

N° d'ordre : 2007 - 23

N° de série : H 72



THÈSE

présentée devant

Agrocampus Rennes

pour obtenir le titre de Docteur de l'Agrocampus Rennes
mention : Halieutique

par Laure PECQUERIE

Modélisation bioénergétique de la croissance, du développement et de la reproduction d'un petit pélagique : l'anchois du golfe de Gascogne

Soutenue le 17 décembre 2007 devant le jury composé de :

| | | |
|--------------------------|--------------------------|--|
| Didier Gascuel | Président | Agrocampus Rennes |
| Jean-Christophe Poggiale | Rapporteur | Université de la Méditerranée, Marseille |
| Henk van der Veer | Rapporteur | NIOZ, Den Burg |
| Cédric Bacher | Directeur de thèse | Ifremer, Brest |
| Pierre Petitgas | Responsable scientifique | Ifremer, Nantes |
| Bas Kooijman | Responsable scientifique | Vrije Universiteit, Amsterdam |
| Muriel Mambrini | Examineur | INRA, Jouy-en-Josas |

Institut **F**rançais pour la **R**echerche et l'**E**xploitation de la **MER** (Ifremer)
Département **E**cologie et **M**odèles pour l'**H**alieutique (EMH)

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier Jean-Christophe Poggiale, Henk van der Veer et Muriel Mambrini qui ont accepté d'évaluer mon travail pour mon doctorat en France ainsi que Marianne Alunno-Bruscia, Tiago Domingos, Alain Franc, Olivier Maury et Jaap van der Meer qui ont également accepté d'évaluer mon travail pour mon équivalence de doctorat aux Pays-Bas ; j'en suis très honorée.

Je tiens tout particulièrement à remercier Pierre Petitgas qui m'a donné la chance de réaliser ce travail de thèse. J'ai beaucoup appris de nos discussions et réellement apprécié la liberté qui m'était donnée pour travailler.

Je tiens ensuite à remercier chaleureusement Bas Kooijman qui m'a guidée depuis mon initiation à la théorie DEB et à la modélisation déterministe en général jusque dans mon projet professionnel. Grâce à lui, j'ai été en contact avec Roger Nisbet, avec qui je vais poursuivre mes recherches à l'Université de Santa Barbara en Californie. Je souhaite lui témoigner toute ma reconnaissance pour son aide et sa grande disponibilité ainsi que pour sa passion du monde vivant qu'il sait communiquer.

Je souhaite remercier Cédric Bacher et Didier Gascuel qui ont co-dirigé ce travail de thèse et qui m'ont aidé à prendre du recul lors de nos différentes discussions. Didier Gascuel m'a conseillé ce travail de thèse, et je l'en remercie. Merci également à Alain Ménesguen qui a encadré mon apprentissage de la modélisation en général et biogéochimie en particulier au début de ma thèse.

Je tiens à remercier Hervé Le Bris, Jacques Mallard et Marie-France Gaillard de l'École Doctorale Vie-Agro-Santé pour leur aide.

Je remercie tout particulièrement les comités locaux de la Turballe et de St-Gilles-Croix-de-Vie qui ont permis le financement de cette thèse, en association avec l'Ifremer.

Il y a des personnes sans qui ce travail n'aurait pu aboutir et je tiens à les remercier : Patrick Grellier pour sa patience à lire des otolithes d'anchois et sa gentillesse, Martin Huret pour sa grande disponibilité pendant les premiers mois de ma thèse pour m'initier au modèle d'environnement du golfe de Gascogne, et Marianne Alunno-Bruscia que je remercie pour son investissement dans la formation du GDR AquaDEB, pour sa relecture et son soutien permanent. J'ai trouvé énormément de motivation et d'inspiration dans mes échanges avec Véronique Loizeau et Stéphane Pouvreau et je les en remercie. Un grand merci également à Benjamin Planque pour sa disponibilité et ses idées et à Jérémy Lobry pour son écoute tout au long du chemin.

J'ai été accueilli au sein du Département EMH de l'Ifremer de Nantes dirigé par Jacques Bertrand et plus récemment par André Forest et je tiens à remercier l'ensemble de ses membres pour le cadre de travail qu'ils m'ont offert et les conseils qu'ils m'ont apporté : Stéphanie Mahévas, Verena Trenkel, Marie-Joëlle Rochet, Benoit Beliaeff, Benoit Mesnil, Yves Désaunay, Anne Comte, Isabelle Geffroy, Christine Maisonneuve, sans oublier le sieur Berthelé. Un grand merci à Jean-

Charles Poulard pour m'avoir accueilli dans son bureau et Annick Radenac et Marielle Bouilde de la Bibliothèque pour leur aide précieuse.

J'ai eu la chance au cours de ma thèse d'embarquer à bord de la Thalassa (si si malgré mon mal de mer!), ce qui m'a permis de réaliser pleinement la complexité de l'écosystème sur lequel je travaillais et la difficulté d'obtenir les données. Ces embarquements m'ont également permis de rencontrer des gens, du département EMH et d'ailleurs, qui allient compétence et gentillesse et j'en garde un très bon souvenir. Alors un grand merci aux équipages de la Thalassa et par étage, merci à Erwan Duhamel, Géraldine Criquet et Cathy Dejoux (un grand merci pour ton aide pendant les moments un peu durs!) de la salle de tri, Daniel Halgand et Paul Bourriau de la B34 et Elise Marquis, dont la motivation et la gaieté m'ont beaucoup apportées, en hydro, Michel Delbarre et Robert Stephan à la passerelle, Pierre Beillois, Yves Vérin et les Sétois en acoustique et les observateurs tout là-haut, Gérard, Jérôme et les autres, tout ce monde réuni grâce en particulier au travail du chef de mission, Jacques Massé. Merci beaucoup!

Merci également à Stéphane Rio qui m'a permis d'embarquer à bord du Pen Kiriak III.

J'ai également été amenée à travailler à l'Ifremer de Brest lors de ma première année de thèse et je tiens à remercier les membres du département DYNECO et en particulier Philippe Cugier, Franck Dumas, Pascal Lazure, Anne-Marie Jégou, Jean-François Guillaud, Francis Gohin et Anne-Laure Le Velly. Merci également à Anne-Marie Le Guellec, Hélène de Pontual, Hervé Le Delliou et Cécile Le Menec pour leur accueil, leur aide et les bons moments.

Les séjours que j'ai réalisés au département de Biologie Théorique de la Vrije Universiteit d'Amsterdam m'ont toujours beaucoup aidé à avancer dans mon travail et j'en remercie ses membres pour leur accueil : Jan Baas, Bob Kooi, Tjalling Jager, Jorn Bruggeman, George van Voorn, Anne Willem Omta, Daniel Bontje et Karin Uyldert. Bedankt voor jullie goede zorgen, voor onze gesprekken bij een kop koffie en voor de thee in de morgen!

J'ai beaucoup appris et eu beaucoup de plaisir à échanger lors des réunions de la DEB team, regroupée depuis au sein du GDR AquaDEB : Stéphane Pouvreau, Fred Jean, Xavier Bodiguel, Jonathan Flye Sainte Marie, Yves Bourles pour nos discussions du début et Aline Gangnery, Ronan Fablet, Bruno Ernande, Olivier Maury et les autres membres d'AquaDEB. Merci à vous!

Je remercie également les membres du Pôle Halieutique de l'Agrocampus Rennes et en particulier Marie Lesueur, Catherine Le Penven, Cathy Courtin, Etienne Rivot, Richard Sabatié et Olivier Le Pape pour leur accueil, leur soutien et leur bonne humeur.

Je dois beaucoup aux personnes qui m'ont accueillie en leur demeure (à de nombreuses reprises!) au cours de ces années. Camille Manfredi de Dallas (la plus calée en halieutique des chercheurs en littérature écossaise!), ma famille de Vertou, et Truus Meijer et Bas Kooijman de Voorschoten ont accepté que je partage leur quotidien pendant de nombreuses semaines et je ne sais comment les remercier. Un grand merci aussi à Véronique Loizeau, Fabrice, Paco et Victor de Brest même, Nag Blin, François Coutard, Mathis et Swann rendus à Dijon, Bertrand Bouyer de Rennes, Sigrid Lehuta, Jeremy Lobry, Céline et Arthur de Nantes, et Anke et Jan Baas de Rotterdam. J'ai passé de très bons moments, merci vraiment pour votre accueil et votre soutien.

Ces années de thèse n'auraient pas été aussi agréables sans tous ces moments passés avec ceux qui ont vécu cette même aventure qu'est le doctorat avec moi : Nathalie Bodin, François Coutard, Martin Huret, Manu Chassot, Hilaire Drouineau, Youen Vermard, Yves Reece, Sigrid Lehuta, Xavier Bodiguel, Jonathan Flye Sainte Marie, Hector Villalobos, Gwenaël Allain, Matthieu Woillez, Claire Macher, Caroline Tessier, Luc Fargier, Hélène Hegaret et Rudy Mauge. Merci pour votre aide, pour votre réconfort et pour tous les bons moments, il y en a eu beaucoup ! Une dédicace spéciale au gang du lundi !

