2001). Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 1030-1041
- Hutchings, L., Barange, M., Bloomer S.F. et al. (1998) Multiple factors affecting anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. In: *Benguela Dynamics. Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and their Living Resources*. S.C. Pillar, C.L. Moloney, A.I.L. Payne and F.A. Shillington (eds) *S. Afr. J. mar. Sci.* 19:211–225.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H., Fréon, P. (2005). Modelling the primary and secondary productions of the Southern Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, GB4021.
- Lehodey, P., Chai, F. and Hampton, J. (2003). Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean–biogeochemical-

populations dynamics model. *Fisheries Oceanography*, 12, 483–494.

Megrey, B., Rose, K., Klumb, R., Hay, D., Werner, F., Eslinger, D., Smith, L. (2007). A bioenergetic/population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: Dynamics, description, validation and sensitivity analysis. *Ecological Modelling*, 202, 144–164.

Penven, P., Roy, C., Lutjeharms, J.R.E., Colin de Verdière, A., Johnson, A., Shillington, F., Freon, P. and Brundrit, G., 2001. A regional hydrodynamic model of the Southern Benguela. *S. Afr. J. Sci.*, 97: 472-476.

Rose, K.A., Werner, F., Megrey, B.A., Aita, M.N., Yamanaka, Y., Hay, D. (2007). Simulated herring growth responses in the Northeastern Pacific to historic temperature and zooplankton conditions generated by the 3-dimensional NEMURO nutrient-phytoplankton-zooplankton model. *Ecological Modelling*, 202, 184-195.

Shannon, L.J., Moloney, C.L., Jarre, A., and Field, J.G. 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *J. Mar. Syst.* 39: 83–116.

Shin, Y.-J., Cury, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic

interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources*, 14, 65–80.

Shin, Y.-J., Cury, P. (2004). Using a individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 414–431.

Shin, Y., Shannon, L.J., Cury, P.M. (2004). Simulations of fishing effects on the Southern Benguela fish community using the individual-based model OSMOSE. Lessons from a comparison with Ecosim simulations. In *Ecosystem approaches to fisheries in the Southern Benguela*. Edited by L.J. Shannon, K.L. Cochrane, and S.C. Pillar. *African Journal of Marine Science*, 26, 95–114.

Travers, M., Shin, Y.-J., Shannon, L. Cury, P. (2006) Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 943–956.

Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S. Cury, P. (2007) Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 75, 751–770.

Appendix A. Electronic supplements

The HTL model: OSMOSE

In the 2 dimensional individual-based model (IBM) Osmose (Shin and Cury, 2001, 2004), the basic unit is a super-individual representing fish school of individuals of the same size, same location and belonging to the same species. The main assumption is that predation is opportunistic and size-based constrained, and therefore occurs when there are both spatio-temporal co-occurrence and size-adequation between a predator and its prey. In this application the time step is set to one month and includes the following processes:

- *Spatial distribution*: Schools are randomly distributed in the grid accordingly to input distribution information computed per species, age and per season. If the distribution map of the population does not change from one time step to the next, schools undergo a random walk.
- *Natural mortality*: The natural mortality term corresponds to mortality due to diseases, senescence and predation by organisms unrepresented in the model (e.g. birds and mammals).
- *Predation*: A fish school can prey on any organisms of suitable size (Figure S1), which are located in its own cell. The biomass of plankton available is computed from the plankton concentration (mmolN.m^{-3}) using the following conversion factor:

$$\text{conversion factor} = \frac{14 \text{ g N}}{\text{mole N}} \cdot \frac{0,1 \text{ g dry weight}}{\text{g N}} \cdot \frac{5 \text{ g wet weight}}{\text{g dry weight}}$$

The amount of prey eaten depends on its relative biomass (uniform predation) and on the maximum food edible by the predator (set to 3.5 grams of food per body gram annually, Shin and Cury 2001). At the end of this process a predation efficiency is calculated for each school as the ratio between the amount of prey eaten and the maximum biomass edible.

- *Growth*: After the predation stage, if the amount of food eaten is higher than the food requirement for maintenance, schools can grow following the von Bertalanffy model, with a length increase weighted by the predation efficiency.
- *Starvation*: In case of a ration lower than the required biomass for maintenance, fish school undergo a starvation mortality which reduces the number of individuals constituting the school.

- *Fishing*: A fishing mortality different for each species is applied to any school older than the recruitment age, according to a fishing seasonality.
- *Reproduction*: At the end of the time step, the reproduction consists in adding eggs in the model, calculated from the spawning biomass, a fecundity parameter and the spawning seasonality.

The Benguela application represents the dynamics of twelve fish species from small pelagic fish to large demersal fish in the 1990s (Shin et al., 2004; Travers et al., 2006). These species have been chosen according to their importance in terms of biomass, commercial interest and trophic interactions. These are anchovy (*Engraulis encrasicolus*), sardine (*Sardinops sagax*), redeye (*Etrumeus whiteheadi*), lanternfish (*Lampanyctodes hectoris*), lightfish (*Maurolicus muelleri*), shallow water hake (*Merluccius capensis*), deep water hake (*Merluccius paradoxus*), kingklip (*Genypterus capensis*), silver kob (*Argyrosomus inodorus*), snoek (*Thyrsites atun*), chub mackerel (*Scomber japonicus*) and horse mackerel (*Trachurus t. capensis*). They are all characterized in the model by specific life history traits (table A1).

FIGURE S1

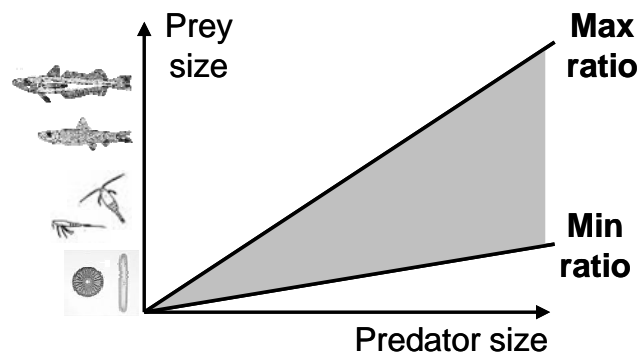


Fig S1: Feeding size range of fish modelled in Osmose. Fish can eat any prey comprised between a maximum and minimum size relatively to the predator size (grey area). Predation is opportunistic and therefore does not consider taxonomic preference, leading predator to feed indifferently on plankton or fish if their size is suitable.

Annexe D

Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela

Travers M.^{(1)*}, Shin Y.-J.⁽¹⁾, Jennings, S.⁽²⁾, Machu, E.⁽¹⁾, Huggett, J.A.⁽³⁾, Field, J.G.⁽⁴⁾, Cury, P.M.⁽¹⁾,

⁽¹⁾ IRD, CRH, UR EME 212, avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète, France

⁽²⁾ CEFAS, Lowestoft Laboratory, Lowestoft, Suffolk NR33 0HT, United Kingdom

⁽³⁾ Marine and Coastal Management, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa.

⁽⁴⁾ Marine Research Institute, University of Cape Town, Private Bag X3, Rondebosch 7701, South Africa

* corresponding author : travers@ird.fr, +33 (0) 4 99 57 32 52, Fax: +33 (0) 4 99 57 32 95

Abstract:

'End-to-end' models have been adopted in an attempt to capture more of the processes that influence the ecology of marine ecosystems and to make system wide predictions of the effects of fishing and climate change. Here, we develop an end-to-end model by coupling existing models that describe the dynamics of low (ROMS-N₂P₂Z₂D₂) and high trophic levels (OSMOSE). ROMS-N₂P₂Z₂D₂ is a biogeochemical model representing phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics forced by hydrodynamics in the Benguela upwelling ecosystem. OSMOSE is an individual-based model representing the dynamics of several species of fish, linked through opportunistic and size-based trophic interactions. The models are coupled through a two-way size-based predation process. Plankton provides prey for fish, and the effects of predation by fish on the plankton are described by a plankton mortality term that is variable in space and time. Using the end-to-end model, we compare the effects of two-way coupling versus one-way forcing of the fish model with the plankton biomass field. The fish-induced mortality on plankton is temporally variable, in part explained by seasonal changes in fish biomass. Inclusion of two-way feedback affects the seasonal dynamics of plankton groups and usually reduces the amplitude of variation in abundance (top-down effect). Forcing and coupling lead to different predicted food web structures owing to changes in the dominant food chain which is supported by plankton (bottom-up effect). Our comparisons of one-way forcing and two-way coupling show how feedbacks may affect abundance, food web structure and food web function and emphasise the need to critically examine the consequences of different model architectures when seeking to predict the effects of fishing and climate change.

Key words: end-to-end approach, marine ecosystem model coupling, predation, marine food web, Benguela upwelling, ECEM 07.

Introduction

Given current concerns about the effects of climate change, there has been a renewed interest in understanding and predicting the combined effects of climate and fishing on marine ecosystems (Cury et al., 2008). The relative effects of fishing and climate depend on the extent to which ecosystems are controlled by climate (bottom-up) or fishing (top-down) processes, with their relative dominance varying according to space and time (Frank et al., 2006). By representing the whole food web and by accounting for the dynamic forcing of both fishing and climate, end-to-end models provide a framework to better understand their combined effects (deYoung et al., 2004; Cury et al., 2008). End-to-end models can be built by coupling sub-models of ecosystem components (e.g., physical environment, plankton populations, forage fish or top-predators), a process that allows suitable scales to be maintained for each sub-model (Travers et al., 2007). Coupling has been achieved in many ways (Travers et al., 2007). For example, hydrodynamic models have been used to force biological models (e.g., Lehodey et al., 2003) and biological models have been coupled through ecological processes including predation, excretion, egestion or natural mortality (e.g. Hermann et al., 2001; Megrey et al., 2007). Even though predation describes an interaction between organisms, it has often been treated as a one-way process with the prey field providing food for predators (and thus affecting their growth) but with the resulting predation mortality on prey not represented. This approach precludes the simulation of any top-down effects that propagate through the food web, such as the trophic cascades that have been reported in some ecosystems (e.g., Estes et al., 1998). However, this feedback has potentially important effects on ecosystem dynamics. For example, Megrey et al. (2007) showed that the dynamics of both zooplankton and fish were affected by predation feedback, and that the effects of this feedback could cascade to phytoplankton. Here, we investigate the effects of predation feedback on plankton dynamics and food web structure. We do this by comparing coupled plankton and high trophic level (HTL) models with one-way (forcing) and two-way (true coupling) configurations. Applying the coupled model to the southern Benguela ecosystem, we focus first on the simulated plankton dynamics, and then on the emergent food web structure associated with the different modes of coupling.

Materials and Methods

The end-to-end model used in this study has been developed from two existing sub-models, ROMS-N₂P₂Z₂D₂ (Koné et al., 2005) and OSMOSE (Shin et al., 2004). Both have been applied independently to the southern Benguela ecosystem and represent the plankton communities (low trophic levels, LTL) and the HTL respectively. These models have been coupled through the predation process only.

a. A double-compartments biogeochemical model of plankton (LTL model)

ROMS (Regional Ocean Modeling Systems; Shchepetkin and McWilliams, 2005) is a three-dimensional hydrodynamic model that has been applied to the southern Benguela in the configuration named Plume (Penven et al., 2001). The modelled domain extends from the Agulhas Bank on the south coast of South Africa to the upwelling region on the west coast of South Africa (Figure 1A). The model is forced by monthly climatological fields derived from the Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) (Da Silva et al., 1994). ROMS has been coupled to a N₂P₂Z₂D₂ biogeochemical model of plankton by Koné et al. (2005), in which each of the classical Nitrate-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus (NPZD) compartments is split into two compartments. Ammonium is added to the nitrate nutrient in order to take regenerated production into account. Plankton communities are divided in small and large phytoplankton representing flagellates and diatoms respectively and micro and meso-zooplankton that represent the ciliate and the copepod communities. The detritus compartment is split into slow (small) and fast (large) sinking detritus (Figure 2). Processes of nutrient uptake, zooplankton grazing, excretion, egestion, natural mortality, remineralization and nitrification are modelled following the formulae presented in Table 1. The compartments are affected by hydrodynamics as simulated in ROMS, through advection and diffusion, but also by a sinking velocity term. Phytoplankton growth is limited by temperature and irradiance, following the approach of Smith (1936).

The biological part of the model has been calibrated to an average year (based on the forcing climatologies) for the southern Benguela, and all the parameters and process formulations can be found in Koné et al. (2005). The constant mortality rates applied to the living compartments (Table 2) represent the total natural mortality, including predation by other organisms (such as fish, euphausiids, jellyfish and salps) and starvation. Thus, when coupling this LTL model with a HTL model, we need to

decompose the natural mortality parameters to allow part of this mortality to be determined by the HTL model.

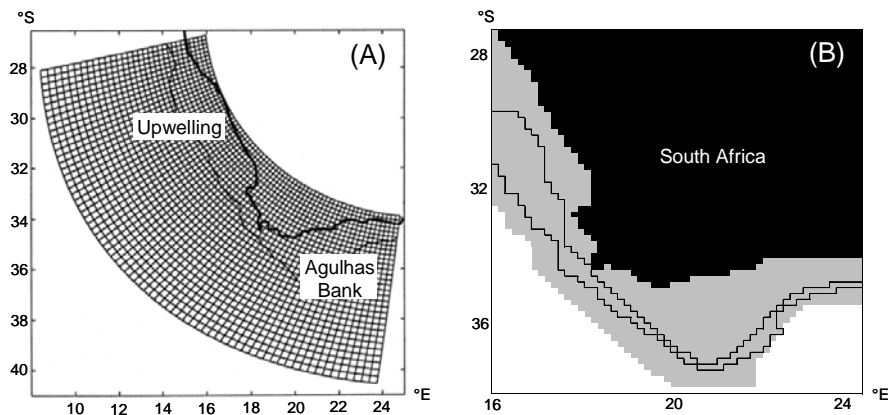


Figure 1: Grid of the sub-models used in this study. (A) ROMS curvilinear grid with resolution ranging from 18 km near the coast to 31 km offshore. (B) OSMOSE square grid, divided into cells of $0.15^\circ \times 0.15^\circ$. The total area occupied by HTL organisms, computed from the sum of distribution maps available for all species, is represented in grey.

b. An individual-based model of higher trophic levels (HTL model)

The higher trophic levels are modelled with the individual-based model (IBM) OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation) developed by Shin and Cury (2001; 2004). This multi-species model is size-structured and based on opportunistic predation, that depends only on spatio-temporal co-occurrence and body size suitability between a predator and its prey. The basic unit of this IBM is a 'super-individual' representing a school of organisms of the same size, in same location and belonging to the same species. Schools belong to cohorts, which in turn belong to species that form the modelled HTL community. This hierarchy makes it possible to track different state variables at each level, with different possible aggregations.

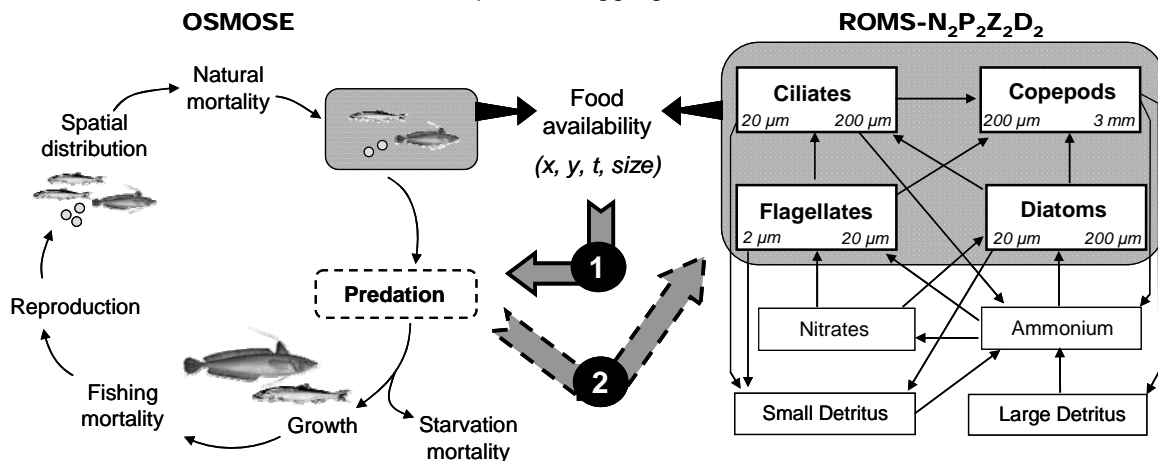


Figure 2: Schematic of the one-way (arrow 1) and two-way (arrows 1 and 2) coupling between OSMOSE and the ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model. At each time step (t) and at each location (x, y), the biomass of phytoplankton and zooplankton are used in OSMOSE for the predation process. In OSMOSE, fish can prey upon both plankton and fish, according to predator/prey size ratios and local prey availability. In the two-way coupling predation appears as mortality to plankton groups according to the effective amount of plankton eaten (arrow 2).

The initial version of the model (Shin and Cury, 2001; 2004) had to be modified to facilitate coupling (Travers and Shin, submitted). Modifications include reduction of the time step from 6 months to 15 days, coupled with an increase of the spatial resolution (the number of cells has been multiplied by 4, and their size reduced from $0.3^\circ \times 0.3^\circ$ to $0.15^\circ \times 0.15^\circ$). Because of the reduced time step, the order and frequency of the modelled processes has changed (Figure 2), even though their formulation remains similar to the initial version (see equations in table 1). All the annual rates have been re-scaled (divided by 24, the number of time steps per year) to match the reduced time step, except for

fishing mortality which has been re-scaled according to fishing seasonality (percentage of fishing pressure per time step). Another modification relates to the predation process, which has been adapted to allow the coupling with plankton prey (see below).

The time step starts with the spatial distribution of fish defined by a presence/absence map for each species, age class and season; the inputs to the model. Fish move randomly among adjacent cells (random walk) when the mean spatial distribution map does not change from one time step to the next. The fish schools are subject to natural mortality, representing natural death due to disease, senescence and predation mortality from species unrepresented in the model.

During the predation process, a school can prey upon other schools or plankton of an appropriate size and present in the same cell. A maximum predator to prey size ratio (sr_{max}) has been added to the minimum size ratio (sr_{min}) that was used in the initial version of OSMOSE because small plankton food can now be available in the cell but cannot be eaten by large predatory fish. The total biomass of available prey ($AP_{i,x,y,t'}$) for a predator i in its cell (x,y) is defined as follows:

$$AP_{i,x,y,t'} = \sum_j a_j \cdot B_{j,x,y,t'} \left| \frac{L_i}{sr_{max}} < L_j < \frac{L_i}{sr_{min}} \right. \quad (\text{Eq. 1})$$

with B_j the biomass of the school j , a_j its availability coefficient and L_j the body length of the fish forming the school i . t' corresponds to the sequential time within a time step and corresponds to the random order at which fish schools feed, so that the biomass of all schools in a cell are being updated at each time t' according to previous predation actions. The order at which schools undertake the predation process is set randomly in each cell and at each time step t . If several prey are available, a predator preys on them uniformly, according to their relative abundance, until the predator reaches satiation (maximum rate of ingested food r fixed to 3.5 g of food per gram of body mass per year) or depletes all available prey (Eq 2).

$$\begin{cases} \text{if } AP_{i,x,y,t'} > r \cdot B_{i,x,y,t'} & PB_{i,j,\Delta t} = a_j \cdot B_{j,t} * \frac{r * B_{i,t}}{AP_{i,x,y,t'}} \\ \text{if } AP_{i,x,y,t'} \leq r \cdot B_{i,x,y,t'} & PB_{i,j,\Delta t} = a_j \cdot B_{j,t} \end{cases} \quad (\text{Eq. 2})$$

with $PB_{i,j,\Delta t}$ the biomass of the school j preyed upon by the school i . As predation is only based on size preference, a predator can eat any species present in its cell, including smaller conspecifics. At the end of the predation process, a predation efficiency ξ_i is calculated for each school i as the amount of food eaten divided by the maximum amount available.