Un grand merci également aux stagiaires EMH et à la Dragon Boat team de l'Ifremer !

Et puis il y a tous ceux qui rendent la vie jolie alors de tout mon cœur, merci : Sido, Camille, Clairette, Guillaume et toute personne se réclamant des Mauges, Nat, Nag et Paco, Manu et Julie, Solenn et Carlos, Marie, Popo, Séverine et Poussinet, Pépette et le Jules, et Laetitia et Thérèse.

Je tiens à remercier les membres de ma famille pour leur amour et leurs encouragements tout au long de ces années de thèse. Je dois énormément à ma mère et mon beau-père qui m'ont permis en particulier de rédiger le plus sereinement possible (!) au gré des vols de cygnes et de bernaches, dans le bas de Cadouarn. Votre relecture de ce travail (sur des lambdas, qui l'eut crû !) a été une aide précieuse.

Enfin, merci infiniment à Sylvain qui m'a accompagnée et soutenue pendant toutes ces années et qui m'a apporté une aide vraiment précieuse dans les derniers moments de la rédaction. A ton tour ! J'espère être à la hauteur du soutien que tu m'as apporté. Et à nous bientôt le DEB-eel sous le soleil de Santa Barbara !

AVANT-PROPOS

Ce travail de thèse a été financé par l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) et les Comités Locaux des Pêches Maritimes et Élevages Marins (CLPMEM) de Saint-Gilles-Croix-De-Vie et de La Turballe.

Le travail a été effectué sous l'encadrement scientifique de Pierre Petitgas (Ifremer, Nantes). Cédric Bacher (Ifremer, Brest) et Didier Gascuel (Agrocampus Rennes) ont co-dirigé cette thèse, avec la participation d'Alain Ménésguen (Ifremer, Brest) et de Bas Kooijman (Vrije Universiteit, Amsterdam).

La thèse s'est déroulée au sein du Département Écologie et Modèles pour l'Halieutique (EMH) de l'Ifremer de Nantes. Plusieurs séjours au sein du Département DYNamiques de l'Environnement COTier (DYNECO) de l'Ifremer de Brest et du Département de Biologie Théorique de la Vrije Universiteit d'Amsterdam ont été réalisés.

Ce travail fait également l'objet d'un Double Doctorate Degree de la Vrije Universiteit d'Amsterdam, sous la direction de Bas Kooijman et de Cédric Bacher. La soutenance aux Pays-Bas a eu lieu le 23 janvier 2008 devant le jury composé de :

| | |
|-------------------------|-------------------|
| Marianne Alunno-Bruscia | Ifremer, Argenton |
| Tiago Domingos | IST, Lisboa |
| Alain Franc | INRA, Cestas |
| Olivier Maury | IRD, Sète |
| Jaap van der Meer | NIOZ, Den Burg |

Table des matières

| | |
|---|-----------|
| Remerciements | 3 |
| Table des matières | i |
| Introduction Générale | 1 |
| 1 Des observations à la construction d'un outil | 9 |
| Detailed abstract | 10 |
| 1.1 Le modèle biologique : l'anchois du golfe de Gascogne | 13 |
| 1.1.1 Principales caractéristiques | 13 |
| 1.1.2 Croissance d'un individu | 17 |
| 1.2 Choix d'une approche de modélisation | 23 |
| 1.2.1 Modèles couplés environnement - poisson existants | 23 |
| 1.2.2 Modèle d'environnement du golfe de Gascogne | 24 |
| 1.2.3 Choix du forçage | 27 |
| 1.2.4 Choix du modèle bioénergétique | 28 |
| 1.3 Construction de l'outil | 31 |
| 1.3.1 Description de la théorie DEB | 32 |
| 1.3.2 Construction des variables forçantes du modèle bioénergétique | 35 |
| 1.3.3 Synthèse de l'approche choisie | 37 |
| Bibliographie | 37 |
| 2 Environmental effect on anchovy von Bertalanffy parameters | 43 |
| Résumé détaillé | 44 |
| Abstract | 47 |
| 2.1 Introduction | 48 |
| 2.2 Material and method | 49 |
| 2.2.1 Link between DEB theory and von Bertalanffy parameters | 49 |
| 2.2.2 Bay of Biscay anchovy data | 51 |
| 2.2.3 Von Bertalanffy parameter estimation | 52 |

| | | |
|----------|--|-----------|
| 2.2.4 | Juvenile growth in the Bay of Biscay | 56 |
| 2.2.5 | Comparison with the Southern Benguela region | 57 |
| 2.3 | Results | 57 |
| 2.3.1 | Anchovy von Bertalanffy parameters at 13°C | 57 |
| 2.3.2 | Juvenile growth in 1999 and 2003 | 58 |
| 2.3.3 | Growth comparison with the Southern Benguela anchovy | 58 |
| 2.4 | Discussion | 59 |
| 2.4.1 | Anchovy growth in the Bay of Biscay | 59 |
| 2.4.2 | Anchovy growth in the Southern Benguela | 61 |
| 2.4.3 | Estimation of physiological von Bertalanffy parameters | 62 |
| 2.4.4 | Environmental effect on von Bertalanffy parameters | 63 |
| | Bibliography | 65 |
| 3 | Bioenergetic modelling of anchovy reproductive pattern | 69 |
| | Résumé détaillé | 70 |
| | Abstract | 73 |
| 3.1 | Introduction | 73 |
| 3.2 | Material and method | 75 |
| 3.2.1 | Model description | 75 |
| 3.2.2 | Application to the Bay of Biscay anchovy | 77 |
| 3.2.3 | Simulation design | 81 |
| 3.3 | Results | 82 |
| 3.3.1 | Growth pattern | 82 |
| 3.3.2 | Starvation | 85 |
| 3.3.3 | Contributions to weight | 85 |
| 3.3.4 | Reproduction pattern | 86 |
| 3.3.5 | Seasonal evolution of some reproductive traits | 87 |
| 3.4 | Discussion | 87 |
| 3.4.1 | Comparison with field data | 87 |
| 3.4.2 | Environmental forcing | 91 |
| | Bibliography | 92 |
| | Appendix 3.1: Equations of the standard DEB model | 94 |
| | Appendix 3.2: Equations of the reproduction module | 96 |
| 4 | Interpreting the otolith in the context of DEB theory | 99 |
| | Résumé détaillé | 100 |
| | Abstract | 103 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 4.1 | Introduction | 103 |
| 4.2 | Material and method | 104 |
| 4.2.1 | Model description | 104 |
| 4.2.2 | Application to the Bay of Biscay anchovy | 107 |
| 4.2.3 | Simulation design | 108 |
| 4.3 | Results | 111 |
| 4.3.1 | Model properties | 111 |
| 4.3.2 | Anchovy otolith pattern | 111 |
| 4.3.3 | Food history reconstruction | 117 |
| 4.4 | Discussion | 117 |
| 4.4.1 | Otolith growth pattern of Bay of Biscay anchovy | 117 |
| 4.4.2 | Link otolith formation - fish metabolism | 120 |
| 4.4.3 | Food history reconstruction | 121 |
| | Bibliography | 123 |
| | Appendix 4.1: Equations of the DEB model | 125 |
| | Appendix 4.2: Equations of the otolith model | 127 |
| 5 | Stage transitions in anchovy early life history | 131 |
| | Résumé détaillé | 132 |
| | Abstract | 135 |
| 5.1 | Introduction | 135 |
| 5.2 | Material and method | 138 |
| 5.2.1 | Model description | 138 |
| 5.2.2 | Application to the Bay of Biscay anchovy | 140 |
| 5.2.3 | Simulation design | 142 |
| 5.3 | Results | 144 |
| 5.3.1 | Model properties | 144 |
| 5.3.2 | Data analysis | 147 |
| 5.3.3 | Environmental scenarios | 147 |
| 5.4 | Discussion | 149 |
| 5.4.1 | Environmental conditions for anchovy larvae in the Bay of Biscay . | 150 |
| 5.4.2 | Anchovy larval and otolith growth | 153 |
| 5.4.3 | Age and length at stage transition | 155 |
| | Bibliography | 156 |
| | Appendix 5.1: Model equations | 160 |
| | Appendix 5.2: Data description | 163 |
| | Appendix 5.3: Determination of age at metamorphosis from otolith growth rates | 165 |

| | |
|--|------------|
| 6 De l'individu à la population : étude de scénarios environnementaux | 167 |
| Detailed abstract | 168 |
| 6.1 Introduction | 171 |
| 6.2 Début de la saison de reproduction | 171 |
| 6.2.1 Répartition des individus en fonction de leur taille | 172 |
| 6.2.2 Date à la puberté des individus les plus petits (Exp.1) | 175 |
| 6.2.3 Éléments pour une nouvelle modélisation de la ponte par lots | 178 |
| 6.3 Influence des conditions environnementales sur le pic de ponte | 179 |
| 6.3.1 Variabilité inter-annuelle des conditions environnementales (Exp. 2) | 180 |
| 6.3.2 Variabilité spatiale des conditions environnementales (Exp. 3) | 183 |
| 6.4 Déplacement des individus vers le nord de la zone | 186 |
| 6.4.1 Limitation physiologique dans le Sud ? (Exp. 4) | 186 |
| 6.4.2 Conditions plus favorables au Nord ? (Exp. 5) | 189 |
| 6.5 Sources de variabilité pendant la phase larvaire | 192 |
| 6.5.1 Étalement des pontes (Exp. 6) | 192 |
| 6.5.2 Effet maternel (Exp. 7) | 194 |
| 6.5.3 Variabilité génétique (Exp. 8) | 197 |
| 6.6 Conclusion | 198 |
| Bibliographie | 200 |
| Annexe 6.1 : Description des expériences | 202 |
| | |
| Conclusion Générale | 205 |
| | |
| Appendices | 217 |
| Appendix A : Symbols | 218 |
| Appendix B : Parameter estimation using the DEBtool package | 222 |
| Appendix C : Body size scaling relationships | 227 |
| Appendix D : Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to charac- | |
| terise anchovy food conditions | 229 |
| Appendix E : Modelling anchovy growth according to environmental conditions | 231 |
| Appendix F : Estimation of DEB parameters, a practical guide | 233 |
| Bibliography | 235 |
| | |
| Abstract | 237 |
| | |
| Résumé | 238 |

Introduction générale

La compréhension des causes des fluctuations des stocks de poissons est l'un des principaux sujets d'étude de la recherche en halieutique. La variation des stocks est principalement associée aux variations du recrutement. Ce terme désigne à la fois l'effectif de la classe d'âge la plus jeune accessible aux pêcheries et les processus qui aboutissent à cet effectif (Lasker, 1989). La recherche des déterminismes du recrutement date de plus d'un siècle (Cushing, 1982). Il a été très tôt identifié que les processus qui influencent le recrutement interviennent au niveau des plus jeunes stades de vie (Hjort, 1914). Ces processus relèvent de l'environnement rencontré par les jeunes stades de vie (ressources, prédateurs, environnement physique) et de la population des parents eux-mêmes (abondance, structure en âge et en taille, fécondité) (Trippel and Chambers, 1997).

Les déterminismes du recrutement

L'influence de l'environnement sur le taux de mortalité des premiers stades de vie a été étudiée à différentes échelles fonctionnelles, spatiales et temporelles. La première hypothèse de Hjort (1914) ('Critical period') concerne la disponibilité en nourriture rencontrée par les jeunes poissons lors des premiers stades de leur développement. L'hypothèse de la coïncidence ('Match-mismatch' hypothesis) met en relation des pics saisonniers de production planctonique et la présence des larves (Cushing, 1975) pour expliquer les variations du recrutement. La seconde hypothèse de Hjort (1914) s'appuie sur les processus hydrodynamiques qui déterminent le transport advectif des larves. Ce transport vers des zones propices ou non à leur survie est considéré comme déterminant du recrutement (Myers and Drinkwater, 1989). L'étude des écosystèmes d'upwelling a permis de montrer un lien entre les différentes échelles spatiales et temporelles des processus physiques et biotiques avec l'hypothèse de la fenêtre optimale de Cury and Roy (1989). Ainsi, à large échelle, la force de l'upwelling détermine la disponibilité en nourriture tandis qu'à l'échelle individuelle, elle influence la turbulence et ainsi la probabilité de contact entre les larves et leur nourriture. La triade de Bakun (1996) rend compte des différents processus physiques qui favorisent le recrutement : *i*) des processus d'enrichissement du milieu en nutriments

permettant l'apparition d'une production primaire (upwelling, panaches des rivières), *ii*) des processus de concentration (zones de convergences, fronts, stratification de la colonne d'eau) et *iii*) des processus de rétention des larves au sein de ces environnements enrichis. Ces hypothèses concernent un contrôle bottom-up des populations par leurs ressources. Un contrôle top-down par les prédateurs peut également être exercé sur les populations. L'hypothèse 'bigger is better' propose que les larves les plus grandes subissent une plus faible prédation de par leur capacité à échapper aux prédateurs (Bailey and Houde, 1989).

Le potentiel reproducteur de la population fait également l'objet de nombreuses études sur les facteurs déterminants du recrutement. La diminution de l'âge et de la taille moyenne de la population d'adultes induite par la pêche a des conséquences sur la qualité des œufs et la taille des larves qui en sont issues et ainsi sur leur probabilité de survie (Trippel *et al.*, 1997). Mais la diminution de l'âge et de la taille de la population des adultes influence également sur la durée de la saison de reproduction de la population ; la probabilité de rencontrer des conditions favorables à la survie des jeunes stades est supposée plus faible (Trippel *et al.*, 1997). Les récents travaux de James *et al.* (2003) montrent en effet que plus la saison de reproduction est longue, plus le succès de la reproduction peut être important et moins la variabilité du recrutement est grande.

Prédire le recrutement

L'étude des relations environnement - recrutement et stock - recrutement est une étape indispensable à l'identification des processus déterminants le recrutement. Cependant, leur utilisation pour la prédiction a montré des limites (Gilbert, 1997; Myers, 1998).

Depuis plus d'une décennie, les conditions physiques et biotiques locales rencontrées par les larves sont étudiées pour établir les principaux facteurs qui déterminent leur survie, à l'échelle de l'individu (Hinckley *et al.*, 1996). Le développement de modèles hydrodynamiques 3D et de modèles biogéochimiques couplés à ces modèles hydrodynamiques rend accessible cette modélisation bio-physique de la période larvaire (Miller, 2007). Ces études considèrent les variations inter-annuelles des conditions environnementales ; le schéma de ponte de la population est considéré comme constant (Heath and Gallego, 1998; Allain *et al.*, 2003).

Comprendre l'effet environnemental sur les fenêtres de ponte

Une approche nouvelle consiste à considérer l'effet des conditions environnementales sur les fenêtres spatio-temporelles de ponte de la population, via un effet sur la structure en taille de la population (Fig. 1).

L'objectif de la thèse est d'étudier les mécanismes physiologiques en jeu qui déterminent les fenêtres de ponte d'un individu et la survie des larves issues de ces pontes en fonction de conditions environnementales données. Le cas d'étude est celui de la population d'anchois du golfe de Gascogne qui est une espèce à pontes multiples. Dans ce travail, nous nous

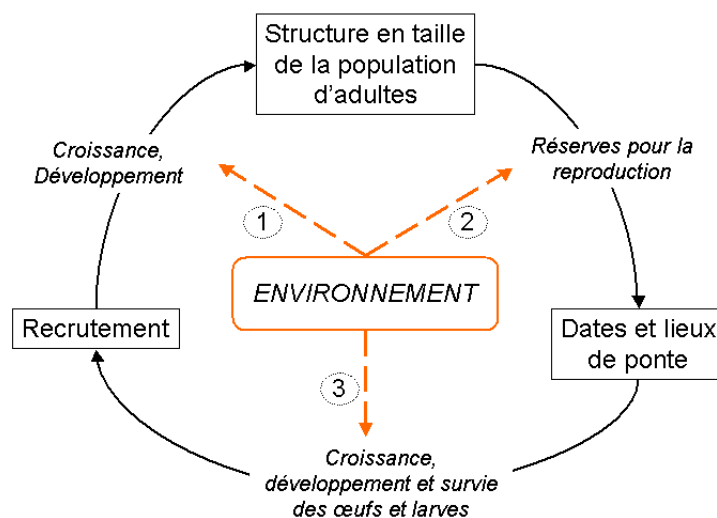


FIG. 1: Cadre conceptuel de la thèse.

limitons à l'étude des facteurs qui influencent le nombre de lots pondus pendant la saison de reproduction et les dates de ponte.

La taille des individus et la date à laquelle ils atteignent la maturité sont supposées influencer les fenêtres de ponte de cette population. Il nous faut alors étudier l'effet de l'environnement sur la croissance et le développement des individus (Fig. 1, flèche 1). Pour comprendre et prédire les dates de ponte, l'effet de l'environnement sur les réserves disponibles à la reproduction est également à prendre en compte (Fig. 1, flèche 2). A partir de ces dates de ponte, il nous est possible d'envisager de manière mécaniste (et non statistique) l'effet potentiel des conditions initiales de la ponte sur le développement, la croissance et la survie des larves (Fig. 1, flèche 3). La mortalité des individus dans ce travail est envisagée sous l'angle d'une limitation des ressources.