Depending on predation success, organisms grow, subsist or starve. If the predation efficiency is higher than a critical value (ξ_{crit}) representing the food requirement for maintenance, body size of organisms increases following the von Bertalanffy growth model. The growth rate of a school of organisms is weighted by their predation success (Table 2). If the predation efficiency is below the critical value ($\xi_i < \xi_{crit}$), organisms do not grow but suffer starvation mortality, and the rate of this mortality increases linearly with falling predation efficiency.

Fishing effects are represented by applying a fishing mortality rate to schools that are older than the recruitment age and can therefore be exploited during the fishing season. Finally, the time step ends with the reproduction process, in which eggs are released at a time determined by the spawning season (expressed as percentage of spawning activity per time step). Egg production is proportional to the spawning biomass, assuming a sex ratio of 1:1, and a species fecundity parameter. Body mass is derived from body length using allometric relationships.

Ten fish species and one crustacean species were selected to represent the HTL community of the southern Benguela: euphausiids (*Euphausia lucens*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), sardine (*Sardinops sagax*), round herring also called redeye (*Etrumeus whiteheadi*), horse mackerel (*Trachurus trachurus capensis*), shallow-water Cape hake (*Merluccius capensis*), deep-water Cape hake (*Merluccius paradoxus*), snoek (*Thyrsites atun*), silver kob (*Argyrosomus inodorus*), lanternfish (*Lampanyctodes hectoris*) and lightfish (*Maurolicus muelleri*). These species have been selected for their contribution to total biomass and commercial value during the modelled period, the 1990s (Shin et al., 2004). The biological parameters for each species are derived from the literature and presented in Table 3. The minimum and maximum predator-prey size ratios are not well known and were derived from information on diets and mean size of prey and predator. When feeding behaviour changes ontogenetically (e.g., active particulate feeding of juvenile sardine versus passive filter-feeding of adult sardine) two sets of size ratios can be specified for organisms above and below a size threshold.

The modelled area extends from the Orange River (28.2°S / 16°E) to Cape St Francis (37.5°S / 24.4°E), thus including the southern Benguela west of South Africa and the major part of the Agulhas Bank on the South Coast (Figure 1B).

Table 1: Equations representing the main processes in the $N_2P_2Z_2D_2$ and OSMOSE models. For the biogeochemical model, $[Z]$ represents the concentration of zooplankton, $[D]$ is set for detritus and $[NH_4]$ and $[NO_3]$ are for ammonium and nitrate. For the OSMOSE model, $N_{i,t}$ and $B_{i,t}$ are respectively the abundance and the biomass of a school i at time t . $PB_{i,j,\Delta t}$ is the biomass of the school j preyed upon by the school i , a_j is the availability coefficient of the prey j . ΔL is the mean growth rate calculated from the von Bertalanffy model at the appropriate length and $\Delta L_{i,t}$ is the actual growth rate of the school i at the time step t . ξ_i is the predation efficiency and corresponds to $(PB_{i,j,\Delta t}/r B_{i,t})$. $N_{S,i}$ is the number of fish from the school i which starve and die. N_0 is the number of eggs released in the system, a is the age and $B_{a,t}$ the biomass of organisms of age a . Some details about the parameters used in each equation are given.

Processes	Equations	Parameters details
$N_2P_2Z_2D_2$		
Nutrient uptake	$\mu_p(N) = \frac{[NH_4]}{k_{NH_4} + [NH_4]} + \left(\frac{[NO_3]}{k_{NO_3} + [NO_3]} \cdot \frac{k_{NH_4}}{k_{NH_4} + [NH_4]} \right)$	k_{NH_4} and K_{NO_3} are the half-saturation constants
Grazing	$g_z = g_{max} \cdot \frac{\sum e_{zi} \cdot [F_i]}{k_z + \sum e_{zi} \cdot [F_i]}$	g_{max} is the maximum grazing rate, e_{zi} are preference coefficients for different prey i , k_z is the half-saturation constant, and $[F_i]$ is the concentration of prey i .
Excretion	$Ex_{NH_4} = \mu_z \cdot [Z]$	Excretion rate (μ_z)
Egestion	$Eg = (1 - \beta) \cdot g_z \cdot [Z]$	β is the assimilation coefficient
Natural mortality	$M = -m_z \cdot [Z]$	Mortality rate (m_z)
Remineralization	$Re_{NH_4} = \mu_D \cdot [D]$	Remineralization rate (μ_D)
Nitrification	$Ni_{NO_3} = \mu_{AN} [NH_4]$	Nitrification rate (μ_{AN})
OSMOSE		
Natural mortality	$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} \cdot e^{-\Delta t \cdot M}$	Natural mortality rate (M) set by species
Predation	Successively for each school i , in each cell, and for prey j of suitable size, $\max(PB_{i,j,\Delta t}) = a_j \cdot B_{j,t} \cdot \frac{r \cdot B_{i,t}}{\sum a_j \cdot B_{j,t}}$ (see text for more details)	Maximum predation rate r set for all species ($r = 3.5g$ of prey per gram of body mass per year, Laevastu and Larkins 1981, Gislason and Helgason 1985, Longhurst and Pauly 1987)
Growth	$\begin{cases} \Delta L_{i,t} = 0 & \text{if } \xi_i < \xi_{crit} \\ \Delta L_{i,t} = \frac{2\Delta L}{1 - \xi_{crit}} (\xi_i - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_i > \xi_{crit} \end{cases}$	Predation efficiency critical value set for all species ($\xi_{crit} = 0.57$, Laevastu and Larkins, 1981)
Starvation mortality	$M_\xi = \frac{-M_{\xi_{max}}}{\xi_{crit}} \cdot \xi_i + M_{\xi_{max}}$ $N_{S,i} = N_{i,t} (1 - e^{-\Delta t \cdot M_\xi})$	Maximum starvation mortality rate set for all species ($M_{\xi_{max}} = 1 \text{ year}^{-1}$)
Fishing mortality	$N_{i,t+\Delta t} = N_{i,t} \cdot e^{-\Delta t \cdot F(t)}$	Fishing mortality rate ($F(t)$) set per species weighted by fishing seasonality
Reproduction	$N_0 = \Phi \cdot \frac{1}{2} \sum_{a > A_{mat}} B_{a,t}$	Fecundity parameter (Φ) and age at maturity (A_{mat}) set per species and weighted by spawning seasonality

c. One-way forcing and two-way coupling

Of the possible coupling processes (Travers et al., 2007), predation is used to link the ROMS-N₂P₂Z₂D₂ and OSMOSE models. Plankton groups serve as prey fields for HTL organisms, which in turn induce a predation mortality on plankton compartments. To deal with the different dimensions (3D versus 2D) and currencies (mmolN.m⁻³ versus wet weight) used in the models, plankton concentrations are vertically integrated and transformed into biomass and then production using conversion factors and production to biomass ratios given by Shannon et al. (2003) (Table 2). Using the same predation process modelled in OSMOSE, HTL organisms prey upon plankton, euphausiids and fish, based solely on the size or size range and abundance of available prey in a given location. Because numerous processes such as turbulence, stratification, diel migration, and vertical distribution affect availability, only part of the plankton biomass is assumed to be available for fish and euphausiids. As no information was found on the accessibility of plankton biomass, availability parameters a_p (one per plankton group p) were estimated through calibration (see below).

Table 2: Coupling parameters used when linking ROMS-N₂P₂Z₂D₂ and OSMOSE models.

	Size range (mm)	Initial mortality rates, m_p (d ⁻¹)	Trophic level	Conversion factor (mg ww.mmol N ⁻¹)	Production /biomass (y ⁻¹)	Availability coefficients, a_p
Flagellates	0.002 – 0.02 ^{*a}	0.027 ^c	1*	720 ^{a,d}	133.3 ^f	0.369 ^g
Diatoms	0.02 – 0.2 ^{*a}	0.03 ^c	1*	720 ^{a,d}	133.3 ^f	0.016 ^g
Ciliates	0.02 – 0.2 ^{*a}	0.025 ^c	2*	675 ^{a,d}	482 ^f	0.011 ^g
Copepods	0.2 – 3 ^{*b}	0.05 ^c	2.5*	1000 ^e	20 ^f	0.113 ^g

* arbitrarily set

^a Moloney and Field, 1991

^b Fabienne Cazassus com pers.–

^c Koné et al., 2005 -

^d Dow et al., 2006 -

^e James, 1987 -

^f Shannon et al., 2003

^g estimated through calibration

In the forced mode, or one-way coupling, plankton concentrations serve as a prey field, but the mortality rates of plankton groups remain constant and fixed to their initial value m_p (Table 2). In the coupled mode, or two-way coupling, plankton concentrations serve as a prey field for HTL, and the feedback consists of simulating part of the plankton mortality rate over space and time, as determined by the plankton biomass ingested by fish. In each cell (x,y) and for each plankton group (p), the HTL-induced mortality rate is computed as the biomass of plankton eaten during a time step ($BE_{\Delta t}$) over the total plankton biomass (B) multiplied by Δt over which the integration of the mortality rate is done (Eq 1). As the maximum plankton biomass eaten by HTL organisms is the available biomass $a_p.B$, the HTL-induced mortality rate can thus vary between 0 and $a_p/\Delta t$. Because this variable mortality is added to the natural mortality already considered in the biogeochemical model, the latter rate is reduced to $(m_p - a_p/2\Delta t)$, with $(a_p/2\Delta t)$ being the median of the variable mortality due to HTL organisms (Eq 3). It is not set to zero to account for other sources of mortality such as predation by non-modelled organisms, senescence and starvation mortality. Out of the common area between ROMS and OSMOSE (Figure 1) the plankton mortality rate is held at m_p .

$$m(x, y, t + \Delta t, p) = \frac{BE_{\Delta t}(x, y, p)}{\Delta t \cdot B(x, y, t, p)} + \left(m_p - \frac{a_p}{2\Delta t}\right) \quad (\text{Eq.3})$$

The component of mortality attributable to predation by HTL cannot exceed the maximum mortality rate $a_p/\Delta t$. Thus the total mortality rate of plankton p varies between the limits $[m_p - a_p/2\Delta t ; m_p + a_p/2\Delta t]$, and therefore could be lower or higher than the initial mortality rate, dependent on the predation pressure by HTL organisms.

d. Calibration and model run

The coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE was applied to the southern Benguela ecosystem for the years 1990-1997 inclusive. The calibration involved fitting the simulated biomasses

of the HTL species to reference biomasses, i.e., the average observed biomasses for the 1990s (data from Shannon et al., 2003). This was done using a method based on genetic algorithms (Versmisse 2008) to determine unknown parameters in the forced mode. The vector of unknown parameters constitutes the genotype to be evaluated by the genetic algorithm. The unknown parameters were the additional egg and larval mortalities of the 11 HTL species and the 4 availability coefficients of plankton. The causes of additional egg and larval mortality (further to predation mortality induced by the species considered in the model) include resorption of eggs in the ovary, non fertilization of eggs, transport of eggs out of the modelled area, and the high mortality encountered by the early life history stages of these species.

The genetic algorithm method selects the best set of unknown parameters based on evolutionary principle, which assumes that only the best-adapted genotypes survive and reproduce. The main steps in this method are summarised in Figure 3. The calibration starts with 200 sets of unknown parameters (the genotypes), set randomly inside their search space ([0;7] for larval mortalities and [0;1] for availability coefficients). These genotypes are evaluated by running ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE simulations for 30 years: the closer the species biomasses produced by OSMOSE are to observed biomasses, the higher the fitness of the genotypes tested. This fitness results from a combination of 11 pre-fitness functions (one per HTL species), each of them increasing with the decreasing distance between the simulated biomass and the observed biomass of their relative species. Only the best 50 genotypes are selected and cross-combined to define a distribution law for each parameter. These distribution laws are used to create 100 new genotypes, replacing half of the parameters population, to be evaluated at the next generation. The use of distribution laws allows one to introduce new values of parameters (mutations), a process known to improve the convergence of genetic algorithms. To avoid local minima, a naïve strategy is implemented every 20 generations, in which unknown parameters take different values covering their entire search space.

The genetic algorithm keeps running until the parameter estimation converges on an optimal genotype. Further details of this method can be found in Versmisse (2008) and Marzloff et al. (2008).

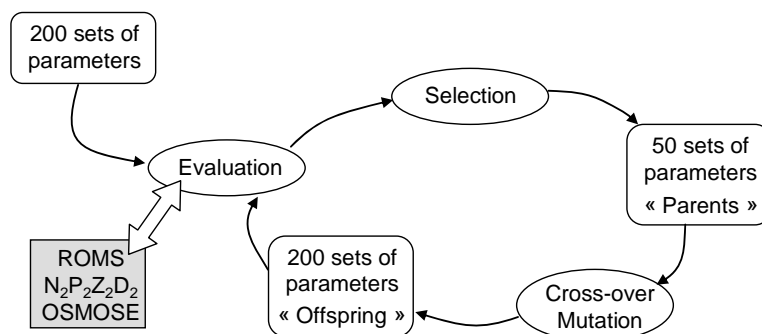


Figure 3: Schematic of the genetic algorithms method. 200 genotypes or sets of parameters enter the loop when the method is initialized, and then undergo evaluation, selection, cross-over and mutation so that a new genotype is created. Evaluation of each genotype is done using output of the coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE. The loop is repeated until the algorithm converges.

For the HTL model to reach equilibrium, the coupled model is run for a spin-up time of 30 years realized in the one-way coupled mode to reduce computational time. After this period, the model keeps running for 15 years. The two-way coupling is introduced during the last five years of the simulation.

Results

The genetic algorithm runs converge to a set of calibrated parameters after 300 generations of genotypes, which make it possible to reproduce observed biomasses for the 11 HTL species. The plankton availability coefficients are estimated as 0.369 for flagellates, 0.016 for diatoms, 0.011 for ciliates and 0.113 for copepods (Table 2). This implies, for example, that only 11.3% of the integrated copepod production is effectively available to HTL organisms during a time step. The mortality rate and biomass predictions presented here have been averaged over the area where HTL and LTL organisms co-occur (Figure 1B).

Table 3: Input parameters of the OSMOSE model for the 11 fish species modelled explicitly. L_{∞} , K , and t_0 are the parameters of the von Bertalanffy growth model; c is Fulton's condition factor and b the exponent of the L-W allometric relationship; φ is relative fecundity; a_{mat} is age at maturity; a_{max} is longevity; M_{divers} is an additional mortality rate (resulting from predation by other species of the ecosystem that are not explicitly modelled); F is the annual fishing mortality rate; a_{rec} is age of recruitment; L_{thr} is the size threshold separating two sets of predation ratios, for the larvae and juveniles organisms (Lar/Juv) and for adults. Values reported in the table come from literature (Appendix A).

Species	Growth			Reproduction			Survival			Predation						
	L_{∞} cm	K y^{-1}	t_0 y	c $g \cdot cm^{-3}$	b	φ eggs $\cdot g^{-1}$	a_{mat} y	a_{max} y	M_{divers} y^{-1}	F y^{-1}	a_{rec} y	L_{thr} cm	Min ratio Larv/Juv	Min ratio Adult	Max ratio Larv/Juv	Max ratio Adult
Euphausiids	1.84	1.682	-0.1975	0.00738	3.16	42254	0.3	1	0.1	0	-	0.6	5	5	1000	500
Anchovy	14.8	1.37	-0.03	0.007	3	8000	1	5	0.403	0.23	1	8	3.5	3.5	100	500
Sardine	26	0.26	-1.5	0.009	3	2400	2	10	0.365	0.16	1	10	4	100	100	10000
Redeye	30.1	0.71	0.28	0.009	3	750	1	6	0.208	0.04	1	-	4	4	80	80
Lanternfish	7	1.66	0.06	0.008	3	646	0.5	2	0.226	0.0003	1	-	3.5	3.5	80	80
Lightfish	6	1.15	0.06	0.008	3	334	0.5	2	0.226	0.0003	1	-	3.5	3.5	80	80
Horse mackerel	54.5	0.183	-0.65	0.009	3	250	3	8	0.314	0.06	2	-	5	5	100	100
Shallow water hake	270.6	0.039	-0.73	0.006543	3.0425	500	4	15	0.228	0.23	3	27	3	1.8	30	30
Deep water hake	219.4	0.049	-0.914	0.007846	2.9759	500	4	15	0.174	0.33	3	29	3	1.8	30	30
Snoek	115.3	0.294	-0.1	0.018	3	130	3	10	0.132	0.25	2	-	3	3	30	30
Silver kob	116	0.12	-1.47	0.007	3	150	2	25	0.228	0.181	3	-	3	3	30	30

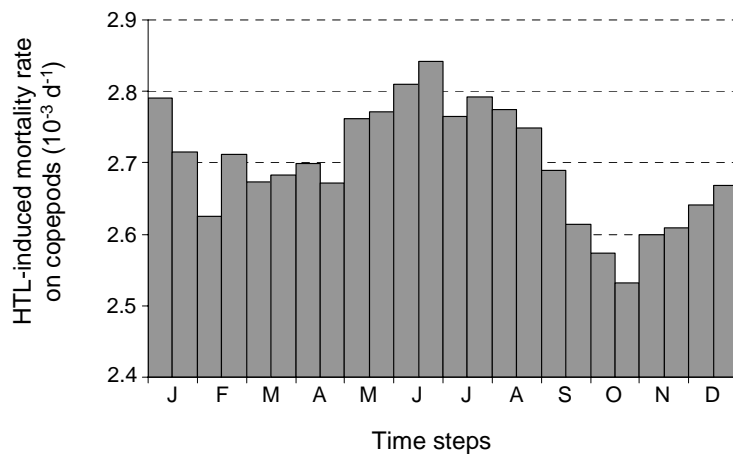


Figure 4: Seasonal dynamics of the HTL-induced mortality rate on copepods (d^{-1}), during two-way coupling between ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ and OSMOSE (years 41 to 44). This mortality is due to explicit predation from organisms modelled in OSMOSE, averaged over the area of co-occurrence between HTL and LTL groups (figure 1B).

a. Fish-induced mortality on plankton compartments

We calculate the HTL-induced mortality rate on plankton compartments during the two-way coupling, averaged over space and time (from years 41 to 44). This mean mortality rate on copepods is $0.0027 d^{-1}$ which is 35.8% of the maximum mortality rate set to $a_p/\Delta t$. Rates are lower for the three other plankton compartments: $0.0007 d^{-1}$ for flagellates, $0.00021 d^{-1}$ for diatoms and $0.00013 d^{-1}$ for ciliates, representing 2.9%, 19.3% and 18.2% of their respective maximum mortality rates $a_p/\Delta t$. The HTL-induced mortality rate displays seasonal variability as illustrated for the copepods in Figure 4, where mortality rate peaks during the austral late autumn and winter (June/July), with low values during spring.