Il n'est cependant pas aisé d'accéder à l'environnement vécu par un individu dans son milieu naturel et ainsi de comprendre l'effet de ces conditions environnementales sur sa croissance et sa reproduction. L'otolithe, pièce calcifiée située dans l'oreille interne des poissons, constitue la principale source d'information disponible sur l'histoire de vie des individus dans leur milieu naturel. Son interprétation nécessite la compréhension des facteurs qui déterminent sa formation dans l'organisme (Wright, 1991; Hussy and Mosegaard, 2004). Nous nous proposons d'étudier ces facteurs par le développement d'un modèle de formation de l'otolithe couplé au modèle bioénergétique de croissance et de reproduction d'un individu.

La théorie Dynamic Energy Budget (DEB), développée par Kooijman (2000), nous fournit le cadre conceptuel et quantitatif dans lequel nous développons notre outil. La théorie DEB formalise l'acquisition d'énergie et son utilisation au cours du cycle de vie d'un individu, de l'embryon jusqu'à l'adulte. Les trois grandes fonctions qui nous intéressent,

croissance, développement et reproduction sont traitées de façon explicite. La théorie DEB propose un formalisme du bilan énergétique d'un individu différent de ceux classiquement utilisés en halieutique (*e.g.* Brandt and Hartman, 1993; van Winckle *et al.*, 1997). En particulier, dans le cadre de cette théorie, la connaissance de la relation entre le poids et le taux de respiration d'un individu en milieu contrôlé n'est pas un pré-requis nécessaire à la construction du modèle (Kooijman, 2000).

Le cas d'étude est la population d'anchois du golfe de Gascogne *Engraulis encrasicolus*. La prévision du recrutement est un enjeu majeur pour la gestion de cette population dont l'abondance est critique depuis 2005 (ICES, 2006). Son exploitation par la pêche est actuellement interdite. Les captures, principalement constituées d'individus d'âge 1, dépendaient directement de la survie des individus nés l'année qui précédait leur exploitation. Les niveaux de recrutement des dernières années se sont révélés trop faibles pour permettre l'exploitation de ce stock (ICES, 2006).

La stratégie de reproduction de cette espèce rend particulièrement complexe l'étude des déterminants environnementaux de la reproduction. Les individus ont en effet la capacité de pondre de nouveaux lots d'œufs en fonction des conditions de nourriture qu'ils rencontrent pendant la saison de reproduction elle-même. Ce n'est pas le cas des espèces à fécondité dite déterminée comme la morue par exemple pour lesquelles il est possible d'évaluer le nombre d'œufs pondus avant la saison de reproduction (Armstrong *et al.*, 2001). L'approche de modélisation nous semble ici particulièrement adaptée pour identifier les déterminants environnementaux de la ponte de cette espèce.

Ce travail de thèse est développé en six chapitres :

Un premier chapitre décrit le contexte et les choix de modélisation qui ont été réalisés en fonction des données et des outils disponibles pour l'étude. Les caractéristiques de la population étudiée sont données, les principales hypothèses et concepts de la théorie DEB qui ont été considérés dans ce travail sont présentées, ainsi que la représentation de l'environnement que nous avons adoptée.

Un second chapitre présente la croissance de l'anchois du golfe de Gascogne pendant la phase juvénile et la phase adulte. Les conditions environnementales vécues par les individus à l'échelle de la phase juvénile (quelques mois) et de la phase adulte (quelques années) sont prises en compte pour expliquer cette croissance.

Un troisième chapitre traite des caractéristiques de la reproduction de l'anchois. Le nombre de lots d'œufs pondus pendant la saison de reproduction est élevé ; ce nombre dépend de la taille des individus. La contribution des réserves acquises avant la saison de reproduction dans le nombre total de lots pondus dans une saison moyenne est évaluée.

Un quatrième chapitre formalise le lien entre métabolisme de l'individu et formation de l'otolithe dans le cadre de la théorie DEB. Les données utilisées dans ce chapitre sont les données acquises sur les adultes.

Un cinquième chapitre étend l'étude à la phase larvaire. Les données utilisées sont les trajectoires de croissance des otolithes de juvéniles. Les variations de la taille de l'otolithe et de l'âge de l'individu à la métamorphose sont expliquées par l'étude de différents scénarios environnementaux.

Un sixième chapitre considère la variabilité inter-annuelle et l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales. Des scénarios environnementaux permettent d'étudier l'effet de cette variabilité sur les différentes phases de la reproduction de l'anchois du golfe de Gascogne, du début de la saison de reproduction jusqu'à la fin de la phase larvaire, période à laquelle le succès de la reproduction de la population peut être évaluée.

Une conclusion sur la contribution générale de ce travail et ses perspectives est enfin présentée.

Bibliographie

- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5) : 407–418.
- Armstrong, M.J., Connolly, P., Nash, R.D.M., Pawson, M.G., Alesworth, E., Coulahan, P.J., Dickey-Collas, M., Milligan, S.P., O'Neill, M.F., Witthames, P.R., and Woolner, L. 2001. An application of the annual egg production method to estimate the spawning biomass of cod (*Gadus morhua* L.), plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and sole (*Solea solea* L.) in the Irish Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **58**(1) : 183–203.
- Bailey, K.M., and Houde, E.D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, **25** : 1–83.
- Bakun, A. 1996. *Patterns in the Ocean : Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, in cooperation with La Paz (Mexico) : Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Brandt, S.B., and Hartman, K.J. 1993. Innovative approaches with bioenergetics models : Future applications to fish ecology and management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**(5) : 731–735.
- Cury, P., and Roy, C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46** : 670–680.
- Cushing, D.H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press.
- Cushing, D.H. 1982. *Climate and Fisheries*. Academic Press.

- Gilbert, D.J. 1997. Towards a new recruitment paradigm for fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54** : 969–977.
- Heath, M.R., and Gallego, A. 1998. Bio-physical modelling of the early life stages of haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in the North Sea. *Fisheries Oceanography*, **7**(2) : 110–125.
- Hinckley, S., Hermann, A.J., and Megrey, B.A. 1996. Development of a spatially explicit, individual-based model of marine fish early life history. *Marine Ecology Progress Series*, **139** : 47–68.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **20** : 1–228.
- Hussy, K., and Mosegaard, H. 2004. Atlantic cod (*Gadus morhua*) growth and otolith accretion characteristics modelled in a bioenergetics context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**(6) : 1021–1031.
- ICES. 2006. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy (WGMHSA). 5-14 September 2006, Galway, Ireland. *ICES CM 2006/ACFM :36.*, 402–511.
- James, A., Pitchford, J.W., and Brindley, J. 2003. The relationship between plankton blooms, the hatching of fish larvae and recruitment. *Ecological Modelling*, **160**(1) : 77–90.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Lasker, R. 1989. Les déterminants du recrutement. In : Troadec, J.P. (ed), *L'homme et les ressources halieutiques*. Ifremer, Brest. pp. 189–222.
- Miller, T.J. 2007. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish population. *Marine Ecology Progress Series*, **347** : 127–138.
- Myers, R.A. 1998. When do environment-recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **8** : 285–305.
- Myers, R.A., and Drinkwater, K. 1989. The influence of Gulf Stream warm core rings on recruitment of fish in the northwest Atlantic. *Journal of Marine Research*, **47** : 635–646.
- Trippel, E.A., and Chambers, R.C. 1997. The early life history of fishes and its role in recruitment processes. In : Chambers, R.C., and Trippel, E.A. (eds), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Fish and Fisheries Series 21. Chapman & Hall, London. pp. xxi–xxxii.
- Trippel, E.A., Kjesbu, O.S., and Solemdal, P. 1997. Effect of adult and size structure on reproductive output in marine fishes. In : Chambers, R.C., and Trippel, E.A. (eds), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Fish and Fisheries Series 21. Chapman & Hall, London. pp. 31–62.

- van Winckle, W., Shuter, B.J., Holcomb, B.D., Jager, H.I., J.A., Tyler, and S.Y., Whitaker. 1997. Regulation of energy acquisition and allocation to respiration, growth and reproduction : simulation model and example using rainbow trout. *In* : Chambers, R.C., and Trippel, E.A. (eds), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Fish and Fisheries Series 21. Chapman & Hall, London. pp. 103–137.
- Wright, P.J. 1991. The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, **38** : 929–933.

Chapitre 1

Des observations à la construction d'un outil

Detailed abstract

The objective of the present work is to study the physiological mechanisms for the Bay of Biscay anchovy that determine the reproductive potential and the spawning windows of an individual as well as the survival of its offspring as a function of experimented environmental conditions. We need to identify different components: the main features of the population, the available data and the different tools available to study the link between the environment and the fish. We present these different components in this chapter. We finally define how we built the model used in the following chapters.

At present, the biomass level of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus*) is critical. The fishery has been closed since 2005. As catches are mainly based on age 1 fish (Fig. 1.1), they are highly dependent on recruitment levels, which have been low since 2003 (Fig. 1.3). It is of critical importance to better understand the factors that determine recruitment variability. The Bay of Biscay anchovy is characterised by a short life-span (4 years), a rapid growth and a reproduction that starts at age 1. Bay of Biscay anchovy spawns in the south-East corner of the Bay of Biscay and then, part of the population migrates northward in summer and autumn (Fig. 1.4). It is a multiple-batch spawner with indeterminate fecundity ; reproductive outputs depend both on the environmental conditions before the spawning season and during the spawning season. Spawning pattern also depends on length, with large individuals spawning earlier and longer than small ones.

As reproduction depends on length, we evaluate the growth pattern of an individual from different sources of data obtained during Ifremer surveys. These surveys provide the mean length at age of the population in spring (Fig. 1.6 and 1.7). We reconstruct the growth pattern of an individual by following cohorts. However, we show that size-selective processes might occur between years for a given cohort. We might not observe the small ones at age 1 or the big individuals are removed from the population at age 2 and 3 (Fig. 1.8). The 2000 cohort have been chose to define mean length at age of an individual (Fig. 1.9). Otolith data are also used to study individual growth pattern. Adult growth at the annual scale and juvenile growth by period of 5 days can be back-calculated. This back-calculation relies on the relationship between otolith radius and fish length (OR-FL). This relationship varies with ontogeny and shows high variability of length for a given otolith radius (Fig. 1.10). To better understand inter-individual variability of growth, we need to understand the observed variability in the OR-FL relationship.

To tackle the environmental effect on the spawning pattern of an individual, we need to consider inter-annual variability and spatial heterogeneity of the environmental conditions in the Bay of Biscay (Fig. 1.11). The Bay of Biscay environment is given by a 3D hydrodynamic model (Fig 1.12) applied to the continental shelf and coupled to a biogeochemical model of primary production (Fig. 1.13). Considering the lack of knowledge on anchovy physiology and the characteristics of the environmental model (low primary production in the North of the Bay in particular compared to remote sensing data), we chose to develop first a individual bioenergetic model forced by average conditions provided by

the environmental model and then to consider environmental variability. We based our bioenergetic model on DEB theory, considering the new light it provides on bioenergetic processes and its generality.

DEB theory provides a deterministic approach of the link between the fish and the environment, which limits the number of energy allocation rules that have to be define. As we do not have a lot of information on individual allocation strategies, it is particularly suitable to our study case. We present the main features of a standard DEB model as well as the method we used to construct the forcing variables. We considered the average water column temperature for adults and the surface temperature for younger stages (Fig. 1.16a). Integrated primary production over the euphotic zone is used as a proxy for food conditions (Fig. 1.16b). These variables have been average over the southern part of the Bay of Biscay and over the period 1999-2003 for the parameter estimation procedure. Fig. 1.17 synthesizes our approach to build the model.

L'objectif de la thèse est d'étudier les mécanismes physiologiques chez l'anchois du golfe de Gascogne qui déterminent à l'échelle d'un individu son potentiel reproducteur et ses fenêtres de ponte ainsi que la survie des larves issues de ces pontes en fonctions des conditions environnementales rencontrées. Pour répondre à cet objectif, il nous faut identifier plusieurs éléments : les principales caractéristiques de l'espèce étudiée, les données disponibles ainsi que les différents outils à notre disposition pour étudier le lien entre l'environnement et le poisson. Ces différents éléments sont présentés dans ce chapitre. Cette démarche nous permet d'aboutir à la construction d'un outil qui sera utilisé dans les différentes parties de ce document.

1.1 Le modèle biologique : l'anchois du golfe de Gascogne

1.1.1 Principales caractéristiques

Pêche L'anchois est une ressource halieutique importante du golfe de Gascogne. Jusqu'en 1985, l'anchois était pêché par les senneurs espagnols et français au printemps, pendant la saison de reproduction. Les captures espagnoles représentaient 90 à 95 % des captures (Uriarte *et al.*, 1996). En 1965, les captures d'anchois atteignent un maximum de 84 000 t pêchées par 600 bateaux. Les captures ont ensuite diminué de manière discontinue, mais prononcée jusqu'en 1986, avec en parallèle une réduction de la flotte (Fig. 1.2). Depuis le début des années 1980, elles sont inférieures à 40 000 t et sont en moyenne de 24 000 t sur la période 1980-2002 (ICES, 2006))(Fig. 1.1).

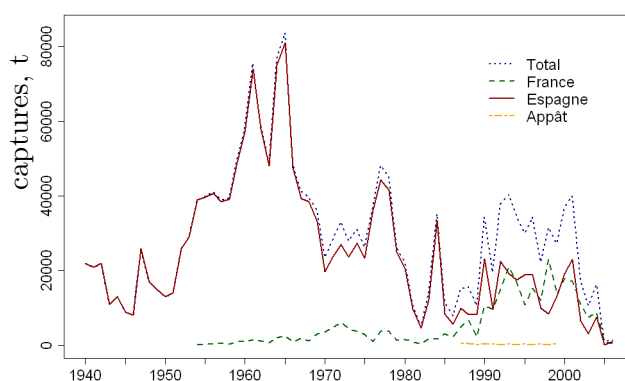


FIG. 1.1: Captures d'anchois dans le golfe de Gascogne de 1940 à 2006 (ICES, 2006)

Pendant les années 90, les captures ont augmenté. Cette augmentation peut être mise en relation avec d'une part l'incorporation dans la pêcherie d'une nouvelle flottille, les chalutiers pélagiques français, ce qui a étendu les zones et le temps de pêche (Uriarte *et al.*, 1996) et d'autre part le succès de certains recrutements (1991, 1992, 1997, 1999 et

2000 ; Fig. 1.3). Le nombre de chalutiers pélagiques a quintuplé entre 1987 et 1995 (Fig. 1.2) ce qui a amené les captures françaises au niveau des captures espagnoles (Fig. 1.1). En 2005, les captures totales du premier semestre atteignaient 1 127 t soit seulement 12 % des captures de 2004 pour la même période. La fermeture de la pêcherie a été décidée pour le deuxième semestre de 2005. La pêcherie a été réouverte en mars 2006 mais les captures du premier semestre n'ont même pas représenté 10 % des captures d'une année normale. Une nouvelle fermeture de la pêche est imposée depuis juillet 2006 (ICES, 2006).

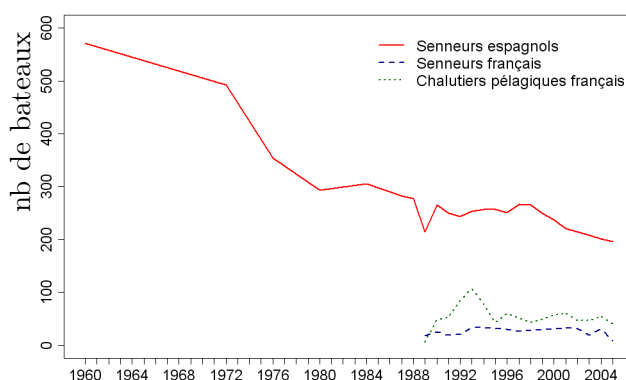


FIG. 1.2: Nombre de bateaux par flottille qui exploitent l'anchois dans le golfe de Gascogne de 1960 à 2006 (ICES, 2006)

Gestion Le stock d'anchois est géré par TAC (totaux admissibles de captures). Les chalutiers pélagiques français ne sont pas autorisés à pêcher l'anchois en avril-mai. Il a été décidé d'appliquer des TAC de 30 000 tonnes en 2005 et de 5 000 tonnes en 2006. Étant donné les faibles niveaux de biomasse, l'Union Européenne a décidé de fermer la pêche pour la seconde moitié de ces années. La gestion par TAC ne semble pas adaptée à cette espèce à vie courte dont la pêcherie dépend essentiellement du recrutement (ICES, 2006). Des indices de recrutement ont été développés à partir d'études sur les conditions environnementales expérimentées par les plus jeunes stades de vie (Borja *et al.*, 1998; Allain *et al.*, 2001). En 1999, ces conditions ont été utilisées pour faire des projections de la population. Cependant, la performance de ces modèles pour prédire le recrutement a montré ses limites dans les années récentes. Il est recommandé d'étudier le potentiel reproducteur de la population (ICES, 2006). Seules les campagnes de printemps sont actuellement prises en compte pour l'évaluation. La pêcherie n'a pas été ouverte depuis 2006.

Distribution spatiale L'espèce *Engraulis encrasicolus* se trouve répartie de la Mer Baltique à la Baie de Cadiz, dans le bassin méditerranéen, le long de la côte ouest africaine et dans la zone du Benguela, au large de la Namibie et de l'Afrique du Sud (Whitehead *et al.*, 1988; Whitehead, 1990). Nous nous intéressons ici à la population du golfe de

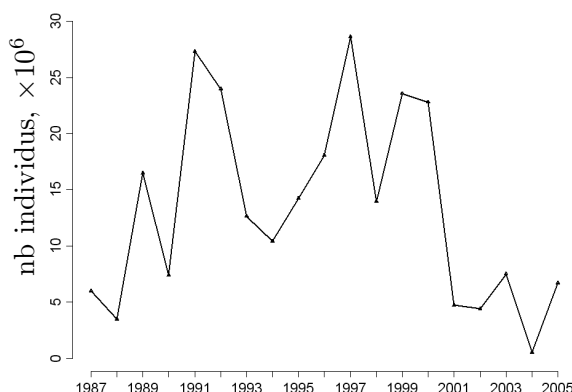


FIG. 1.3: Variabilité du recrutement (nombre d'individus d'âge 1) de l'anchois du golfe de Gascogne pour la période 1987–2005 (ICES, 2006)

Gascogne, limitée au nord par la Manche et au sud par la côte atlantique Ibérique, ce qui correspond aux secteurs CIEM VIIIa et VIIIb.