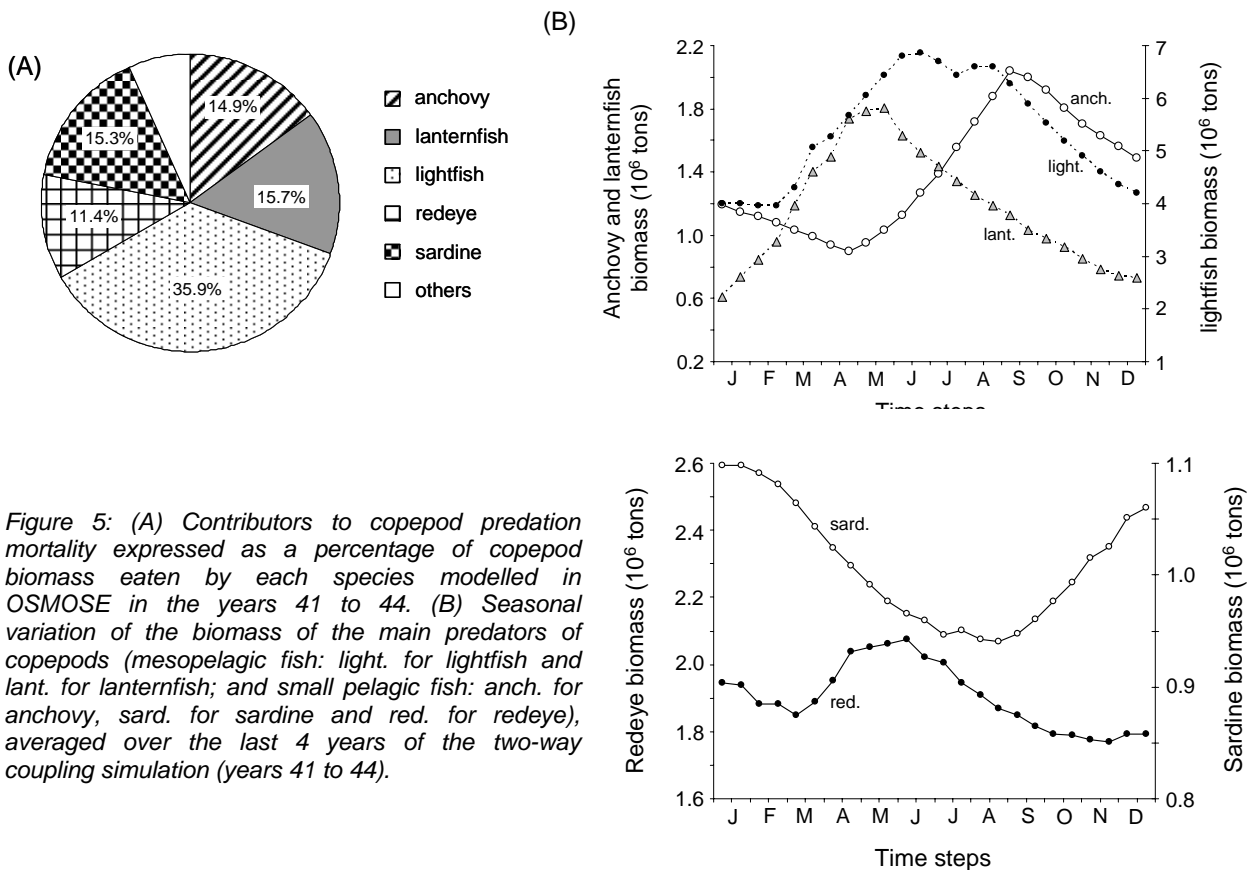


Figure 5: (A) Contributors to copepod predation mortality expressed as a percentage of copepod biomass eaten by each species modelled in OSMOSE in the years 41 to 44. (B) Seasonal variation of the biomass of the main predators of copepods (mesopelagic fish: light. for lightfish and lant. for lanternfish; and small pelagic fish: anch. for anchovy, sard. for sardine and red. for redeye), averaged over the last 4 years of the two-way coupling simulation (years 41 to 44).

When looking at the HTL contributors to copepod mortality (Figure 5A), lightfish are the main copepod predator and are responsible for 35.9% of copepods consumed in the coupling mode. The other mesopelagic fish species (lanternfish) also contribute significantly to copepods mortality, accounting for 15.7% of the predation. The other important predators of copepods are small pelagic fish species, with consumptions of 15.3% for sardine, 14.9% for anchovy and 11.4% for redeye. Their contribution to the predation mortality on copepods is predicted to change seasonally with biomass (Figure 5B). Lightfish biomass and predation peak in late autumn and winter, but other predators, such as sardine which displays a peak of biomass during summer, are more important predators at other times of the year.

b. Changes in plankton dynamics

Figure 6 shows the evolution of plankton biomasses during the last 7 years of the simulation that includes 2 years of forcing and 5 years of two-way coupling. On average, the biomasses of the large compartments of phyto-and zooplankton do not show a strong decrease in response to the incorporation of explicit predation mortality (-5.4% and -2.6% for diatoms and copepods respectively). Conversely, flagellates and ciliates increase in biomass with coupling (18.4% and 20% respectively). Significant differences between the forced and coupled modes also appear when we consider seasonal trends in plankton biomass. The amplitude of variation in ciliate biomass increases by 81.5% in the coupled mode, while the amplitude of variation for all other plankton biomass is reduced (by 8.5% for flagellates, 15.6% for diatoms and 10.2% for copepods). Moreover, the seasonal dynamics change with the introduction of feedback between models. Flagellate biomass peaks earlier in the year in the coupled mode leading to a longer period of high biomass. Copepods also persist for a little longer in the coupled mode than during the forced mode, due to a slower decline of biomass at the beginning of the year. The duration of the spring diatom peak does not seem to be affected by predation but the seasonal abundance of ciliates is largely modified by the feedback, as the spring peak abundance increases while the autumn peak disappears.

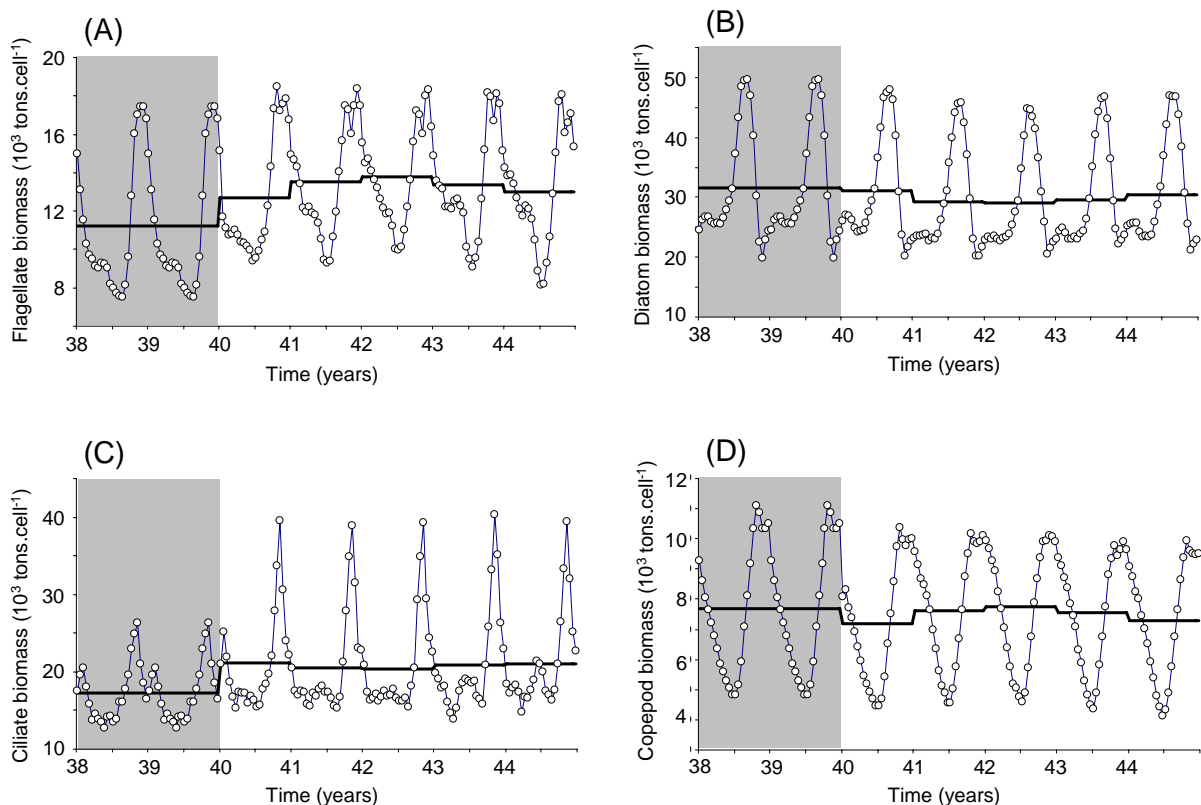


Figure 6: Evolution of the simulated biomass of flagellates (A), diatoms (B), ciliates (C) and copepods (D) during one-way forcing (grey area) and two-way coupling (white area). The thick line represents the annual average of the biomass. The plankton biomass shown corresponds to the plankton biomass available for HTL organisms during one time step, averaged over the area of co-occurrence between HTL and LTL organisms (Figure 1B).

c. Changes in food web structure

The predicted seasonal variability of fish biomass is little affected by coupling (Fig 7), but absolute biomass does change. The biomass of most of planktivorous species increases during the coupling mode, the only exception being redeye.

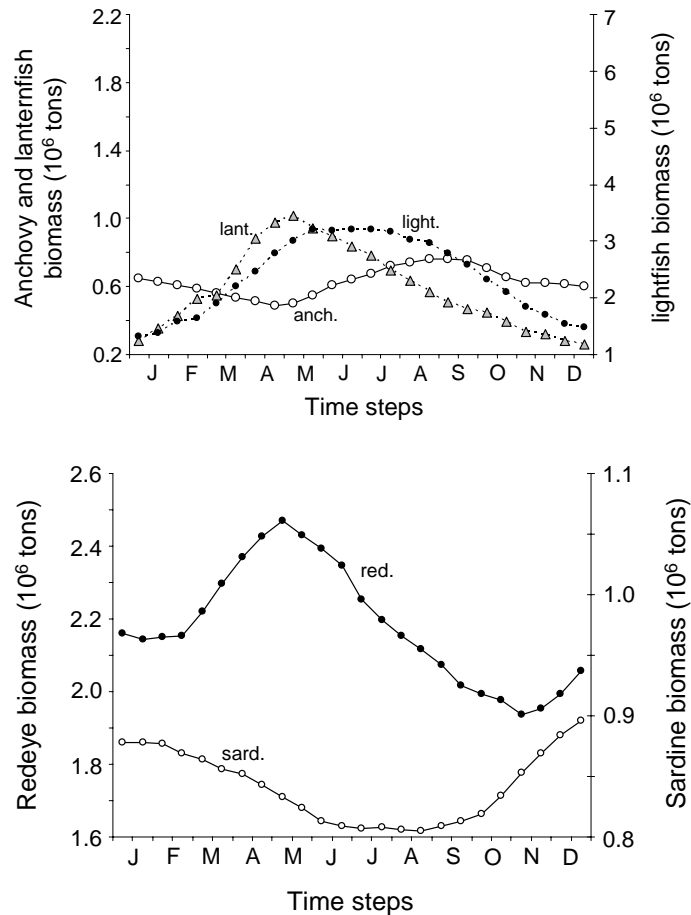


Figure 7: Seasonal variation in biomass of planktivorous fish (mesopelagic fish: light. for lightfish and lant. for lanternfish; and small pelagic fish: anch. for anchovy, sard. for sardine and red. for redeye), during the forcing mode (years 36 to 39).

Changes in fish and plankton dynamics can be tracked at the food web level. We chose to represent the food web structure by only considering trophic links only between a prey and its main predator. Figure 8 shows the configuration of part of the food web during one-way and two-way coupling. The components were selected to represent the main groups in the food chains leading from diatoms and copepods. During forced mode, diatoms are mainly preyed on by adult sardine which are eaten by shallow water hake (Figure 8A). The copepod group is mainly consumed by juvenile lightfish, which are mainly eaten by adult redeye, which are mainly eaten by shallow water hake. As a result, in the forced configuration, the energy flow from plankton groups to their main predator ends at the shallow water hake. Part of the energy flow that originates from copepods also supports the deep water hake group, through ontogenetic transfer from juvenile lightfish to adult lightfish which are prey of deep water hake (responsible for 46.6% of the adult lightfish consumed). In coupled mode, the main predators of some prey groups change, modifying the food web structure (Figure 8B). Thus the main predator of diatoms shifts from sardine to juvenile lightfish and the sardine diet diversifies. Further, juvenile lightfish are mainly eaten by juvenile deep water hake rather than redeye. When feedback is included, the main food chain supported by diatoms and copepods changes, favouring deep water hake rather than shallow water hake as top-predator.

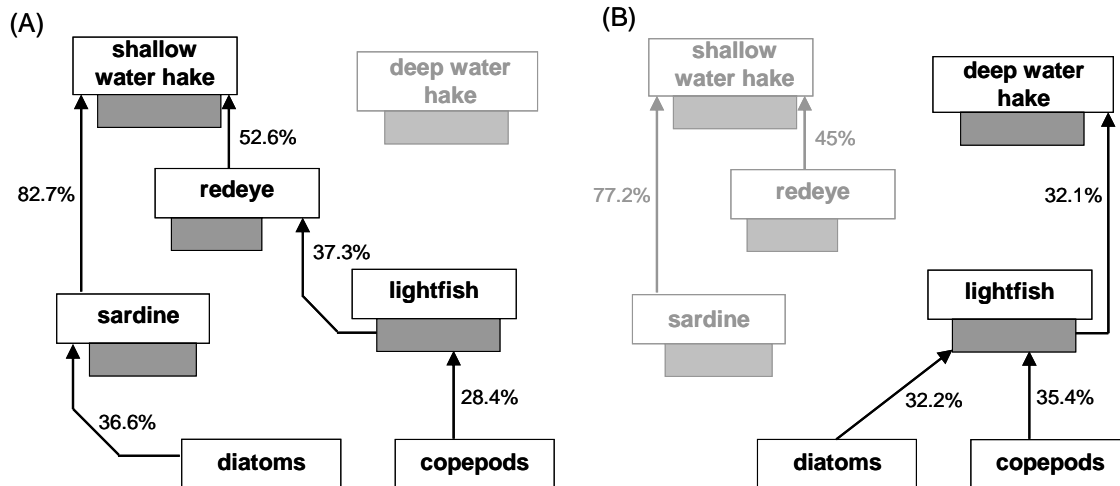


Figure 8: Representation of part of the food web during forcing at $t=39$ (A) and two-way coupling at $t=44$ (B). Grey boxes represent juveniles of a species whereas white boxes represent adults. Arrows represent fluxes of biomass from a prey towards its main predator. The percentage of biomass eaten by this predator among all predators is indicated. The components represented show only part of the food web, and have been selected for their role as main predators on plankton.

Discussion

a. Fish-induced plankton mortality

The feedback from HTL organisms to plankton groups is predicted to vary seasonally. This seasonal variation is largely driven by the seasonality of the fish biomass. This includes seasonal spawning migrations of fish, particularly sardine and anchovy, in the spatially explicit OSMOSE model. Indeed, the high mortality rate observed in winter corresponds to the peak in lightfish biomass, the main predator of copepods. In OSMOSE, the food requirement of fish is correlated linearly with its biomass, leading to greater pressure on available prey when predator biomass increases.

The seasonal variations in copepod mortality rate are not perfectly correlated with combined predator biomass. Because copepods are embedded in a complex food web, increased predation pressure can ensue from a decrease in biomass of alternative prey, resulting in predators shifting diet and targeting more meso-zooplankton. Further, because our results are averaged over space, local differences such as those between the west coast (upwelling area) where the mortality rate is low and the Agulhas Bank on the south coast where the HTL-induced mortality rate is higher (Travers and Shin, accepted) are subsumed by the aggregate patterns. Locally, (e.g., St Helena Bay, known as a nursery area, Hutchings et al., 1998) predators can have very strong impact on plankton dynamics, even though they would be considered insignificant as predators at the regional scale. Finally, life-history stages of some species could have a strong impact on zooplankton (e.g., juvenile fish feed mainly on zooplankton, Gerking, 1994), while other stages (e.g., adult) would not have such an impact. This could explain the observed non-linearity between copepod mortality and the aggregate (over life history stages) biomass of predators.

The simulations with the coupled ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ -OSMOSE model estimate that the average predation mortality rate on copepods corresponds to 5.4% of the global natural mortality rate used initially in the ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$ model (Koné et al., 2005). It is even smaller for the other plankton compartments modelled here: the mean HTL-induced predation mortality rates correspond to 2.6%, 0.7%, 0.5% of the initial mortality rate on flagellates, diatoms and ciliates respectively. This contribution is quite small on average, but the global natural mortality term applied to plankton also includes important causes of mortality such as senescence, starvation mortality, loss by advection, and predation by other organisms such as chaetognaths and gelatinous zooplankton (Gibbons et al., 1992). Even if the HTL-induced mortality term is low on average (but could be much higher locally), it induces some non-negligible effects on the simulated plankton biomass as illustrated by the ciliate dynamics.

For all plankton groups, the mortality rate averaged over the coupling area is lower than the median of the maximum mortality rate a_p . This means that on average, the total mortality rate applied to plankton is lower in the coupled mode than it is in the forced mode or initial version of ROMS- $N_2P_2Z_2D_2$. A priori, in the case of a constant mortality rate, a lower value should lead to a higher plankton biomass. This is the case for flagellates and ciliates but not for diatoms and copepods. This

result illustrates the indirect effects that occur within the plankton model (see below), and the unpredictability of the effects of a mortality rate which is variable over space and time.

The mortality term considered as a closure term in biogeochemical models is known to affect the dynamics of simulated plankton groups (Steele and Henderson, 1992; Edwards and Brindley, 1999; Edwards and Yool, 2000). This study shows that, even if its range of variation is limited, the consideration of spatio-temporal variability of the mortality term, as can be derived from the field (e.g., Ohman and Hsieh, 2008), has important effects on the plankton dynamics. The initial ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model overestimates the simulated copepod biomass during austral winter compared to data (Koné et al., 2005). As illustrated by the lower copepod biomass observed in winter, the two-way coupling improves the correspondence between simulated meso-zooplankton communities and observations. Thus, the results suggest that when representing long-term evolution of plankton biomass, we should not only consider changes in ocean mixing and circulation but we should also consider trophodynamic nonlinearities resulting from interactions with other components of the ecosystem.

b. Top-down impact of feedback on plankton dynamics

The inclusion of feedback from the HTL model to the biogeochemical model impacts the seasonality of plankton dynamics. Not only the amplitude but also the duration of the plankton bloom is affected. Even though the changes are not important for all compartments, they can be very strong for some of them, as illustrated by the disappearance of the autumn peak of ciliates. In addition, changes in the timing and magnitude of plankton blooms can affect fish recruitment as underlined by the match/mismatch hypothesis (Cushing, 1990). Thus, if the plankton peak lasts longer (as is the case for copepods), fish larvae which are spawned at the end of the season would benefit from having more food available and potentially enhanced growth. One of the effects of representing the predation feedback is reduced variability of the plankton populations, consistent with the theory that the abundance of predators dampens the variability of their prey when diet shifts are linked to the relative abundance of prey (Sala, 2006). The results observed here are consistent with this theory, and are expected when predation is modelled in OSMOSE as opportunistic and constrained by the size and local availability of prey.

HTL organisms have a direct predation effect on plankton. However, there may also be some indirect effects, as has been observed in situ (net experiments by Vanni, 1986). With the coupled model used in this study, indirect effects can occur through the trophic interactions between plankton groups in the N₂P₂Z₂D₂ model. For example, a higher flagellate biomass induces a higher ciliate biomass and a smaller diatom biomass (due to competition for nutrient resources), which results in lower copepod biomass. The high biomass of ciliates and flagellates during the coupling mode may also be enhanced by the reduced biomass of copepods. Because of these interactions, there are no linear relationships between fish-induced mortalities on plankton groups and their simulated dynamics. Megrey et al. (2007) observed a decrease in zooplankton biomass when their plankton model was coupled with a fish model, as well as a small increase in phytoplankton, illustrating the trophic cascade linked to the feedback between the fish and the plankton model. Since our fish communities can feed on all plankton groups, a trophic cascade is not observed in this study but top-down control is present.

c. Propagation of the feedback effects up the food web

The representation of the food web structure during forced and coupled modes shows that consideration of predation feedback on plankton affects the predicted biomass flows in the ecosystem. Changes in dominant food chains have been observed in marine ecosystems under particular forcing conditions (e.g., Parsons and Lalli, 2002; Alheit and Niquen, 2004; van der Lingen et al., 2006) and ecological theory suggests that the existence of alternative food chains plays an important role in stabilising ecosystems (e.g., Rooney et al., 2006). Therefore, allowing for alternation and shifts in trophodynamic pathways as emergent behaviour in food web models is crucial for representing consistent ecosystem dynamics (Shin et al., accepted; Cury et al., 2008).

During forced mode, the energy flow from plankton groups to their main predator ended with shallow water hake. In coupled feedback mode, the main food chain supported by diatoms and copepods changes, favouring deep water hake rather than shallow water hake as top-predator. This is consistent with results obtained from an Ecopath model for the same area (Shannon et al., 2003), in which mesopelagic fish (including lightfish) positively impacted large deep water hake but negatively affected shallow water hake. Moreover, two-way coupling produces results closer to data, such as the larger consumption of lightfish by deep water hake than by shallow water hake (Punt et al., 1992). Even though the HTL-induced predation represents a very small part of the natural mortality of plankton, the effect of considering predation feedback between OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂ has noticeable effect on the food web.

By representing the food web structure with only the trophic links from a prey to its main predator, we propose a simplified food web representation from a bottom-up view, contrary to the traditional top-down “who eats whom” approach. By considering only one output flow per trophic group, this representation oversimplifies the actual trophic interactions occurring between species in OSMOSE, but has the benefit of remaining simple while capturing major changes. In this representation, as indicated by the percentages of predator contribution to prey mortality, not all fluxes are represented, even when they are considerable. For example during the coupled mode, juvenile lightfish is the main prey of redeye, but because the main predator of juvenile lightfish is not redeye, this link is not represented. In an attempt to disentangle the complexity of marine food webs, such simple representations have their use. However, to better analyse indirect and nonlinear effects of changes in the structure and functioning of marine food webs, it is essential to consider that prey have multiple predators and predators have multiple prey.

Marine food webs are known to be driven by opportunistic predation (Ménard et al., 2006) but many ecosystem models represent trophic interactions through fixed diets (e.g., Ecopath; Christensen and Pauly, 1992). One potential strength of OSMOSE is that it captures opportunistic predation and thus allows the emergence of food webs from local size-based predation interactions. As shown in this study, small changes in the biomass of basal trophic groups are predicted to affect some trophic interactions and are therefore expected to better represent the time-dependent dynamics of the food web structure.

Conclusion

Considering predation feedback in the coupled ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE model has several effects on simulated population dynamics and food web structure at different levels. Predation mortality resulting from the HTL model reveals a spatial and temporal variability that is not usually considered in classical biogeochemical models. With the coupled model architecture, the effects of predation mortality can be tracked in the dynamics of plankton groups, that display non-linear responses. The first effect is a direct top-down effect from HTL organisms down to plankton groups. However, indirect effects also occur within plankton groups, and the changes of plankton dynamics propagate up the food web. The second effect is a bottom-up effect, and affects the relative dominance of different trophodynamic pathways. Thus two-way coupling between LTL and HTL models not only affects the predicted biomass of the modelled components but also the predicted functioning of marine food webs by simulating both top-down and bottom-up effects. This analysis, and other attempts to develop two-way coupling (Megrey et al., 2007; Fennel et al., 2008) suggest that the approach captures a new range of dynamics that may provide greater insight into the effects of fishing and climate. However, the results are ultimately a function of model architecture and the selection of a favoured approach should ultimately depend on systematic validation with data. This will be challenging when few monitoring programmes monitor all components of marine ecosystems on the same time and space scales.

Acknowledgements

This work was partially funded by the EUR-OCEANS Network of Excellence (contract of the European Commission No FP6-511106), by the European Collaborative Project MEECE (contract of the European Commission No FP7-212085) and by the French ANR CHALOUPE Project. Morgane Travers was supported by a EUR-OCEANS scholarship. We thank Pierrick Penven and Vamara Koné for providing the ROMS model and for fruitful discussions. We are grateful to Christian Mullon, and Fabienne Cazassus for their support and comments in this study, and to Bernard Megrey and an anonymous referee who helped improve substantially the manuscript.

References

- Akkers, T.R., 1995. A histological study of the reproductive system of the female pilchard, *Sardinops sagax*, in the Benguela current region. M.Sc. thesis, University of the western Cape.
- Akkers, T.R., Melo, Y.C., Veith, W., 1996. Gonad development and spawning frequency of the South African pilchard *Sardinops sagax* during the 1993-1994 spawning season. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 17,183-193.
- Alheit, J., Niquen, M., 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 60, 201-222.
- Armstrong, M.J., Thomas, R.M., 1989. Clupeoids. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), *Oceans of life off southern Africa*. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 105-120.

- Armstrong, M.J., James, A.G., Valdes Szeinfeld, E.S., 1991. Estimates of annual consumption of food by anchovy and other pelagic fish species off South Africa during the period 1984-1988. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 11, 251-266.
- Baird, D., 1977. Age, growth and aspects of reproduction of the mackerel, *Scomber japonicus*, in South African waters (Pices:Scombridae). *Zoologica Africana* 12(2), 347-362.
- Battaglione, S.C., Talbot, R.B., 1994. Hormone induction and larval rearing of mulloway, *Argyrosomus hololepidotus* (Pisces: Sciaenidae). *Aquaculture* 126, 73-81.
- Baxter, I. G., Pope, J.A., 1969. Annual variation in fecundity of Clyde spring spawning herring. *ICES C.M.* 1969 / H: 33.
- Butterworth, D.S., Clarke, E.D., 1996. Calculation of the proportion of a recent biomass estimate that should be taken to provide a precautionary maximum catch limit for horse mackerel. *WG/10/96/D:HM* 28.
- Christensen, V., Pauly, D., 1992. Ecopath II-a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.* 61,169-185.
- Crawford, R.J.M., 1980. Seasonal patterns in South Africa's Western Cape purse-seine fishery. *J. Fish Biol.* 16, 649-664.
- Crawford, R.J.M., 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), *The Benguela and comparable ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 735-757.
- Crawford, R.J.M., 1989. Horse mackerels and saury. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), *Oceans of life off southern Africa*. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 122-129.
- Cury, P.M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M., Grimm, V., 2008. Ecosystem Oceanography for global change in fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 23 (6),338-346.
- Cushing, D.H., 1990. Plankton Production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26, 249-293.
- Da Silva, A.M., Young, C.C., Levitus, S., 1994. *Atlas of Surface Marine Data 1994*, vol. 1, Algorithms and Procedures, NOAA Atlas NESDIS 6, Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md., 74 pp.
- de Young, B., Heath, M., Werner, F., Chei, F., Megrey, B., Monfray, P., 2004. Challenges in modelling ocean basin ecosystem. *Science* 304, 1463-1466.
- Dow, D.D., O'Reilly, J.E., Green, J.R., 2006. Microzooplankton. In: Link, J.S., Griswold, C.A., Methratta, E.T., Gunnard, J., (eds), *Documentation for the Energy Modeling and Analysis eXercise (EMAX)*. US Dep. Commer., Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 06-15; pp. 21-25.
- Edwards, A.M., Brindley, J., 1999. Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models. *Bulletin of Mathematical Biology* 61, 303-339.
- Edwards, A.M., Yool, A., 2000. The role of higher predation in plankton population models. *J. Plankton Res.* 22, 1085-1112.
- Estes, J., Tinker, M., Williams, T., Doak, D., 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282, 473-476.
- Fennel, W., 2008. Towards bridging biogeochemical and fish-production models. *J. Mar. Sys.* 71, 171-194.
- Frank, K.T., Petrie, B., Shackell, N.L., Choi, J.S., 2006. Reconciling differences in trophic control in mid-latitude marine ecosystems. *Ecol. Lett.* 9,1-10.
- Geldenhuys, N.D., 1978. Age determination of the South African round herring *Etrumeus micropus* and length and age composition of the commercial catches, 1965-1973. *Investigational Report Sea Fisheries South Africa*. 115, 1-16.
- Gerking, S.D., 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, California, 416pp.
- Gibbons, M.J., Stuart, V., Verheye, H.M., 1992. Trophic ecology of carnivorous zooplankton in the Benguela. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), *Benguela Trophic Functioning*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 421-437.
- Gislason, H., Helgason, T., 1985. Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. *Dana* 5, 1-44.
- Griffiths, M.H., 1995. The taxonomy and life history of *Argyrosomus japonicus* and *A. inodorus*, two important sciaenids off the South African coast. PhD thesis, Rhodes University; Grahamstown.
- Griffiths, M.H., 1996. Age and growth of South African silver kob *Argyrosomus inodorus* (Sciaenidae), with evidence for separate stocks. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 17, 37-48.
- Griffiths, M.H., 1997. The life history and stock separation of silver kob, *Argyrosomus inodorus*, in South African waters. *Fish. Bull.* 95, 45-67.

- Griffiths, M.H., 1999. Evidence for ecosystem overfishing in the South African coastal zone: a case study. Poster paper at "ICES/SCOR Ecosystem Effects of Fishing Symposium", Montpellier, France, 15-19 March 1999 (p. 39 in Abstract book).
- Griffiths, M.H., 2002. Life history of South African snoek, *Thyrsites atun* (Pisces: Gempylidae): a pelagic predator of the Benguela ecosystem. *Fish. Bull.* 100, 690-710.
- Haimovici, M., Velasco, G., 2000. Length-weight relationships of marine fishes from southern Brazil. *Naga* 23(1), 19-23.
- Hecht, T., 1990. On the life history of Cape horse mackerel *Trachurus trachurus* off the South-East Coast of South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 9, 317-326.
- Hermann, A., Hinckley, S., Megrey, B., Napp, J., 2001. Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES J. Mar. Sci.* 58, 1030-1041.
- Horsten, M.B., 1999. An age-structured production model for South African horse mackerel, *Trachurus capensis*. WG/APR99/PEL/11.
- Hutchings, L., Barange, M., Bloomer, S.F., Boyd, A.J., Crawford, R.J.M., Huggett, J.A., Kerstan, M., Korrübel, J.L., de Oliveira, J.A.A., Painting, S.J., Richardson, A.J., Shannon, L.J., Schülein, F.H., van der Lingen, C.D., Verheye, H.M., 1998. Multiple factors affecting anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. In: Pillar, S.C., Moloney, C.L., Payne, A.I.L., Shillington, F.A. (eds), *Benguela Dynamics*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 19, 211-225.
- James, A.G., 1987. Feeding Ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), *The Benguela and comparable ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 673-692.
- Kartas, F., Quignard, J.-P., 1984. *La fécondité des poissons téléostéens*. Paris; Masson. Collection de Biologie des Milieux Marins No. 5.
- Kirchner, C.H., 1998. Population dynamics and stock assessment of the exploited silver kob (*Argyrosomus inodorus*) in Namibian waters. PhD thesis, University of Port Elizabeth.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H., Fréon, P., 2005. Modelling the primary and secondary productions of the Southern Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB4021.
- Kosior, M., Strzyzewska, K., 1979. The fecundity of Baltic herring. *ICES C.M.* 1979 / J.
- Laevastu T., H. Larkins, 1981. *Marine fisheries ecosystem. Its quantitative evaluation and management*. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey England, 162 p.
- Le Clus, F., 1979. Fecundity and maturity of anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa. *Fish. Bull. S. Afr.* 11, 26-38.
- Lehodey, P., Chai, F., Hampton, J., 2003. Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean-biogeochemical-populations dynamics model. *Fish. Oceanogr.* 12(4/5), 483-494.
- Longhurst, A. R., Pauly, D., 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego; Academic Press: xi + 407 pp.
- Marzloff, M., Shin, Y.-J., Tam, J., Travers, M., Bertrand, A., 2009. Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem in 2000-2006: Insights on the effects of management scenarios for the hake fishery using the IBM trophic model OSMOSE. *Journal of Marine Systems* 75, 290-304.
- Megrey, B., Rose, K., Klumb, R., Hay, D., Werner, F., Eslinger, D., Smith, L., 2007. A bioenergetic/population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: Dynamics, description, validation and sensitivity analysis. *Ecol. Model.* 202, 144-164.
- Melo, Y.C., 1994. Spawning frequency of the anchovy *Engraulis capensis*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 14, 321-331.
- Ménard, F., Labrune, C., Shin, Y.-J., Asine, A.-S., Bard, F.-X., 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 323, 223-231.
- Moloney, C., Field, J., 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. Plankton Res.* 13, 1003-1038.
- Nakamura, I., Parin, N.V., 1993. Snake mackerels and cutlassfishes of the world (Families Gempylidae and Trichiuridae). *FAO Fisheries Synopsis*. 15(125).
- Ohman, M.D., Hsieh, C.-H., 2008. Spatial differences in mortality of *Calanus pacificus* within the California Current System. In press in *J. Plankton Res.*
- Parsons, T.R., Lalli, C.M., 2002. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer* 40, 111-121.

- Payne, A.I.L., 1989. Cape hakes. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), Oceans of life off southern Africa. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 136-147.
- Payne, A.I.L., Rose, B., Leslie, R.W., 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. In: Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (eds), The Benguela and Comparable Ecosystems. S. Afr. J. Mar. Sci. 5, 471–501.
- Penven, P., Roy, C., Brundrit, G., Colin de Verdière, A., Fréon, P., Johnson, A., Lutjeharms, J., Shillington, F., 2001. A regional hydrodynamic model of upwelling in the Southern Benguela. S. Afr. J. Sci. 97, 472-475.
- Pillar, S.C., 1987. Distribution and population dynamics of *Euphausia Lucens* (Euphausiacea) in the southern Benguela current. PhD Thesis, University of Cape Town.
- Pillar, S.C., Stuart, V., Barange, M., Gibbons, M.J., 1992. Community structure and trophic ecology of Euphausiids in the Benguela ecosystem. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), Benguela Trophic Functioning, S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 393-409.
- Prosch, R.M., 1986. The biology, distribution and ecology of *Lampanyctodes hectoris* and *Maurolicus muelleri* along the South-African coast. M.Sc. thesis, University of Cape Town.
- Prosch, R.M., 1991. Reproductive biology and spawning of the myctophid *Lampanyctodes hectoris* and the sternoptychid *Maurolicus muelleri* in the southern Benguela ecosystem. S. Afr. J. Mar. Sci. 10, 241-252.
- Prosch, R.M., Hulley, P.A., Cruickshank, R.A., 1989. Mesopelagic fish and some other forage species. In: Payne, A.I.L., Crawford, R.J.M., Van Dalsen, A.P. (eds), Oceans of life off southern Africa. Vlaeberg Publishers. Cape Town. pp. 130-135.
- Punt, A.E., Leslie, R., 1991. Estimates of some biological parameters for the Cape hakes off the South African West Coast. S. Afr. J. Mar. Sci. 10, 271-284.
- Punt, A.E., Leslie, R.W., du Plessis, S.E., 1992. Estimation of the annual consumption of food by Cape hake *Merluccius capensis* and *M. Paradoxus* off the South African West Coast. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), Benguela Trophic Functioning. S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 611-634.
- Roel, B.A., Armstrong, M.J., 1991. The round herring *Etrumeus whiteheadi*, an abundant, underexploited clupeoid species off the coast of southern Africa. S. Afr. J. Mar. Sci. 11, 267-287.
- Roel, B.A., Melo, Y.C., 1990. Reproductive biology of the round herring *Etrumeus whiteheadi*. S. Afr. J. Mar. Sci. 9, 177-187.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. Nature 442(20), 265-269.
- Rowling, K.R., 1994. Gemfish, *Rexea solandri*. In: Tilzey, R.D.J. (ed), The South East Fishery: a scientific review with reference to quota management. Bureau of Resource Sciences, Australian Government Print Service. Canberra. pp. 115-123.
- Sala, E., 2006. Top predators provide insurance against climate change. Trends Ecol. Evol. 21(9), 479-480.
- Shannon, L., Moloney, C., Jarre, A., Field, J., 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. J. Mar. Syst. 39, 83-116.
- Shchepetkin, A., McWilliams, J.C., 2005. Regional Ocean Modeling System: a split-explicit ocean model with free-surface and topography following vertical coordinate. Ocean Modelling 9, 347-404.
- Shin, Y., Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. Aquat. Living Resour. 14, 65-80.
- Shin, Y., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61, 414-431.
- Shin, Y., Shannon, L.J., Cury, P.M., 2004. Simulations of fishing effects on the Southern Benguela fish community using the individual-based model OSMOSE. Lessons from a comparison with Ecosim simulations. In: Shannon, L.J., Cochrane, K.L., Pillar, S.C. (eds), Ecosystem approaches to fisheries in the Southern Benguela. Afr. J. Mar. Sci. 26, 95–114.
- Shin, Y.-J., Travers, M., Maury, O., accepted. Coupling models of low and high trophic levels: towards a pathways-oriented approach for end-to-end models. Prog. Oceanogr.
- Smale, M.J., 1992. Predatory fish and their prey – an overview of trophic interactions in the fish communities of the West and South coasts of South Africa. In: Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H., Hilborn, R. (eds), Benguela Trophic Functioning, S. Afr. J. Mar. Sci. 12, 803-821.
- Smith, S. 1936 Environmental control of the photosynthesis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 22, 504-511.
- Steele, J.H., Henderson, E.W., 1992. The role of predation in plankton models. J. Plankton Res. 14, 157-172.

- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating trophic controls and large changes induced by climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 75, 751-770.
- Travers, M., Shin, Y.-J., accepted. Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton. A simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem. *Prog. Oceanogr.*
- Travers, M., Shin, Y.-J., submitted. An end-to-end model coupling OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂ for representing marine food webs in a changing environment. *Ecological Modelling*
- van der Lingen, C.D., Hutchings, L., Field, J.G., 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish trophically mediated? *Afr. J. Mar. Sci.* 28(3-4), 465-477.
- Vanni, M.J., 1986. Fish predation and zooplankton demography indirect effects. *Ecology* 67(2), 337-354.
- Venidiktova, L.I., 1988. On age determination methods for snoek (*Thyrsites atun* Eupr. 1791) from the southeast Atlantic, rate of growth and von Bertalanffy growth parameters. *Collection of Scientific Papers ICSEAF*. pp. 283-288.
- Vermisse, D., 2008. Gestion de la complexité formelle et opérationnelle des systèmes complexes: Application aux anthroposystèmes marins. Ph.D. Thesis, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais, France, 207 pp.
- Waldron, M.E., Prosch, R.M., Armstrong, M.J., 1991. Growth of juvenile round herring *Etrumeus whiteheadi* in the Benguela system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10, 83-89.
- Waldron, M., Armstrong, M.J., Prosch, R.M., 1989. Aspects of variability in growth of juvenile anchovy *Engraulis capensis* in the southern Benguela system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 8, 9-19.

Appendix A: References of the species parameters used in OSMOSE.

Species	Growth		Reproduction		Survival		Predation
	L_{∞}, K, t_0	c, b	ϕ	a_{mat}	a_{max}	M_{divers}, F	
Euphausiids	Pillar, 1987	Pillar, 1987	Pillar et al., 1992	Pillar, 1987	Pillar, 1987		Pillar, 1987; Pillar et al., 1992
Anchovy	Waldron et al., 1989	Van der Westhuizen*, pers. comm.	Melo, 1994; Le Clus, 1979	Armstrong et al., 1991	Kerstan*†, pers. comm.	Shannon et al., 2003	Armstrong and Thomas, 1989; James, 1987
Sardine	Baird, 1977; Leslie*, pers. comm.	Van der Westhuizen*, pers. comm.	Akkers, 1995; Van der Lingen*, pers. comm. Baxter and Pope, 1969; Kosior and Strzyzewska, 1979	Akkers et al., 1996	Kerstan*†, pers. comm.	Shannon et al., 2003	Armstrong and Thomas, 1989
Redeye	Waldron et al., 1991	Geldenhuis, 1978		Roel and Melo, 1990	Kerstan*†, pers. comm.	Shannon et al., 2003	Armstrong and Thomas, 1989
Lanternfish	Prosch, 1986	Haimovici and Velasco, 2000	Prosch, 1991	Prosch, 1986	Prosch, 1986	Shannon et al., 2003	Prosch et al., 1989
Lightfish	Prosch, 1986	Haimovici and Velasco, 2000	Prosch, 1991	Prosch, 1986	Prosch, 1986	Shannon et al., 2003	Prosch et al., 1989
Horse mackerel	Horsten, 1999	Kerstan*†, pers. comm.	Kartas and Quignard, 1984	Leslie*, pers. comm. in Butterworth & Clarke, 1996	Horsten, 1999	Shannon et al., 2003	Smale, 1992; Crawford, 1987; 1989
Shallow water hake	Punt and Leslie, 1991	Payne et al., 1987	Kartas and Quignard, 1984	Punt and Leslie, 1991	Leslie*, pers. comm.	Shannon et al., 2003	Punt et al., 1992; Payne et al., 1987; Payne, 1989
Deep water hake	Punt and Leslie, 1991	Payne et al., 1987	Kartas and Quignard, 1984	Punt and Leslie, 1991	Leslie*, pers. comm.	Shannon et al., 2003	Punt et al., 1992; Payne et al., 1987; Payne, 1989
Snoek	Venidiktova, 1988	Griffiths*, pers. comm.	Rowling, 1994; Nakamura and Parin, 1993	Griffiths, 1999	Griffiths, 1999	Shannon et al., 2003	Griffiths, 2002
Silver kob	Kirchner, 1998	Griffiths, 1996	Battaglene and Talbot, 1994	Griffiths, 1997	Griffiths, 1995; 1997	Shannon et al., 2003	Griffiths, 1997

* Marine and Coastal Management, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa.

† Mickael Kerstan died in early 2005.

Annexe E

Changes in food web structure under scenarios of overfishing in the southern Benguela: comparison of the Ecosim and OSMOSE modelling approaches

Travers^{1*}, M., Watermeyer², K., Shannon^{3,4}, L.J., Shin¹, Y.-J.

¹ IRD CRHMT, avenue Jean Monnet, BP 171, Sète, France. emails: travers@ird.fr and shin@ird.fr

² Zoology Department, University of Cape Town, Rondebosch, 7701, South Africa, email: kwatermeyer@gmail.com

³ Marine Research Institute and Zoology Department, University of Cape Town, Private Bag X3, Rondebosch, Cape Town 7701, South Africa, email: lynne.shannon@uct.ac.za

⁴ Previously Marine and Coastal Management, Private Bag X2, Rogge Bay, 8012, South Africa.

*corresponding author: M. Travers. Telephone: +33 (0) 99 57 32 52, Fax: +33 (0) 99 57 32 95, email: travers@ird.fr.

Abstract:

Ecosystem models provide a platform allowing exploration into the possible responses of marine food webs to fishing pressure and various potential management decisions. In this study we investigate the particular effects of overfishing on the structure and function of the southern Benguela food web, using two models with different underlying assumptions: the spatialized, size-based individual-based model, OSMOSE, and the trophic mass-balance model, Ecopath with Ecosim (EwE). Starting from the same reference state of the southern Benguela upwelling ecosystem during the 1990s, we compare the response of the food web to scenarios of overfishing using these two modelling approaches. A scenario of increased fishing mortality is applied to two distinct functional groups: i) two species of Cape hake, representing important target predatory fish, and ii) the forage species anchovy, sardine and redeye. In these simulations, fishing mortality on the selected functional groups is doubled for 10 years, followed by 10 years at the initial fishing mortality. We compare the food web states before the increase of fishing mortality, after 10 years of overfishing and after a further 10 years during which fishing was returned to initial levels. In order to compare the simulated food web structures with the reference state, and between the two modelling approaches, we use a set of trophic indicators: the mean trophic level of the community and in catches, the trophic pyramid (biomass per discrete trophic level), and the predatory/forage fish biomass ratio. OSMOSE and EwE present globally similar results for the trophic functioning of the ecosystem under fishing pressure: the biomass of targeted species decreases whereas that of their potential competitors increases. The reaction of distant species is more diverse, depending on the feeding links between the compartments. The mean trophic level of the community does not vary enough to be used for assessing ecosystem impacts of fishing, and the mean trophic level in the catch displays a surprising increase due to the short period of overfishing. The trophic pyramids behave in an unexpected way compared to trophic control theory, because at least two food chains with different dynamics are intertwined within the food web. We emphasize the importance of biomass information at the species level for interpreting dynamics in aggregated indicators, and we highlight the importance of competitive groups when looking at ecosystem functioning under fishing disturbance. Finally, we discuss the results within the scope of differences between models, in terms of the way they are formulated, spatial dimensions, predation formulations and the representation of fish life cycles.

Keywords: Benguela upwelling, ecosystem model, food web, ecosystem structure and function, trophic indicators, fishing

I. INTRODUCTION

With climate change joining overfishing as the main sources of perturbations in marine ecosystems, there is a growing need for the development of end-to-end models to address the potential effects of these perturbations on the food web (Cury et al. 2008). It is now recognized that overfishing one species can have effects on the whole food web through direct and indirect interactions (Goñi 1998). Thus management decisions need to consider the risk of potential effects of fishing on non-target species. In this context, ecosystem models can be used as a tool for exploring the possible effects of fishing situations on various groups or species, at different levels of the food web. Because of the complexity of ecosystem models and their associated uncertainty, and the different assumptions underlying the various modelling approaches, it is preferable to compare several ecosystem models rather than use the output and predictions of a single one.

Here, we investigate the particular effects of overfishing on the structure and function of the southern Benguela food web, using two models with very different underlying assumptions. OSMOSE (Shin and Cury 2001, 2004) is a spatial individual-based model, simulating opportunistic trophic interactions based on size suitability between prey and predator and spatio-temporal co-occurrence. Coupled with a biogeochemical model of plankton, it simulates the dynamics of organisms ranging from plankton to large fish (Travers and Shin, accepted). Ecopath with Ecosim (EwE) is a dynamic model representing a range of marine organisms across several trophic levels - including higher trophic levels and non-fish organisms - aggregated in boxes (Christensen and Pauly 1992, Walters et al. 1997). These boxes are trophically linked accordingly to diet data, thus leading to a static food web linkage pattern that can be altered over time using the dynamic Ecosim routine. By comparing outputs of these models, we aim at improving our confidence in the model results and possible conclusions that we may draw from these, but mostly we aim at better understanding the functioning of the southern Benguela food web under different forcing situations.

This is an extension of a previous comparative modelling study (Shin et al. 2004), building on an initial EwE study that explored the ecosystem effects of altered fishing scenarios (Shannon et al. 2000). We particularly investigate the response of the whole food web, thus not focussing only on the targeted species, but also on non-commercial fish. To cover the main fishing situations, we simulate two scenarios of heavy fishing pressure, one affecting the mid-trophic levels, and the other affecting a genus of predatory fish. We apply these models to the same ecosystem, the southern Benguela during the 1990s, where the mid-trophic levels are comprised of the small pelagic fish anchovy, sardine and redeye; and the predatory fish considered are the two species of Cape hake.

II. MATERIALS AND METHODS

1. ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE

ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE is a coupled model linking a hydrodynamic model (ROMS), a biogeochemical model of plankton (N₂P₂Z₂D₂) and an individual-based model of higher trophic levels (OSMOSE). The plankton model and the higher trophic level (HTL) model have been coupled through the opportunistic predation process (Travers and Shin, accepted).

a. Lower trophic level model: ROMS-N₂P₂Z₂D₂

ROMS (Regional Ocean Modelling System) is a three-dimensional hydrodynamic model applied by Penven et al. (2001) to the southern Benguela ecosystem, from Cape St Francis on the south to the mouth of Orange River on the west coast. A biogeochemical model with double compartments has been coupled to ROMS and applied to the same ecosystem by Koné et al. (2005). In this N₂P₂Z₂D₂ model, nutrients are represented by nitrate and ammonium, there are two groups of phytoplankton (diatoms and dinoflagellates), two groups of zooplankton (represented by copepods and ciliates) and two boxes of detritus split according to their size (small and large detritus sinking with different velocities). Nitrogen fluxes between the compartments are modelled through the processes of uptake, grazing, excretion, egestion, mortality, remineralization and nitrification. The hydrodynamic model affects biological rates of plankton through light and temperature, and their distribution via diffusion and advection.

As the hydrodynamic model is forced by a monthly climatology (COADS: Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set), ROMS-N₂P₂Z₂D₂ has been calibrated for the southern Benguela to an average year, with focus on the intra-annual variability. All the parameters and process formulations

used can be found in Koné et al. (2005).

This lower trophic level (LTL) model is used to force the HTL model by providing a spatial field of plankton biomass available for predation by fish. A size range is assigned to each plankton group to allow size-based predation to be modelled: 2-20µm for dinoflagellates, 20-200µm for diatoms and ciliates, 200-3000µm for copepods (Travers and Shin, accepted). Using a conversion factor from nitrogen to wet weight, the plankton production is vertically integrated and computed in each cell of the grid before being used as an input of the HTL model. The larger-sized macrozooplankton group is included in the HTL model rather than in this LTL model as explained in the next section.

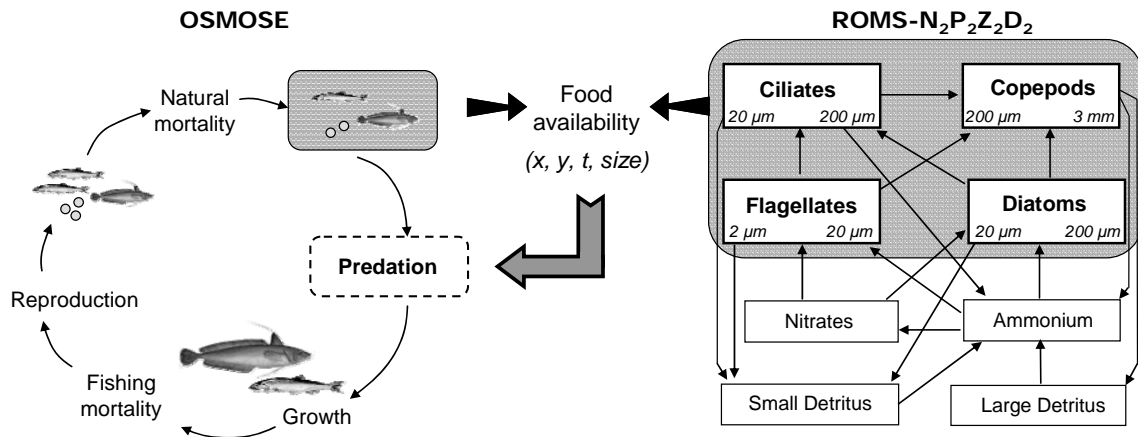


Figure 1: Principle of the coupling between OSMOSE and the ROMS-N₂P₂Z₂D₂ model. At each time step (t) and at each location (x,y), the biomasses of phytoplankton and zooplankton are used as a prey field in OSMOSE during the predation process. In OSMOSE, fish can prey upon both plankton and fish, according to predator/prey size ratios and local prey availability. Figure from Travers and Shin (accepted)

b. Higher trophic level model: OSMOSE

OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation) is an individual-based model (IBM) of the fish community developed by Shin and Cury (2001, 2004). This multi-species model is based on the key process of opportunistic and size-based predation, which depends on two conditions: i) size adequacy between a predator and its prey and ii) spatio-temporal co-occurrence between them. This model has been modified since its first application in order to allow the forcing by LTL models (Travers and Shin accepted).

The basic unit of this IBM is a school of individuals having the same size, same age, same geographical location, and belonging to the same species. Schools undergo several biological processes at a two week time-step (Figure1):

- spatial distribution: schools are distributed according to input distribution maps specified per species, per season and per age when possible. When their distribution remains static (within a season or if the distribution is the same, throughout the year), schools move inside their distribution area following a random walk.

- natural mortality: the natural mortality $M_{diverse}$ accounts for senescence, disease, and the predation mortality due to organisms not represented in the model. It is applied per age or stage s and reduces the abundance N of fish schools according to equation 1.

$$N_{s, t+\Delta t} = N_{s, t} \cdot e^{-\Delta t \cdot M_{diverse}} \quad \text{Eq 1.}$$

- larval mortality applied just after the egg stage is a calibration parameter as no estimate is available for the high mortality encountered during this stage (transport out of zone, non fertilization of eggs, starvation of first feeding larvae, high predation pressure).

- predation: Predation occurs under the conditions of size suitability and spatio-temporal co-occurrence between a predator and its prey. In the cell where the predator school is located, an inventory of suitable prey schools or plankton groups is made by selecting the schools or plankton groups displaying a size between a maximum and minimum threshold (proportional to predator size, see size ratios in Table 1). Thus, the predator school uniformly eats the available prey (according to their relative abundance) until it reaches satiety if enough prey (fixed at 3.5 grams of prey per body gram of predator per year, Shin and

Table 1: Input parameters of OSMOSE for the 11 fish species modelled explicitly. L_{∞} , K , and t_0 are the parameters of the von Bertalanffy growth model; c is Fulton's condition factor and b the exponent of the L-W allometric relationship; ϕ is relative fecundity; a_{mat} is age at maturity; a_{max} is longevity; $M_{diverse}$ is an additional mortality rate (resulting from predation by other species of the ecosystem that are not explicitly modelled); F is the annual fishing mortality rate; a_{rec} is age of recruitment; L_{thr} is the size threshold separating two sets of predation ratios, for the larvae and juveniles organisms (Lar/Juv) and for adults. Values reported in the table come from literature (see Travers and Shin, in prep).

Species	Growth				Reproduction			Survival			Predation					
	L_{∞} cm	K y^{-1}	t_0 y	c $g.cm^{-3}$	b	ϕ eggs.g $^{-1}$	a_{mat} y	a_{max} y	$M_{diverse}$ y^{-1}	F y^{-1}	a_{rec} y	L_{thr} cm	Min ratio Lar/Juv	Min ratio Adult	Max ratio Lar/Juv	Max ratio Adult
Euphausiids	1.84	1.682	-0.1975	0.00738	3.16	42254	0.3	1	0.1	0	-	0.6	5	5	1000	500
Anchovy	14.8	1.37	-0.03	0.007	3	8000	1	5	0.403	0.075	1	8	3.5	3.5	100	500
Sardine	26	0.26	-1.5	0.009	3	2400	2	10	0.365	0.202	1	10	4	100	100	10000
Redeye	30.1	0.71	0.28	0.009	3	750	1	6	0.208	0.056	1	-	4	4	80	80
Lanternfish	7	1.66	0.06	0.008	3	646	0.5	2	0.226	0.001	1	-	3.5	3.5	80	80
Lightfish	6	1.15	0.06	0.008	3	334	0.5	2	0.226	0.001	1	-	3.5	3.5	80	80
Horse mackerel	54.5	0.183	-0.65	0.009	3	250	3	8	0.314	0.085	2	-	5	5	100	100
Shallow water hake	270.6	0.039	-0.73	0.006543	3.0425	500	4	15	0.228	0.106	3	27	3	1.8	30	30
Deep water hake	219.4	0.049	-0.914	0.007846	2.9759	500	4	15	0.174	0.389	3	29	3	1.8	30	30
Snoek	115.3	0.294	-0.1	0.018	3	130	3	10	0.132	0.331	2	-	3	3	30	30
Silver kob	116	0.12	-1.47	0.007	3	150	2	25	0.228	0.181	3	-	3	3	30	30

Cury 2001) or depletes all the available prey schools and plankton groups. The predation mortality is explicit on the prey schools, and reduces their abundance. At the end of the predation process, a predation efficiency ξ is calculated as the ratio between the amount of prey eaten and the total amount of prey corresponding to predator satiety.

- starvation mortality: If the predator has not eaten enough to fulfil its maintenance function, it undergoes starvation mortality. The predation efficiency is compared to a threshold (ξ_{crit} set to 0.57, Shin and Cury, 2001), and below this threshold, the starvation mortality rate increases linearly with the decrease in predation efficiency (equation 2), affecting the abundance N of the predator school as indicated by equation 3.

$$\begin{cases} M_{\xi} = \frac{-M_{\xi_{max}}}{\xi_{crit}} \cdot \xi + M_{\xi_{max}} & \text{if } \xi < \xi_{crit} \\ M_{\xi} = 0 & \text{if } \xi > \xi_{crit} \end{cases} \quad \text{Eq 2.}$$

where $M_{\xi_{max}}$ is the maximum mortality rate of starvation set to 1 year⁻¹

$$N_{t+\Delta t} = N_t \cdot e^{-\Delta t \cdot M_{\xi}} \quad \text{Eq 3.}$$

- growth: when the predation efficiency is above the threshold, there is no starvation but growth. The mean length increase is determined by the von Bertalanffy growth model, and a school can grow from 0 to twice this mean increase depending on predation efficiency (respectively from 0.57 to 1), following equation 4.

$$\begin{cases} \Delta L_t = 0 & \text{if } \xi < \xi_{crit} \\ \Delta L_t = \frac{2\Delta L}{1 - \xi_{crit}} (\xi - \xi_{crit}) & \text{if } \xi > \xi_{crit} \end{cases} \quad \text{Eq 4.}$$

where ΔL_t is the length increase during the time step and ΔL is the mean length increase determined by the von Bertalanffy growth model.