De manière générale, un gradient côte-large est observé en fonction de la taille des individus, les individus de petite taille (âge 0) se trouvant près des côtes françaises en particulier (Petitgas *et al.*, 2003). Les adultes sont concentrés dans la zone sud-est du golfe de Gascogne pendant la période de ponte (mai-juillet principalement), au niveau des panaches de la Gironde et de l'Adour en particulier et proches des accores du plateau (Motos *et al.*, 1996). En automne, les juvéniles sont dispersés dans différents habitats, au large des côtes françaises et espagnoles, à l'extérieur et sur le plateau continental (Allain *et al.*, 2003; Irigoien *et al.*, 2007). Les captures des chalutiers pélagiques français indiquent une migration vers le nord de la zone, jusqu'en Bretagne Sud, à la fin de l'été (Fig. 1.4; Pecquerie *et al.*, 2004).

Biologie L'anchois du golfe de Gascogne est caractérisé par une durée de vie courte de l'ordre de 4 ans, une croissance rapide et une reproduction par pontes multiples dès l'âge 1 (Motos *et al.*, 1996). La taille maximum observée est de 23 cm (Cendrero *et al.*, 1981). Les travaux de Plounevez and Champalbert (1999) montrent que l'anchois du golfe de Gascogne est zooplanctonophage. L'étude est cependant menée au printemps et nous connaissons mal le régime alimentaire de cette espèce le reste de l'année. La reproduction démarre à la fin du mois de mars dans la zone sud-est du golfe de Gascogne (Motos *et al.*, 1996). Le pic de ponte a lieu aux mois de mai et juin et la reproduction peut s'étendre en juillet et en août. Les principales zones de ponte sont les panaches de la Gironde et de l'Adour ainsi que les accores du plateau au sud de la Gironde (Motos *et al.*, 1996, voir Fig. 6.10).

La fécondité est dite indéterminée, le processus de vitellogénèse a lieu pendant la saison. Ainsi, on ne peut évaluer en début de saison le nombre d'œufs qu'une femelle peut pondre.

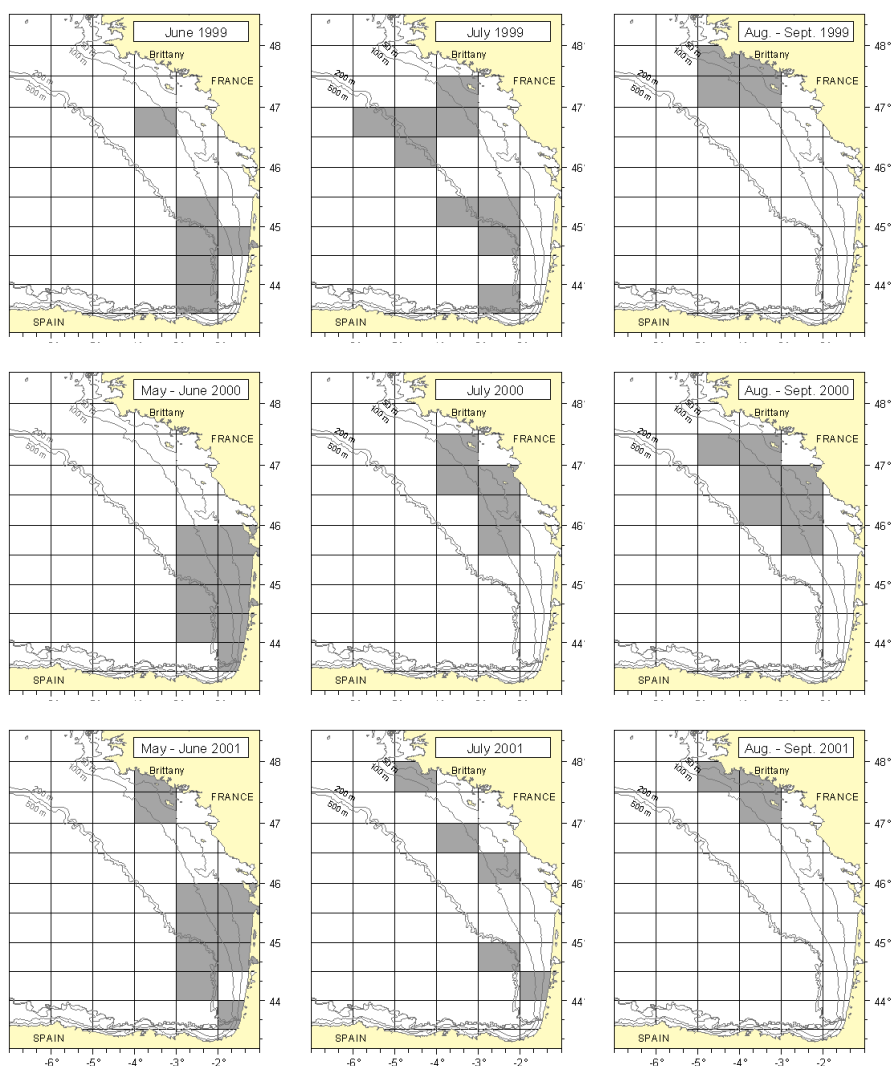


FIG. 1.4: Cartes de présence / absence des captures d'anchois de la flottille des chalutiers pélagiques français en 1999, 2000 et 2001 dans les différents rectangles statistiques du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer). Les cartes Mai-juin 2000 et 2001 sont des cartes composites entre des données de captures et des données de campagnes (Pecquerie *et al.*, 2004).

Motos *et al.* (1996) estiment qu'en moyenne, une femelle peut pondre 20 lots d'œufs par saison de ponte. Ce nombre de lots dépend de la taille des individus ; un individu petit pondra moins de lots d'œufs en moyenne (Motos *et al.*, 1996). La fécondité relative par lot varie au cours de la saison pour atteindre 500 à 600 œufs par lot et par unité de poids (sans gonades) au pic de ponte. Une femelle de 25 g peut donc pondre en moyenne 275 000 œufs par saison.

Les travaux de Millàn (1999) ont montré que la taille des adultes influe sur la fenêtre de ponte, les petits se reproduisant plus tard et moins longtemps que les plus grands. Pour étudier les fenêtres de ponte des individus, il faut donc prédire la croissance d'un individu.

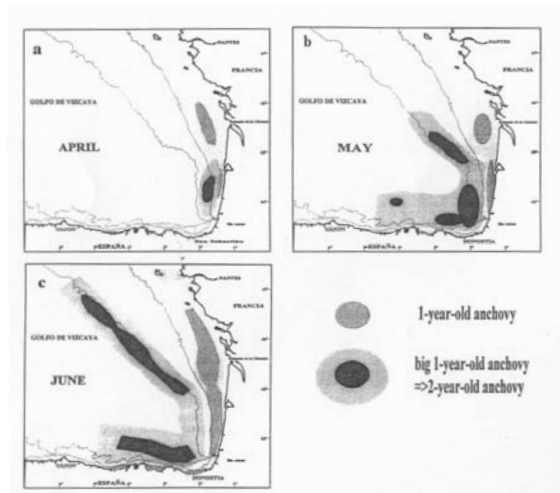


FIG. 1.5: Principales zones de ponte de l'anchois du golfe de Gascogne en fonction de la période considérée (Motos *et al.*, 1996)

1.1.2 Croissance d'un individu

Dans cette partie, nous présentons les différents éléments qui permettent de déterminer la croissance d'un individu dans un environnement donné. Les données utilisées sont des observations de la longueur moyenne à l'âge des individus à un instant donné (la campagne en mer) à l'échelle de la population et des données individuelles de croissance de l'otolithe. Dans les deux cas, il s'agit de reconstruire la trajectoire potentielle de la croissance d'un individu.

1.1.2.1 Données de campagnes à la mer

Les données sont issues des campagnes à la mer de l'Ifremer : campagnes de printemps pour les adultes (2000-2005, PEL et PELGAS, voir Chap. 2 et 3), campagnes d'été pour les larves (PLAGIA 1999 et MICRODYN 2004, voir Chap. 5) et campagnes d'automne pour les juvéniles (JUVESU 1999 et JUVAGA 2003, voir Chap. 2, 3 et 5).