- fishing mortality: The fishing pressure is represented through a fishing mortality rate F imposed per species and fishing seasonality. It affects only the schools older than the recruit age (a_{rec}) and reduces the abundance of fish within each school following the same equation as for natural mortality.

- reproduction: The time step ends with the reproduction process, which involves adding eggs to the model system. The amount of eggs released depends on the season, the age of maturity (a_{mat}), the spawning biomass, the sex ratio (set to 1:1 for all species) and the fecundity parameter (ϕ).

This model is applied to the southern Benguela ecosystem by modelling 10 fish species and one crustacean species: euphausiids (*Euphausia lucens*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), sardine (*Sardinops sagax*), round herring also called redeye (*Etrumeus whiteheadi*), horse mackerel (*Trachurus trachurus capensis*), shallow-water Cape hake (*Merluccius capensis*), deep-water Cape hake (*Merluccius paradoxus*), snoek (*Thyrsites atun*), silver kob (*Argyrosomus inodorus*), lanternfish (*Lampanyctodes hectoris*) and lightfish (*Maurolicus muelleri*). These species have been selected for their importance in terms of biomass, commercial interest, trophic representivity and availability of data during the modelled period, the 1990s. The biological parameters used for each species are derived from the literature and reported in Table 1. The fishing mortalities adopted are exactly the same as those used in EwE, thus making comparison of fishing scenarios between the two models possible. The modelled area extends from the Orange River (28.2°S – 16°E) to Cape St Francis (37.5°S – 24.4°E), thus including the southern Benguela west of South Africa and the major part of the Agulhas Bank on the South Coast.

c. Calibration and run

The coupled model ROMS-N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE is calibrated to represent the 1990-1997 period (Travers and Shin, submitted). The species' larval mortalities involved during fish life cycles are adjusted automatically by a genetic algorithm method (Versmisse 2008, Duboz et al. submitted) in order for the simulated biomasses to fit observed biomasses (data from Shannon et al. 2003). Genetic algorithms also allow us to calibrate plankton coefficients of availability which correspond to the proportion of the plankton production accessible to fish, and for which there is no estimate available.

For the HTL model to reach equilibrium, the model is run for a spin-up time of 15 years before any scenario is applied. Because of the stochasticity of the model, 20 simulations are undertaken for each scenario and averaged.

Table 2: Compartments modelled in EwE and their initial state (TL and biomass). The groups in bold are common with N2P2Z2D2-OSMOSE, but only the groups marked with *** are studied here. Biomass is expressed in tons/km²

Group name	TL	Biomass
Phytoplankton	1	69.783
Benthic producers	1	5.821
Microzooplankton	2.05	1.599
Mesozooplankton	2.52	6.66
Macrozooplankton	2.86	12.825
Gelatinous zooplankton	3.3	3.738
Anchovy ***	3.56	4.928
Sardine ***	2.8	2.011
Redeye ***	3.67	3.87
Other small pelagic fish	3.6	0.296
Chub mackerel	3.95	0.249
Juvenile Horse mackerel ***	3.63	0.167
Adult Horse mackerel ***	3.78	1.51
Mesopelagic fish ***	3.74	4.646
Snoek ***	4.49	0.16
Other large pelagic fish ***	4.41	0.223
Cephalopods	3.83	1.21
Small M. capensis ***	4.09	0.468
Large M. capensis ***	4.74	0.963
Small M. paradoxus ***	3.99	1.319
Large M. paradoxus ***	4.52	0.766
Pelagic-feeding demersal fish	4.07	1.188
Benthic-feeding demersal fish	3.42	3.616
Pelagic-feeding chondrichthyans	5	0.601
Benthic-feeding chondrichthyans	3.56	0.881
Apex chondrichthyans	4.82	0.0459
Seals	4.68	0.149
Cetaceans	4.55	0.0903
Seabirds	4.52	0.0155
Meiobenthos	2	8.671
Macrobenthos	2.16	44.638
Detritus	1	45.414

Table 3: Coefficients of variation used in Monte Carlo runs during EwE simulations. *B* is the biomass, *P/B* the production over biomass ratio and *EE* is the ecotrophic efficiency.

<i>Group/ parameter</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>EE</i>
Phytoplankton	0.3	0.3	0.3
Benthic producers	0.8	0.5	0.5
Microzooplankton	0.8	0.3	0.5
Mesozooplankton	0.8	0.3	0.5
Macrozooplankton	0.8	0.3	0.5
Gelatinous zooplankton	0.8	0.3	0.5
Anchovy	0.1	0.3	0.3
Sardine	0.1	0.3	0.3
Redeye	0.3	0.3	0.3
Other small pelagics	0.8	0.3	0.5
Chub mackerel	0.8	0.5	0.5
Juvenile horse mackerel	0.5	0.5	0.3
Adult horse mackerel	0.5	0.5	0.3
Mesopelagics	0.8	0.3	0.5
Snoek	0.8	0.5	0.5
Other large pelagics	0.8	0.3	0.5
Cephalopods	0.8	0.3	0.5
Small <i>M. capensis</i>	0.8	0.5	0.5
Large <i>M. capensis</i>	0.5	0.3	0.3
Small <i>M. paradoxus</i>	0.8	0.5	0.5
Large <i>M. paradoxus</i>	0.5	0.3	0.3
Pelagic-feeding demersals	0.8	0.3	0.5
Benthic-feeding demersals	0.8	0.3	0.5
Pelagic-feeding chondrichthyans	0.8	0.5	0.5
Benthic-feeding chondrichthyans	0.8	0.5	0.5
Apex chondrichthyans	0.8	0.3	0.5
Seals	0.3	0.3	0.3
Cetaceans	0.8	0.5	0.5
Seabirds	0.3	0.3	0.3
Meiobenthos	0.8	0.5	0.5
Macrobenthos	0.8	0.5	0.5

Note: CV values represent sampling based-high precision (c.v. = 10%), sampling based-low precision (c.v. = 30%); indirect method (c.v. = 50%) and other method (c.v. = 80%), as used in Coll *et al.* (2008).

2. Ecopath with Ecosim

Ecopath with Ecosim (EwE) is a widely used food web model described by Walters et al. (1997), aiming to simulate the temporal dynamics of the biomass of ecosystem components linked through trophic interactions. Species are aggregated into groups in terms of size, feeding and mortality parameters. These modelled groups undergo processes of production, fishing mortality, predation mortality, natural mortality, migration and immigration, described by means of differential equations. It is necessary to supply all but one of the following inputs: biomass, production/biomass, consumption/biomass, the proportion of total production consumed by predators or exported from the system (known as ecotrophic efficiency), as well as unassimilated food, diet and catch. These inputs are used to create a mass-balance model by balancing the flow of production between groups (Christensen et al. 2005). The temporal evolution of the biomass B_i of each compartment i is then given by the equation 5:

$$dB_i/dt = f(B) - M_0 B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad \text{Eq 5.}$$

Where $f(B)$ is either a function of B for primary producers or a function representing the consumption of the compartment. M_0 is the mortality term, F the fishing mortality term and $c_{ij}(B_i, B_j)$ is the mortality due to the consumption of the compartment i by the box j .

In EwE, the foraging arena hypothesis underlies the predation process, where each prey biomass is divided into vulnerable and non-vulnerable components (Walters et al. 1997). The transfer rate between available and non-available prey can be adjusted for each compartment by the model user and represents the trophic control underlying the food web (top-down or bottom-up).

EwE has been used to explore the internal drivers of ecosystem structure and function in the southern Benguela (Shannon et al. 2004; Shannon et al. 2008), as well as the possible changes in the ecosystem over time (Shannon et al. 2003; Watermeyer et al. 2008). The EwE model has been applied to the southern Benguela ecosystem, covering the area between the Orange River mouth (29°S) and East London (28°E), from the coast offshore to the 500m depth contour, spanning 220 000km². The model has been calibrated by time-series fitting for the period 1978-2003 (Shannon et al. 2008). In this version, 32 groups are represented, from phytoplankton and detritus up to apex predators such as birds and cetaceans (Table 2). Some species of commercial or ecological importance are modelled as a box on their own (e.g. anchovy, sardine) or are even split into two boxes (e.g. adult and juvenile deep water hake). Simulations were run using Ecopath with Ecosim (EwE) version 5.1.180. To obtain an Ecopath model of the southern Benguela representative of the 1990s, the revised fitted model for 1978-2003 (Shannon et al. 2008 update and revision of Shannon et al. 2004) was run, and Ecopath models for the mid-1990s extracted. Models were extracted for a number of years, and their outputs compared with those of the previously constructed “snap-shot” model for the southern Benguela during the 1990s (1990-1997) (Shannon et al. 2003). The model extracted for 1994 was selected as representative of the system during the 1990s, and used in the simulations for this study. Default Ecosim settings were applied except in the case of ‘flow control’, where vulnerabilities (describing the flows between predators and prey) from the fitted model for 1978-2003 were used (Shannon et al. 2008).

The Monte Carlo routine in Ecosim was applied in order to examine the sensitivity of simulation results to the initial input parameters. In this routine, multiple simulations are run in which the initial parameter basic estimates of the baseline model (B, PB and EE) are randomly selected from a normal distribution centred on the initial input value for that parameter and defined by the coefficients of variation about each input parameter. This is repeated until a balanced model is produced (see later). This model is then used as the starting point for an Ecosim simulation (Christensen and Walters 2004). The coefficients of variation (c.v.) are set to reflect the pedigree of the data inputs, according to the following criteria: sampling based-high precision (c.v. = 10%), sampling based-low precision (c.v. = 30%); indirect method (c.v. = 50%) and other method (c.v. = 80%), as used in Coll et al. (2008). The c.v.s used for each parameter are shown in Table 3.

3. Fishing scenarios

We simulate two fishing scenarios affecting two different functional groups, i) the forage species comprised of anchovy, sardine and redeye, and ii) adults of the two species of Cape hake (*M. capensis* and *M. paradoxus*) constituting the predatory fish group considered in the study. For each scenario, we

start from an initial state and run for 5 years (Figure 2), then fishing mortality of the target group (forage species or Cape hakes) is arbitrarily doubled over the next 10 years (this period is referred to as the overfished period). Finally, the fishing mortality is reverted back to its initial value for another 10 years (termed the recovery period).

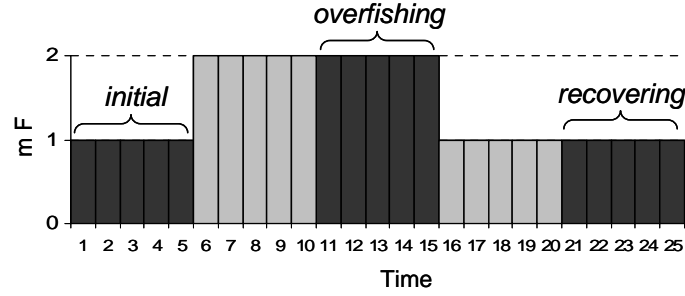


Figure 2: multiplier of fishing mortality (mF) applied to target species for each scenario. The fishing mortality is doubled for 10 years then returned to initial value for 10 years. Periods used for calculating each state are in black and labelled initial (year 1 to 5), overfished (year 11 to 15) and recovery (year 21 to 25) periods.

To address the state of the food web during each period, we looked at the biomass of each fish species or species group common to both models (table 2), by matching the mesopelagics of EwE with the sum of lightfish and lanternfish in OSMOSE, and by assuming that silver kob in OSMOSE are sufficiently representative of the other large pelagic fish group in the EwE model. The juvenile horse mackerel group is composed of horse mackerel smaller than 20 cm, and the juvenile hake groups are comprised of individuals younger than 2 years, for both species. We also considered the following community indicators for investigating the trophic functioning:

- mean trophic level of the community (mTLco): this indicator is calculated as the average of species' trophic levels (TL) weighted by their biomasses (equation 6). To compute this indicator, only species common to both models are used (Table 2) so that indicators are comparable.

$$mTLco = \sum_i TL_i * \frac{B_i}{B} \quad \text{Eq 6.}$$

with TL_i the trophic level of species i , B_i the species biomass and B the total biomass. In EwE, TLs per group or species are calculated by the model and, as initially put forward by Odum and Heald (1975), they may be fractional. Primary producers and detritus are assumed to have a TL of 1, and TL of consumers is calculated as the weighted average of the TL of their prey species plus one (Christensen et al. 2005). In OSMOSE, each school of fish and euphausiids has been attributed its own TL, which varies over time according to the prey eaten. We assume a mean tissue turnover rate of 2 months, thus the TL at a particular time is computed from the stomach contents of the previous 2 months (i.e., 4 time steps) according to equation 7:

$$TL_{predator, t+1} = \frac{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x * \left(1 + \sum TL_{prey, x} * DC_{prey, predator, x}\right)}{\sum_{x=t-3}^t \Delta W_x} \quad \text{Eq 7.}$$

where $TL_{p, x}$ the trophic level of p at time x , $DC_{prey, pred, x}$ is the proportion of *prey* in the diet of *pred* at time x , and ΔW_x is the weight increase of the predator during time step x . The mean trophic level of a species in OSMOSE is computed as an average of these individual TLs, weighted by the biomass of each individual (fish school). However, only individuals older than 6 months were used in the weighted average, in order to consider similar individuals to those modelled by means of the fish groups in EwE.

- mean trophic level in the catch (mTLc): the calculation is similar to mTLco except that the average is weighted by the landings of each species instead of biomass (Arancibia and Neira 2005). Moreover, only the caught fish schools are used to calculate the species trophic level in the catch in OSMOSE.

- pred:prey biomass ratio: the ratio between predators and prey is calculated by dividing the total

biomass of predators (comprised of juvenile and adult hakes (*M. capensis* and *M. paradoxus*), adult horse mackerel, silver kob and snoek) by the total biomass of prey (comprised of mesopelagic fish, anchovy, sardine, redeye and juvenile horse mackerel).

- trophic pyramid: the pyramid is comprised of biomass aggregated by discrete trophic level. In order to provide information on the whole food web, and unlike for the previous indicators, this indicator is computed for all groups and species modelled, i.e., not only the fish common in both models. In EwE, TLII is computed from the total biomass of groups displaying a TL between 2 and 2.99, TLIII from groups with a TL between 3 and 3.99, and TLIV from groups with a TL between 4 and 4.99. In OSMOSE, the TLII comprises biomass of schools (rather than for a species as a whole) whose TL is comprised between 2 and 2.99 and so on, as this detailed information is available.

In the case of EwE, results for each year of the initial, overfished, and recovery periods were obtained by extracting an Ecopath model for each year over the duration of the simulation. A mean of 5 different simulations (using 5 alternative balanced models, each extracted from around 2 000 monte carlo simulations of the original fitted model), was calculated for each year. Then, as in the OSMOSE application, mean annual results were averaged over the years 1-5 to represent the initial stage, years 11-15 for the overfished stage, and years 21-25 for the recovery stage, and the standard deviations calculated. For each indicator compared, results are presented as change relative to the value during the initial stage.

Finally, to illustrate the trophic structure of each model at initial stage, we use the diets of the top predators (juvenile and adult hake, silver kob and snoek) to draw trophic relations between species of the upper part of the food web. We chose to represent only the relationships between a predator and the set of prey representing at least 90% of its diet in each model, thus plotting the major links of the food web.

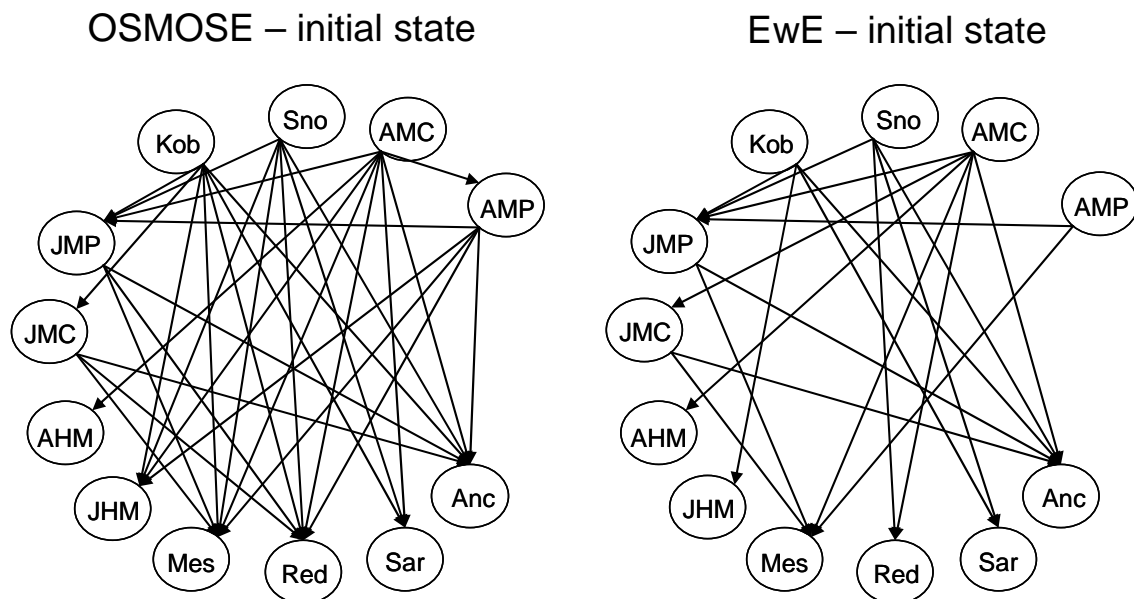


Figure 3: upper part of the food web. For each predator the sum of the links represented account for at least 90% of their diet in biomass. Anc: anchovy, Sar: sardine, Red: redeye, Mes: mesopelagic fish, JHM: juvenile horse mackerel, AHM: adult horse mackerel. JMC: juvenile *Merluccius capensis*, JMP: juvenile *M. paradoxus*, Kob: silver kob, Sno: snoek, AMC: Adult *M. capensis*, AMP: Adult *M. paradoxus*

III. RESULTS

The representation of the upper part of the food web for each model (Figure 3) highlights the high level of opportunism in predation in OSMOSE compared to EwE. Considering only these links, predatory fish feed on average on 5.33 species/group in OSMOSE and only on 3.17 species/groups in EwE. Similarly, in OSMOSE the prey groups undergo predation from 4.33 predator species on average versus 2.5 in EwE. Even with this difference in the number of trophic links within the upper part of the

food web, some patterns are similar between the models: anchovy and mesopelagic fish (and redeye in OSMOSE) are the most common prey in the ecosystem, and adult *M. capensis* is the most opportunistic group modelled (8 prey in OSMOSE, 6 in EwE), followed by snoek and other large pelagic fish, represented by silver kob in OSMOSE.

1. Forage fish scenario

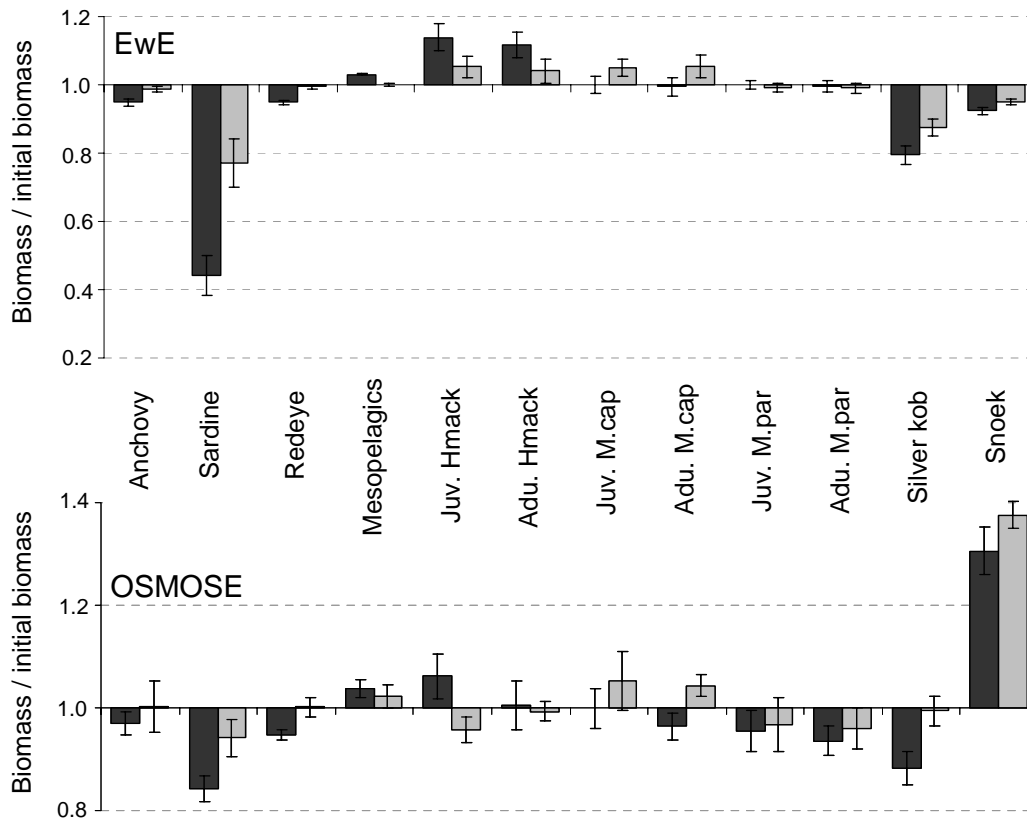


Figure 4: relative evolution of the biomass of the modelled species in both models during the forage fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.

The changes in species biomass under the forage fish scenario are represented for both models in Figure 4. The heavily fished species – sardine, anchovy and redeye – display a decrease during the overfished period, particularly marked in the case of sardine. An increase in competitors of small pelagic fish (mesopelagic fish and juvenile horse mackerel) is observed in both models. At the top predator level, different patterns are observed: in EwE, the biomasses of silver kob and snoek decrease, whereas hake are not affected at all by the decrease of the forage fish biomass. Conversely in OSMOSE, a decrease in biomass was common to all top predator level groups, except for snoek, the biomass of which increases instead of the general decrease observed. The release of fishing pressure (recovery state) leads to increased small pelagic fish biomass, but not strong enough for sardine to return to the initial situation. Globally, in OSMOSE, the biomass of the competitors of small pelagic fish and top-predators tends to return to its initial value (the high variability of the observed changes results in non-significant variations of biomass). However, 3 exceptions appear: snoek biomass keeps increasing whereas juvenile horse mackerel and adult shallow water hake over-compensate their initial variation. In EwE, recovery is less complete as illustrated by several groups displaying biomasses different from initial values. We note that the recovery period seems to benefit shallow water hake, as the biomass of both adults and juveniles increase.

The mean trophic level of the community is not really affected by the high fishing pressure on small pelagic fish, as illustrated by a variation smaller than 0.5% of the initial value in EwE and no significant variation for OSMOSE (Figure 5). The mean TL of the catch displays a stronger variation: it decreases by 4% in OSMOSE and increases by 1.5% in EwE. In both models this indicator increases

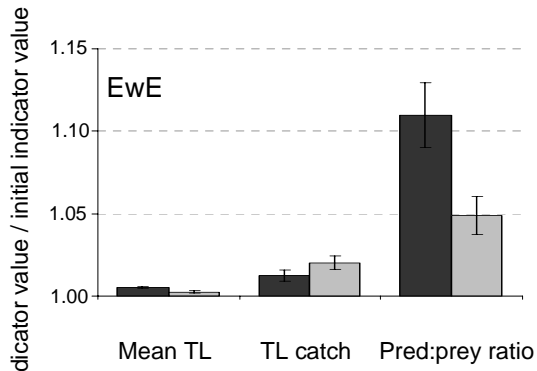


Figure 5: relative evolution of the mean trophic level in the community and in the catch and of the predator:prey ratio in both models during the forage fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.

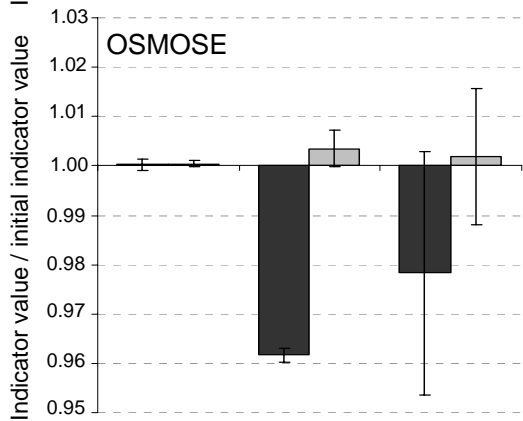
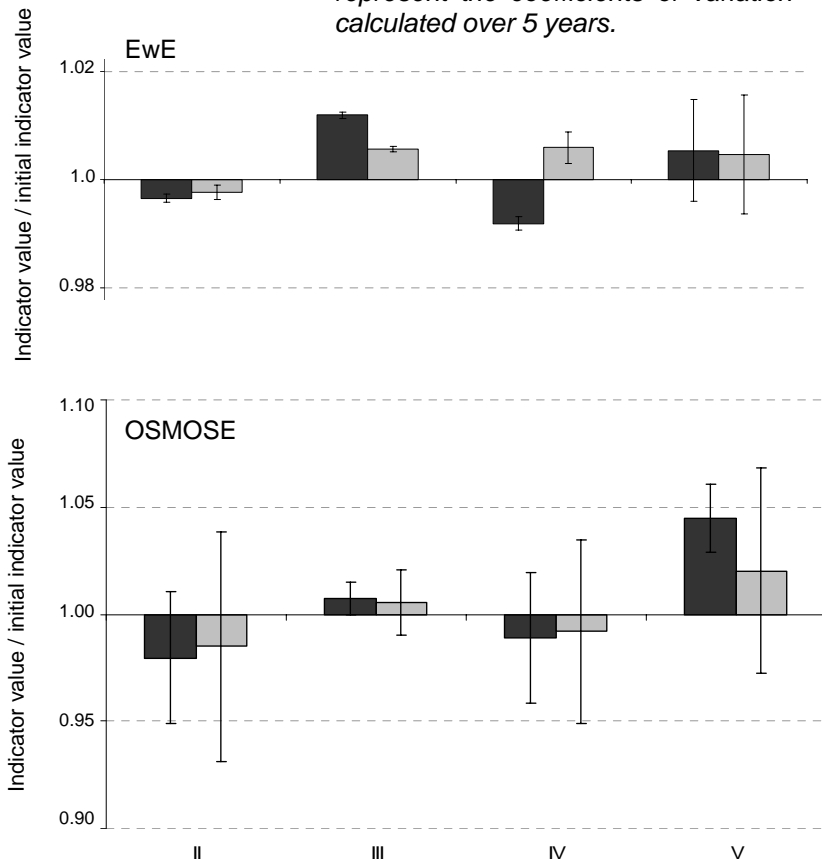


Figure 6: relative evolution of the biomass at each level of the trophic pyramid in both models during the forage fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.



during the recovery period, leading to a value similar to initial state in OSMOSE, whereas the gap from the initial state is reinforced in EwE. The pred:prey ratio increases by more than 10% in EwE and does not vary significantly in OSMOSE during the overfished period. In EwE the higher value of this indicator is due to the decrease of small pelagic fish biomass, specifically sardine. As these three species start to recover when the fishing pressure is reduced, the pred:prey ratio gets closer to its initial value during the recovery period. In OSMOSE, the non-significant change of this indicator reflects the decrease of small pelagic fish and most predatory fish compensated by the increase in mesopelagic fish and snoek..

The trophic pyramid synthesises the change observed in the food web (Figure 6). In EwE, there is an alternation of direction of change over trophic levels: TL II decreases under high fishing pressure of forage fish, TL III increases, TL IV decreases and TL V does not change significantly (the latter discrete TL is only composed of one group in EwE, the pelagic-feeding chondrichthyans). During the recovery state, the biomass at all TLs gets closer to its initial value, with even an over-compensation of the biomass of organisms at TL IV. The pattern appears to be similar in OSMOSE for the overfished state, but with variations at TL II and IV not being significant. The recovery period shows biomasses at each TL that are similar to initial values.

2. Predatory fish scenario

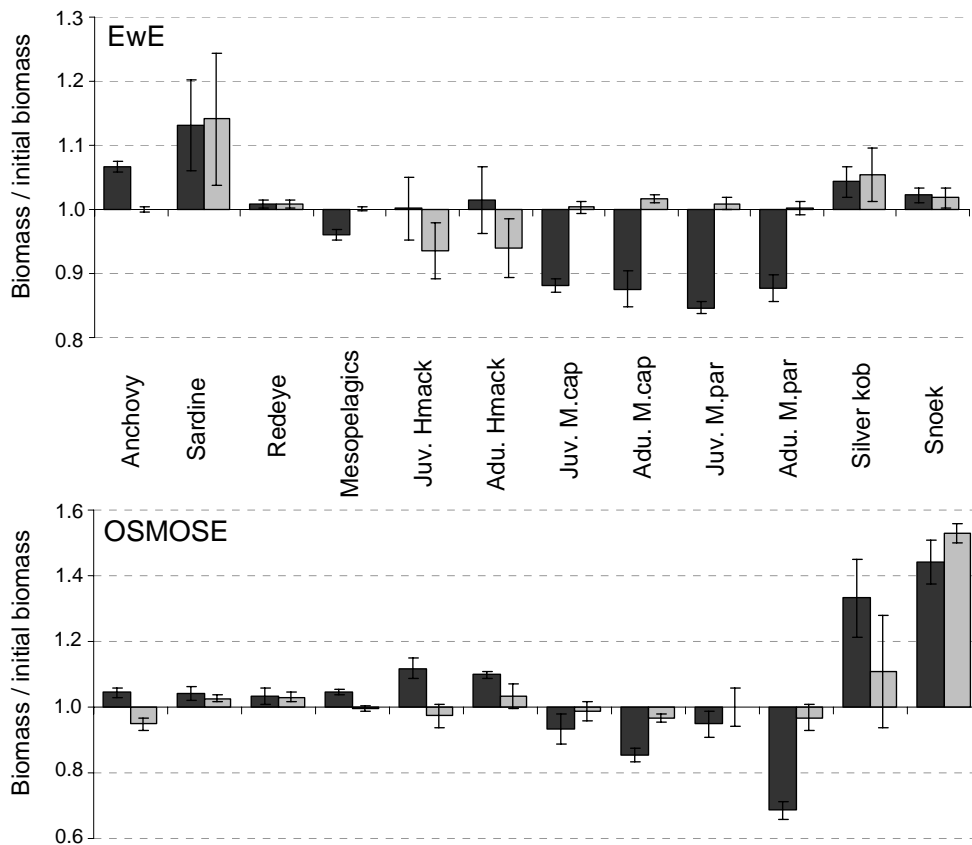


Figure 7: relative evolution of the biomass of species modelled in both models during the predatory fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.

Doubling the fishing mortality on adult hakes leads to a decrease of both adults and juveniles of the two species of hake in EwE as well as in OSMOSE (Figure 7). The biomasses of their competitors in the form of snoek and silver kob/other large pelagic fish increase in both models. The biomasses of all prey groups increase in OSMOSE when hake is overfished. The patterns are more diverse in EwE: some prey increase, the mesopelagic fish decrease and horse mackerel shows no significant variation. The release of fishing pressure during the recovery period is sufficient to allow hake biomasses to return to initial values. However, the biomasses of their competitors maintain their higher biomass levels during

the recovery period, as well as sardine and redeye, in both models. In EwE, juvenile and adult horse mackerel react only during the recovery period, with a decrease of biomass from initial values.

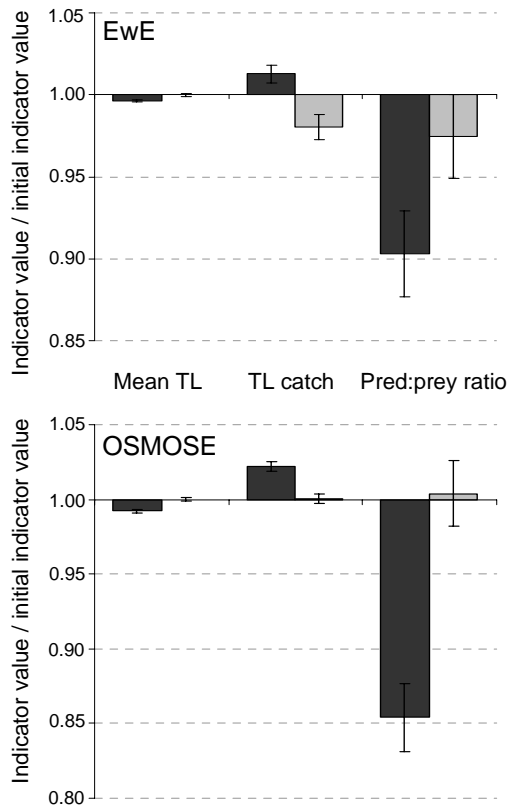


Figure 8: relative evolution of the mean trophic level in the community and in the catch and of the predator:prey ratio in both models during the predatory fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.

The mean trophic level of the community decreases slightly in both models during the overfished period (Figure 8), whereas the mean TL of catch increases in both models when the fishing pressure on hake is doubled. During the recovery state, all these indicators return to values identical to the initial state, except for the TL catch in EwE, which decreases and becomes even smaller than during the initial state. Finally, the pred:prey ratio also displays similar change in both models, with a general decrease during the overfished state due to reduced hake biomass. The recovering period allows the indicator to go back to its initial value in OSMOSE and close to it in EwE.

The trophic pyramid shows similar behaviour between the models (Figure 9), where the biomass at the high trophic levels decreases when hake is overfished. Large decrease occurs at TL IV and V, whereas TL III and TL II show smaller variations: respectively a decrease and increase in EwE and non-significant variations in OSMOSE. During the recovery period, the biomass of all TLs return to initial values in OSMOSE whereas in EwE, this is only the case for TL II and TL V. Indeed, TL III continues to decline whereas TL IV increases and even shows a small over-compensation.

IV. DISCUSSION

1. Biomass changes at multiple levels during fishing scenarios

Generally, applying a doubled fishing pressure to a target group of species gives expected results in both models and both scenarios: it reduces the biomass of the target species (direct effect) and increases the biomass of their potential competitors (indirect effect). When moving away from the targeted trophic level (towards "distant TLs"), results are less clear: in the forage fish scenario for example, we either observe no change in the biomass of predators (hake in EwE), a decrease (hake in OSMOSE or silver kob and snoek in EwE), or an increase (snoek in OSMOSE). This is also the case during the predatory fish scenario, where mesopelagic fish (prey of hake) decrease in EwE, probably due to increased competition for zooplankton prey with small pelagic fish when the latter proliferate in

response to heavier fishing on predatory hake. The difference in response of those distant TL species (prey species for the hake scenario and predator species for the forage fish scenario) can be explained by the specific diets of each predator.. Thus, as snoek and silver kob rely more on sardine and anchovy than Cape hake in EwE, their biomasses decrease when the small pelagic fish are overfished whereas hake biomass does not change. This also explains the differences observed between models, as diets are not the same between them: initially fixed in EwE and changing over time according to changes in biomasses of modelled groups, whereas emerging from local interactions in OSMOSE (see below, paragraph 3).

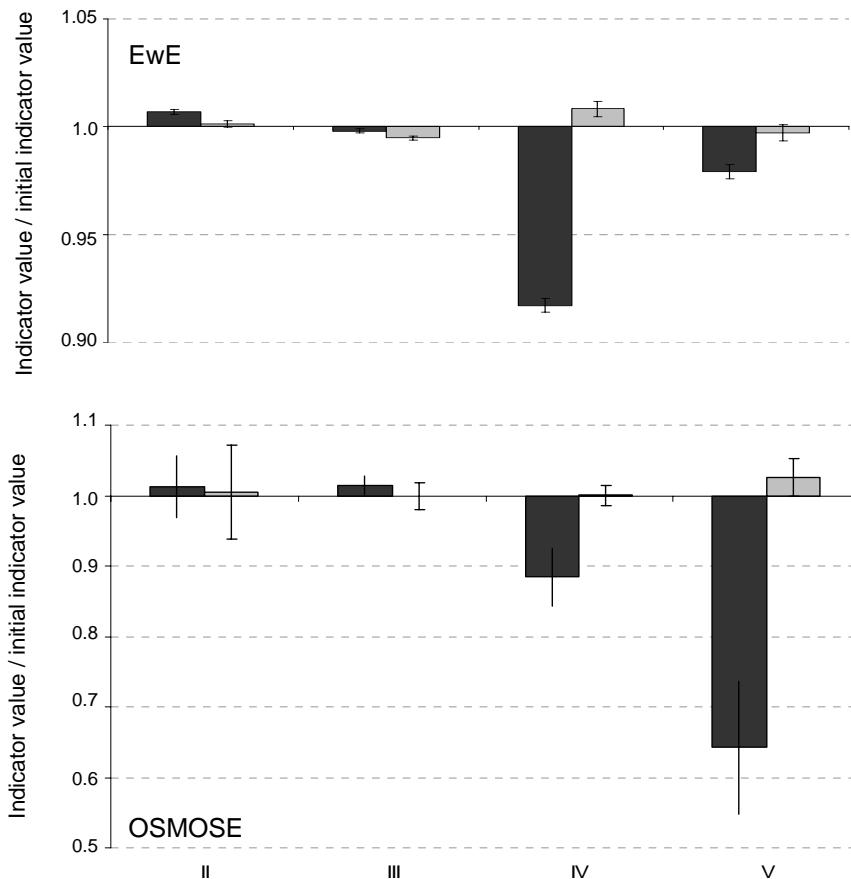


Figure 9: relative evolution of biomass at each level of the trophic pyramid in both models during the predatory fish scenario. In black: overfished state relative to the initial state. In grey: recovery state relative to initial state. Standard deviations represent the coefficients of variation calculated over 5 years.