L'objectif des campagnes de printemps est d'évaluer par acoustique la biomasse de petits pélagiques dans le golfe de Gascogne. Les données sont utilisées pour caractériser l'ensemble de la population et la variabilité inter-individuelle dans la population. Les campagnes de printemps sont menées chaque année et couvrent l'ensemble du golfe de Gascogne selon des transects parallèles régulièrement espacés (Massé, 1996). Des échantillons sont prélevés par chalut pélagique pour l'identification des espèces et la structure en taille des bancs, en fonction des échotraces acoustiques (Petitgas *et al.*, 2003). Pour l'anchois, un sous-échantillon de 5 individus par classe de taille de 0.5 cm est prélevé (40 individus par chalut environ). Le poids (g) et l'âge (en années) sont déterminés. L'âge est obtenu selon le protocole du CIEM à partir du nombre d'anneaux d'hiver sur l'otolithe (Uriarte, 2002).

Les campagnes d'été et d'automne ont une couverture spatiale plus limitée et fournissent une information à l'échelle de l'individu. La longueur totale et la longueur standard sont mesurées (en mm) ainsi que le poids (à 0.5 g près) et l'âge en jours. La méthode employée pour déterminer l'âge en jours des individus est décrite par Allain *et al.* (2003).

L'analyse de ces données de longueurs et d'otolithométrie vont nous permettre de reconstituer la croissance à l'échelle individuelle.

1.1.2.2 Reconstruction à partir de la structure annuelle de la population

Les campagnes de printemps (adultes) nous donnent la structure en âge et en taille de la population chaque année. On peut reconstruire la longueur moyenne à l'âge des différentes cohortes. Les individus de la cohorte 2000 par exemple sont échantillonnés à l'âge 1 en 2001, à l'âge 2 en 2002 et à l'âge 3 en 2003. Il s'agit ensuite d'évaluer si l'on peut échantillonner d'une année sur l'autre la même 'population' d'individus qui forment une classe d'âge.

La longueur moyenne à l'âge de la population du golfe de Gascogne est obtenue en appliquant une clé taille-âge à la distribution en taille de la population. La clé taille-âge est obtenue à partir des données individuelles des différents chaluts de la campagne. La distribution en taille de la population est obtenue à partir des données acoustiques. Chaque donnée acoustique est associée à un chalut selon une méthode standard décrite par Petitgas *et al.* (2003). Une estimation de l'abondance par classe de taille est donnée.

La structure en taille de la population au printemps présente une variabilité inter-annuelle (Fig. 1.6). Cette structure en taille est déterminée principalement par la structure démographique de la population. En 2002, la longueur moyenne de la population est plus élevée qu'en 2003 par exemple, du fait d'une proportion plus élevée d'âge 2+ en 2002 par rapport à 2003 (Tab. 1.1).

TAB. 1.1: Structure démographique de la population d'anchois du golfe de Gascogne (en pourcentage) pour la période 2001-2005 (ICES, 2006).

| en % | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 |
|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| age 1 | 69 | 23 | 81 | 80 | 33 |
| age 2 | 27 | 61 | 12 | 15 | 50 |
| age 3+ | 3 | 16 | 8 | 5 | 17 |

La Fig. 1.7 présente les longueurs moyennes à l'âge pour les cohortes 1999 à 2002 (données pondérées par l'acoustique). La variabilité intra-cohorte des longueurs à l'âge est plus grande que la variabilité inter-annuelle.

Pour établir ensuite si la même 'population' est échantillonnée chaque année pour une cohorte donnée, nous étudions le premier rayon de l'otolithe des individus, qui renseigne sur la croissance jusqu'au premier hiver. On peut alors comparer la croissance jusqu'au premier hiver des individus de la cohorte 1999, échantillonnés en 2000 et 2001 par exemple.

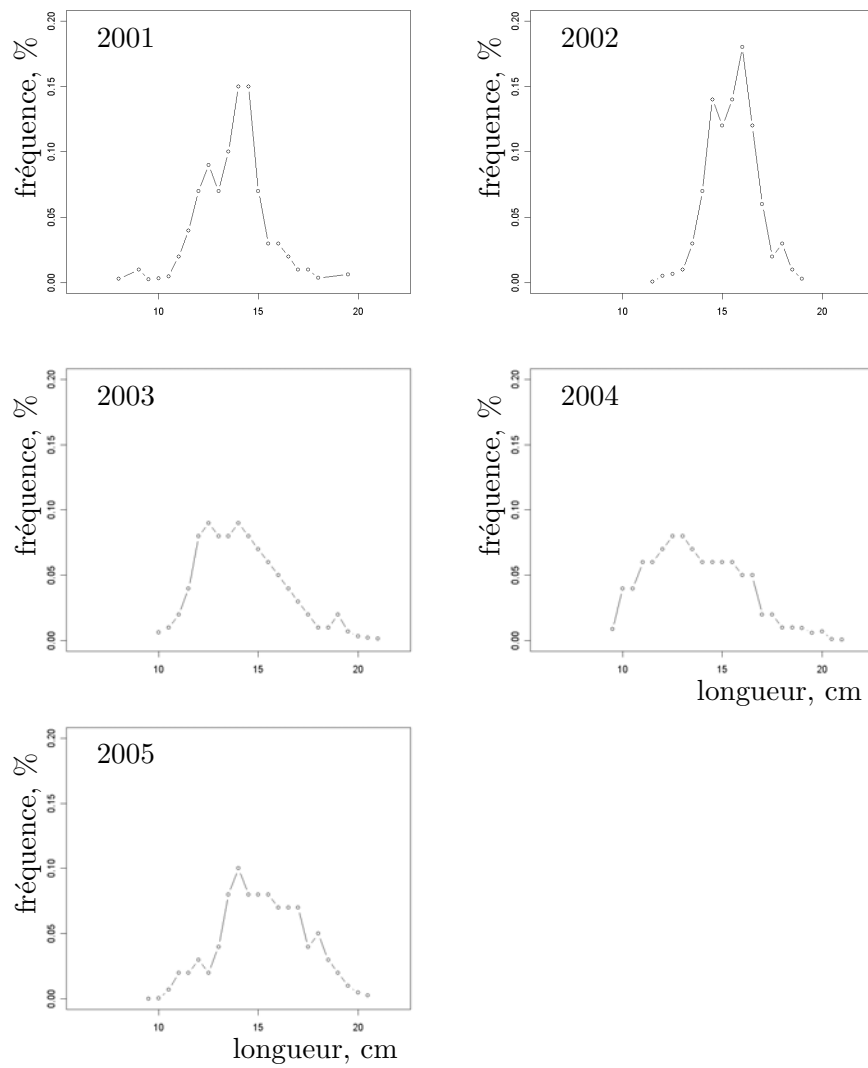


FIG. 1.6: Structure en taille de la population pour la période 2001-2005 (campagnes PEL., classes de longueur de 0.5 cm).

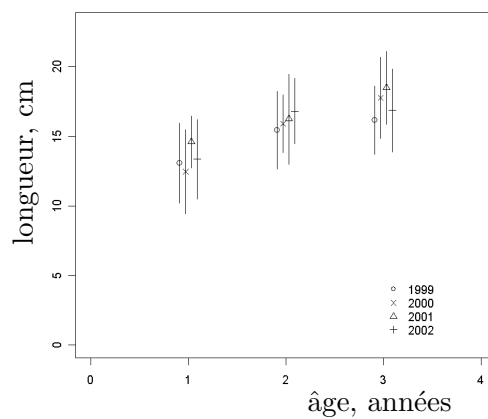


FIG. 1.7: Longueur moyenne à l'âge de la population d'anchois du golfe de Gascogne pour les cohortes 1999 à 2002. L'intervalle de confiance des longueurs moyennes à l'âge est représenté.

Si la croissance est la même, on considère que les longueurs à l'âge de la cohorte nous donnent le potentiel de croissance d'un individu de cette cohorte.

L'étude du premier rayon de l'otolithe a été réalisée par Petitgas and Grellier (2003) pour les cohortes 1999 et 2000. Nous avons poursuivi l'étude pour les cohortes 2001 et 2002 et pondéré les données par les abondances estimées par acoustique. La distribution du premier rayon de l'otolithe montre généralement une forte variabilité inter-individuelle de la croissance à l'âge 0 (Fig. 1.8).

Les individus de la cohorte 1999 et 2001 pêchés à l'âge 2 ont eu une croissance plus faible à l'âge 0 que les individus échantillonnés à l'âge 1 (Fig. 1.8). Il est donc difficile d'établir le potentiel de croissance d'un individu moyen à partir de ces données : soit on surestime la croissance à l'âge 1, soit on sous-estime la longueur à l'âge 2 et 3.