It is worth noting that, during the hake scenario, the biomasses of snoek and silver kob tend to remain high, even when hake biomass returns to its initial value in the recovery state. This would illustrate the opportunity for some species to proliferate when their competitors are a little less efficient, and maintain a high level of biomass even when the conditions become favourable again for hake. In this application, snoek and silver kob display quite low biomasses compared to hake but nonetheless benefit from the higher mortality applied to hake. It is also interesting that once hake fishing pressure is returned to initial levels in EwE, horse mackerel, which are eaten to a small extent by large shallow-water Cape hake (*M. capensis*) as well as large pelagic fish including snoek, decline in biomass so notably during the recovery period. This may be because they are first competed with by the small pelagic fish that increased under heavy hake fishing (although this is not reflected by increased biomass during the overfished period), and then they are further knocked by increasing predation pressure inflicted by recovering hake stocks. These patterns suggest that total recovery may not occur, due to the effects of fishing on a long time scale, leading to changes propagating in the food web and even resulting in a slightly modified state of the ecosystem.

2. Changes in trophic indicators

2.1. Multispecies indicators

The perturbations applied in both scenarios are not strong enough to involve a large variation of the mean trophic level of the community. This indicator can vary for two reasons, either a change in species mean trophic level (i.e. the diet composition of a species or a change in population structure combined with different ontogenic TLs), and/or a change in the relative abundance of each species (Cury et al. 2005, Pauly et al. 1998). In our models, it is mostly the latter which is responsible for the small variations of the mean TL, reflecting the direct effects of fishing, i.e., a decrease in the biomass of small pelagic fish in the first scenario and of hake in the second scenario. However, due to the very small changes in the mean TL as a result of “dilution” through the food web of the effects of heavier fishing on just a single target group at one time, we do not recommend this indicator as sensitive enough for illustrating short-term change in the trophic functioning of the ecosystem.

The mean TL of the catch displays variation of higher amplitude than mTL_{co} in both scenarios and for both models. This result is welcome as mTL_c is much more readily available for an ecosystem than mTL_{co}, which requires scientific surveys and knowledge about non-target species. According to the well known phenomenon of “fishing down marine food webs” (Pauly et al. 1998), mTL_c is expected to decrease when the fishing pressure increases. Surprisingly, this indicator increases in our simulations, for all cases except for OSMOSE during the small pelagic fish scenario. The decrease of this indicator in the latter case is due to a larger contribution of small pelagic fish (with low TL) to the overall landings. In reality, mTL_c can be difficult to interpret in isolation. For example, in the case of the northern Benguela, mTL_c estimated from reported landings was shown to increase in the 1990s (Cury et al. 2005). This could have been wrongly interpreted as evidence *against* “fishing down the food web”, whereas on the contrary, the indicator was rather reflecting the collapse of small pelagic fish off Namibia and the fact that the catch was largely comprised of hake and horse mackerel in later years (Cury et al. 2005). By comparison, mTL_c in the southern Benguela, estimated from reported landings, showed a decline in the 1990s and into the early 2000s, reflecting the recovery of sardine in the 1990s and the high abundance of small pelagic fish in the ecosystem in the early 2000s (van der Lingen et al, 2006). In other ecosystems in which small pelagic fish also play key roles in the food web, such as in the South Catalan Sea (e.g. Coll et al. 2006, 2008), heavy fishing pressure and climatic factors have changed forage fish abundance over time and complicated the interpretation of several indicators of fishing impacts (e.g. Shannon et al. in press). The case of “fishing through the food web” has been observed in data from systems where mid-trophic levels fisheries develop in addition to top-predator fisheries (Essington et al. 2006), leading to a multi-TLs fisheries situation as is currently the case in the southern Benguela ecosystem. The unexpected increase of mTL_c for both models in the predatory fish scenario is explained by the higher landings of hake (with a high TL), resulting from the direct effect of the doubled fishing pressure even if their biomass decreases. The perturbation applied in this study is probably not long enough for simulating a decrease of the contribution of these species to the overall landings. This situation corresponds typically to the overfishing case (beyond the maximum sustainable yield or MSY) where landings remain high due to the high fishing effort whereas stock biomass decreases.

Finally, the increase in mTL_c in EwE during the forage fish scenario is due to the large increase of sardine TL in EwE (from 2.68 in the baseline model, to 2.92 when overfished), which feeds more on macro and mesozooplankton and less on microzooplankton and phytoplankton when it is overfished. This illustrates one of the biases evoked when studying mean TL of the catch (Arancibia and Neira 2005, Pinnegar et al. 2002), namely the difficulty in estimating the mean TL of a species, as it varies ontogenically and temporally (for example with the availability of prey). The increase in mTL_c in the small pelagic fish scenario is also due to the higher contribution of horse mackerel to the landings (as this stock benefit from the increased fishing pressure on small pelagic fish). Due to its relatively high TL, this species has already been described as masking the decrease of mTL_c of other species when combined with an increase in horse mackerel landings (Arancibia and Neira 2005).

2.2 The trophic pyramid, indicator of the entire food web

The trophic pyramid does not respond in a straight-forward way. For example, when overfishing the small pelagic fish, the wasp-waist theory (Cury et al. 2003) would imply that the decrease observed at their level would propagate up and down the food web and specifically that predators would overall decrease in abundance. This is not exactly what we observe in the simulations if we simplify the food web as a linear chain/pyramid. Here, for EwE where the changes are significant, we observe a more

complex pattern with alternation of increase and decrease of biomass at each level. This is firstly due to the fact that small pelagic fish are distributed over two discrete TLs (sardine at TL II and redeye and anchovy at TL III). Moreover, as shown by the variations of species biomass, when small pelagic decrease their competitors benefit, which can even lead to an over-compensation of biomass change at TL III. Finally, at the top predator level, the change in biomass is affected through bottom-up effects by the decrease of small pelagic fish (affecting TL IV). Concerning the hake scenario, the pattern is clearer, with the biomass of the high trophic levels (IV and V) decreasing under fishing pressure. The increase in biomass of hake competitors is not strong enough to compensate for the loss of hake through heavier fishing. The main difference between models resides in the main discrete TL affected: in EwE, juvenile and adult hakes only contribute to TL IV due to the average TL used in EwE, making this discrete TL the most affected by the hake scenario. In OSMOSE, as schools have their own TL, hake biomass is distributed over several discrete TLs. The strong decrease of TL V shows that the large hakes with high TL are overfished (corresponding to large adults) whereas TL IV is comprised of both juveniles and adults. Through release of predation (top-down effect), the decrease of hake biomass leads to an increase of the small pelagic fish comprising TL III, compensated for by the decrease in mesopelagic fish in EwE (due to competition for zooplankton with small pelagic fish)), thus not detectable in the trophic pyramid for that model.

Regarding the trophic pyramid as a simple food chain reflecting the functioning of the ecosystem can be misleading when viewed in the light of the trophic control theory (Cury et al. 2003). Indeed, this theory does not incorporate competitors at each level, which have been shown here to react significantly to perturbations. The simulations illustrate more a system comprised of two food chains; one food chain fuelled by small pelagic fish, a second food chain fuelled by their competitors such as mesopelagic fish. Within both food chains, the general theory of trophic controls applies (i.e., the decrease of small pelagic fish leads to a decrease of specialized predators such as snoek and silver kob), but as we look at the entire food web, the integration of the two potential food chains do not provide a clear pattern of the ecosystem functioning as the chains tend to show opposite dynamics.

3. Comparing model behaviours

When comparing EwE and OSMOSE under two fishing scenarios, it appears that overall, they simulate a similar trophic functioning of the southern Benguela ecosystem. However, some differences are apparent, both in the direction of change in some indicators or species biomasses and in their general variability in the two scenarios tested.. These differences result from the different model assumptions underlying OSMOSE and EwE, and thus they can help us to provide a range of possible outcomes of a particular scenario and better understand which mechanisms are of potential importance in the response of the overall ecosystem to fishing perturbation. The results presented in this study illustrate four main differences between OSMOSE and EwE: i) consideration of the spatial dimension versus non-spatial, ii) size-based opportunistic predation versus a priori species-based diets, iii) the explicit representation of life cycle or not, and iv) the formulation of these models.

In this application, EwE is not spatialized and thus does not allow the simulation of match or mismatch situations between a predator and its prey. Conversely, OSMOSE involves 2-dimensional distribution maps of species, possibly varying according to age of organisms and season. A notable difference between models is the increase of snoek biomass in OSMOSE compared to the decline in EwE during the forage fish scenario. The particular response of this species can be explained by the spatial dimension of OSMOSE. Indeed, the distribution map of adult snoek matches well the distribution of mesopelagic fish during the second semester of the year, and the distribution of juvenile horse mackerel during the first semester (Travers and Shin, submitted). As these biomasses increase when the small pelagic fish become less competitive, in OSMOSE snoek benefit from this high prey availability throughout the year, whereas the other predators with a different spatial distribution have to deal with lower prey biomass.

The predation process – the basis of trophic functioning - is represented in different ways in the models: whereas it is based on spatio-temporal co-occurrence as well as size suitability between a predator and its prey in OSMOSE, it relies mainly on predetermined dietary linkages in EwE, with variability in strength due to relative abundance of species in the Ecosim routine. Correlated to the difference of linkage between species (Figure 3), this feature has numerous repercussions on the results provided by both models. Indeed, the responses of species at a distant TL from the target group tend to be similar in OSMOSE (decrease of predators during the forage fish scenario and increase of

prey during the hake scenario) whereas they are more diverse in EwE. At those distant levels, the high opportunism of OSMOSE implies a high homogeneity of response, whereas changes observed in EwE vary according to the different diets of the predators. The difference observed between predators in OSMOSE will thus mainly depend on spatio-temporal co-occurrence between prey and predators.

Another set of differences observed between the two models arises from OSMOSE, in which the whole life cycle of fish is modelled, from egg to larvae, juveniles and adults, whereas EwE considers species as a uniform group (e.g., sardine) or at most two groups (e.g., juveniles and adults of hake). This explains the notably different dynamics of mTLc observed between the two models when forage fish are overfished. This indicator increases in EwE because of the general increase of sardine mean TL. In OSMOSE, only the TL of recruited fish is considered in TL catch computation, i.e. mostly adults and some old juveniles. These stages are mainly filter-feeders, eating predominantly microzooplankton and to a lesser degree, phytoplankton (van der Lingen, 2004), and thus their TL will depend to a large extent on availability of planktonic prey in the model. The trophic level of non-recruited stages of sardine may change according to food composition, but this will not be captured by the TL in the catches. By modelling species with different numbers of stages, EwE and OSMOSE output will not capture the same signal.

Looking at the temporal variability of the indicators (illustrated by the standard deviation calculated over 5 years), it appears that the variability is lower in EwE than in OSMOSE, notably during the forage fish scenario. This result is probably due to the formulation of OSMOSE. Individual-based models are known to display a certain stochasticity (Grimm and Railsback 2005), which coupled to the variability of individuals (fish schools) can lead to a high variability of the system over time. Such models are suitable for exploring the variability of responses that will undergo a population affected by a stress, but in compensation the results provided will display high variability, sometimes making the results non-significant. Longer periods of simulation should be run in OSMOSE in order to obtain results with a higher significance.

In addition, we note that the trophic indicators show a stronger resilience in OSMOSE than in EwE, i.e. that recovery is more complete in OSMOSE. The opportunistic predation of OSMOSE leads to numerous trophic links between species (Figure 3), the intensity of which varies over space and time and evolves according to perturbations. Because of the variability and weakness of these numerous links, the system modelled by OSMOSE is more variable and resilient to perturbations (McCann et al. 1998), whereas EwE integrates the perturbations with less variability. Moreover, the resilience of the latter EwE model is correlated to the capability of the system to recycle (Vasconcellos et al. 1997) which probably requires more time than the 10 years of recovery simulated here.

V. CONCLUSION

Our model results suggest that some trophic indicators that are usually considered to be sensitive to fishing do not always respond as expected, and thus the evolution of species biomass is required to better understand the projected ecosystem trajectories. However, the indicators can inform us about the trophic functioning of the ecosystem that emerges from the relationships between the different ecosystem components modelled. It is important to be careful when interpreting aggregated indicators, such as the trophic pyramid, when drawing conclusions on trophic functioning, as the indicators' dynamics can result from the combination of opposite trends in several food chains.

EwE and OSMOSE are based on different hypotheses and present different model structures. However, the simulations produce some similar results that strengthen our confidence in ecosystem model results and their usefulness for understanding and providing guidance on predicting the responses of the southern Benguela ecosystem under such fishing configurations. The differences observed between these models inform us about the capabilities of each model to assess indirect ecosystem effects of fishing. The comparison of these models was possible here because the scenarios tested concern highly documented species, detailed in each model. It must be mentioned that exploring the effects of fishing on lesser-known species will not give consistent results between models, as OSMOSE simulates a set of selected species whereas EwE aims to represent the whole food web through large boxes of "other species". Due to the way the two models are formulated and the resulting variability of the results, EwE appears to be more useful when exploring the effects of fishing on a short time scale, as it will give results with a higher significance. Due to how it is built, EwE should be used to test fishing scenarios that are not too far from the initial ecosystem state assumed in building the Ecopath model. On the other hand, OSMOSE is more suitable for exploring fishing scenarios far from

the reference state, as the diets will more readily adapt themselves in variable conditions. Finally, the confidence we have in the results obtained depends on the level of opportunism versus specialism of the system, as opportunism is better modelled by OSMOSE and specialism by EwE. Nevertheless, using both models for investigating the response of an ecosystem to different perturbations is advocated, as they will provide an envelope of possible changes from the reference state.

Acknowledgements

This is a contribution to EUR-OCEANS Network of Excellence funded by the European Commission (contract FP6-511106), to the French ANR "Chaloupe" project, the European Meece Project (contract of the European Commission No FP7-212085) and the European-funded international collaborative INCOFISH project. Morgane Travers was supported by a EUR-OCEANS scholarship. We thank two anonymous reviewers for their accurate comments that helped improve this manuscript.

References

- Arancibia, H. and Neira, S. 2005. Long-term changes in the mean trophic level of Central Chile fishery landings. *Scientia Marina* 69, 295-300.
- Christensen, V. and Pauly, D., 1992. Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61, 169-185.
- Christensen, V. and Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172, 109-139.
- Christensen, V., Walters, C.J. and Pauly, D., 2005. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 154 p.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., and Sardà, F. 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems*, 59: 63-96.
- Coll, M., Bahamon, N., Sardà, B., Palomera, I., Tudela, S. and Suuronen, P., 2008. Improved trawl selectivity: effects on the ecosystem in the South Catalan Sea (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 355, 131-147.
- Cury, P., Shannon, L. and Shin, Y.-J., 2003. The Functioning of Marine Ecosystems: a Fisheries Perspective. In M.Sinclair and G.Valdimarson (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, pp.103-123.
- Cury, P., Shannon, L., Roux, J., Daskalov, G., Jarre, A., Moloney, C. and Pauly, D., 2005. Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 62, 430-442.
- Cury, P.M., Shin, Y., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M. and Grimm, V., 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 338-346.
- Duboz, R., Shin, Y.-J., Travers, M. and Versmisse, D., (submitted). Application of an evolutionary algorithm to the calibration of an individual-based model. Submitted to *Ecological Modelling*.
- Essington, T., Beaudreau, A.H. and Wiedenmann, J. 2006. Fishing through marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 3171-3175.
- Goñi, R., 1998. Ecosystem effects of marine fisheries: An overview. *Ocean & Coastal Management* 40, 37-64.
- Grimm, V. and Railsback, S.F. 2005. *Individual-based modelling and ecology*. Princeton University Press.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Demarcq, H. and Fréon, P., 2005. Modelling the primary and secondary productions of the SOUTHERN Benguela upwelling system: a comparative study through two biogeochemical models. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB4021.
- McCann, K., Hastings A.L., Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794-798.
- Odum, W. E., and Heald, E. J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In L. E. Cronin (ed), *Estuarine research*. Academic Press, New York, pp. 265-286.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. and Torres Jr., F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860-863.
- Penven, P., Roy, C., Brundrit, G., Colin de Verdière, A., Fréon, P., Johnson, A., Lutjeharms, J. and Shillington, F., 2001. A regional hydrodynamic model of upwelling in the Southern Benguela. *South African Journal of Science* 97, 472-475.
- Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'Brien, C.M. and Polunin, N.V.C. 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology* 39, 377-390.
- Shannon, L.J., Moloney, C.L., Jarre, A. and Field, J.G., 2003. Trophic flows in the southern Benguela

during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems* 39(1-2), 83-116.

Shannon, L.J., Cury, P. and Jarre, A., 2000. Modelling effects of fishing in the southern Benguela ecosystem. *ICES Journal of Marine Science, Symposium Edition* 57(3),720-722.

Shannon, L.J., Christensen, V. and Walters, C.J., 2004. Modelling stock dynamics in the southern Benguela ecosystem for the period 1978-2002. *African Journal of Marine Science* 26, 179-196.

Shannon, L.J., Neira, S. and Taylor, M., 2008. Comparing internal and external drivers in the southern Benguela and the southern and northern Humboldt upwelling ecosystems. *African Journal of Marine Science* 30(1), 63-84.

Shannon, L.J., Coll, M. And Neira, S. in press. Exploring the dynamics of ecological indicators using food web models fitted to time series of abundance and catch data. *Ecological Modelling*.

Shin, Y. and Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources* 14, 65-80.

Shin, Y. and Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 414-431.

Shin, Y., Shannon, L.J. and Cury, P.M., 2004. Simulations of fishing effects on the southern Benguela fish community using the individual-based model Osmose. Lessons from a comparison with Ecosim simulations. In Shannon, L.J., Cochrane, K.L. and S.C. Pillar (Eds), *Ecosystem Approaches to Fisheries in the Southern Benguela*. *African Journal of Marine Science* 26, 95-114.

Travers, M. and Shin, Y.-J., (submitted). An end-to-end model coupling OSMOSE and ROMS-N₂P₂Z₂D₂: tracking emergent trophic interactions in a changing environment. Submitted to *Ecological Modelling*.

Travers, M. and Shin, Y.-J., (accepted) Spatio-temporal variability in fish-induced predation mortality on plankton. A simulation approach using a coupled trophic model of the Benguela ecosystem. *Progress in Oceanography*

van der Lingen, C. D. 1994. Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard *Sardinops sagax*. *Marine Ecology Progress Series* 109: 1–13.

van der Lingen CD, Shannon LJ, Cury P, Kreiner A, Moloney CL, Roux J-P, Vaz-Velho F (2006) Resource and ecosystem variability, including regime shifts, in the Benguela Current system. In: Shannon LV, Hempel G, Malanotte-Rizzoli P, Moloney CL, Woods J (eds) *Benguela: Predicting a Large Marine Ecosystem*. *Large Marine Ecosystems* 14, Elsevier, Amsterdam, pp 147–185.

Vasconcellos, M., Mackinson, S., Sloman, K. And Pauly, D. 1997. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. *Ecological Modelling* 100, 125-134.

Vermisse, D., 2008. Gestion de la complexité formelle et opérationnelle des systèmes complexes: Application aux anthroposystèmes marins. Ph.D. Thesis, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais, France, 207 pp.

Walters, C., Christensen, V. and Pauly, D., 1997 Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7, 139-172.

Watermeyer, K., Shannon, L.J. and Griffiths, C.L., 2008. Changes in the trophic structure of the southern Benguela before and after the onset of industrial fishing. *African Journal of Marine Science* 30(2), 351-382.