La Fig. 1.9a donne les longueurs moyennes des individus de la cohorte 1999 à l'âge 1, 2 et 3. Les longueurs rétrocalculées à partir de la relation rayon de l'otolithe - longueur du poisson sont également données. Pour cela nous avons utilisé le modèle de rétrocalcul de Francis (1990) : $\mathcal{L}_i = (a + b\mathcal{L}_{O_i}) / (a + b\mathcal{L}_{O_t}) \mathcal{L}_t$, avec \mathcal{L}_i la longueur rétrocalculée au 1^{er} janvier de l'âge i , \mathcal{L}_t (mm) la longueur totale à la capture, \mathcal{L}_{O_t} (mm) la longueur de l'otolithe à la capture, \mathcal{L}_{O_i} le rayon de l'otolithe qui marque le début de l'âge i et a et b les coefficients de la régression linéaire entre \mathcal{L}_{O_t} et \mathcal{L}_t chez les adultes ($\mathcal{L}_t = 93.8\mathcal{L}_{O_t} - 3.8$, $n = 4007$, $r^2 = 0.78$). Ce modèle tient compte des différences de taux de croissance des individus. On obtient que les individus pêchés à l'âge 1 sont en moyenne plus grands au premier hiver que les individus pêchés à l'âge 2 et 3 en 1999 (Fig. 1.9a). Si l'on considère la longueur à l'âge au printemps de cette cohorte, on surestime la croissance qu'un individu peut réaliser jusqu'à l'âge 1. Ce n'est pas le cas de la cohorte 2000 (Fig. 1.9b).

Deux phénomènes peuvent expliquer ces observations : *i*) les individus les plus grands de cette cohorte peuvent avoir disparu de la population à l'âge 2 et 3 (pêche sélective en taille par exemple) et/ou *ii*) les individus les plus petits de la cohorte ne sont peut-être pas accessibles à l'âge 1 lors de la campagne de printemps ; s'ils sont situés trop proche de la côte, le navire océanographique *Thalassa* à bord duquel les campagnes de printemps sont menées ne permet pas d'échantillonner ces individus. Nous considérons que le problème se pose moins pour les cohortes 2000 et 2002 car la distribution de la taille du premier rayon de l'otolithe semble rester homogène avec l'âge. Ces cohortes semblent ainsi intéressantes pour étudier la croissance à l'échelle individuelle. Nous avons considéré que la croissance de la cohorte 2000 était la plus appropriée (voir Chap. 2 et 3).

1.1.2.3 Reconstruction à partir de la croissance dans l'otolithe

Nous avons évoqué, dans la partie qui précède, la difficulté d'établir le potentiel de croissance d'un individu à partir des longueurs moyennes à l'âge observées dans la population à chaque printemps. Il est également possible de travailler sur la croissance à l'échelle de l'individu à partir des données otolithes. Nous disposons en effet des trajectoires de

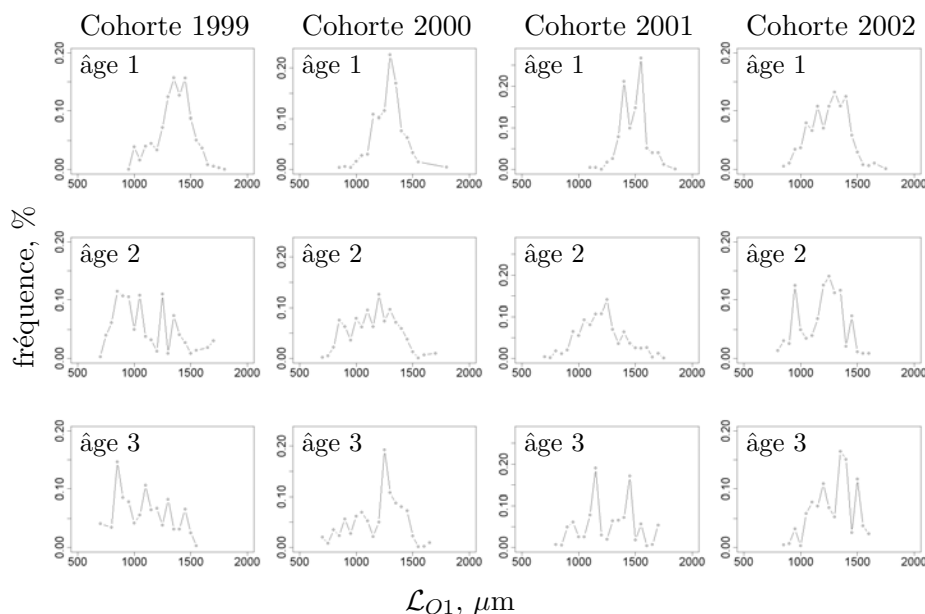


FIG. 1.8: Distribution de fréquence du premier rayon de l'otolithe \mathcal{L}_{O_1} des cohortes 1999 à 2002, à l'âge 1, 2 et 3 de la population d'anchois du golfe de Gascogne

croissance de l'otolithe à l'échelle de l'année chez les adultes et par périodes de 5 jours chez les larves et juvéniles.

On dispose en outre d'informations à l'échelle de la saison pour les adultes. En effet, lors des campagnes de printemps, le bord de l'otolithe est caractérisé. Il peut être opaque, et indique que l'individu est en croissance au moment de la capture, ou translucide, et indique ainsi que l'individu n'a pas repris sa croissance au moment de la capture (Petitgas and Grellier, 2003). Pour les campagnes 2000 à 2002, les données indiquent que l'ensemble des individus d'âge 1 a repris la croissance au printemps tandis que les individus d'âge 2+ n'ont pas repris leur croissance (Petitgas and Grellier, 2003). Ce schéma est confirmé pour les années récentes. L'information que l'on peut extraire de ces données pour la croissance est intéressante, en particulier pour les juvéniles, pour lesquels on dispose de nombreux points dans le temps. Cette information repose sur notre capacité à faire le lien entre croissance de l'individu et croissance de l'otolithe. De nombreuses études ont été réalisées pour établir ce lien (voir la revue de Campana (1990)). Ces méthodes tiennent compte du taux de croissance de l'individu pour reconstruire la trajectoire de croissance de l'individu ; à taille identique, un individu ayant une croissance rapide aura en effet un otolithe plus petit par rapport à un individu ayant eu une croissance plus lente (*e.g.* Campana, 1990; Francis, 1990).

Dans notre étude, nous avons cherché à savoir si ces méthodes pouvaient s'appliquer à la croissance de l'otolithe d'anchois pendant l'ensemble de son cycle de vie. Des données de juvéniles collectées en été par les professionnels en 2003, 2004 et 2005 sont utilisées pour établir la relation entre rayon de l'otolithe et longueur du poisson.

Nous l'avons vu dans la partie précédente, une relation linéaire entre la longueur du poisson et le rayon de l'otolithe peut être utilisée pour les adultes. Pour les juvéniles, il

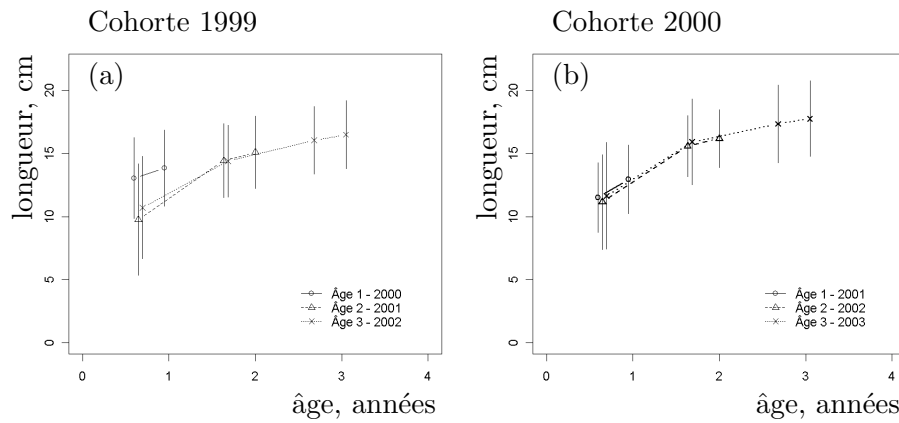


FIG. 1.9: Longueur moyenne et intervalle de confiance des différents âges des cohortes (a) 1999 et (b) 2000 et longueurs rétrocalculées au 1^{er} janvier à partir des rayons dans l'otolithe pour l'anchois du golfe de Gascogne.

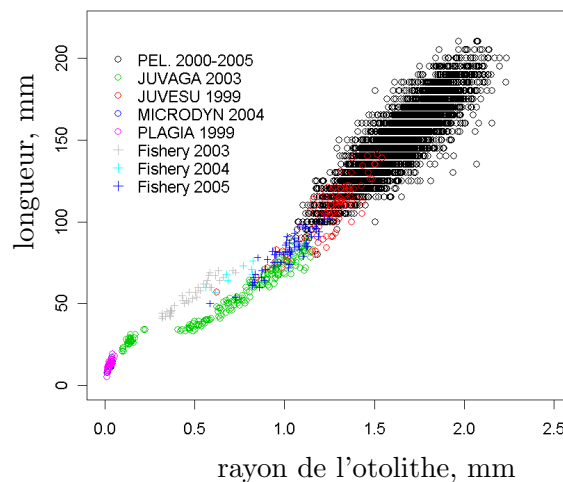


FIG. 1.10: Longueur des individus en fonction du rayon de l'otolithe pour l'anchois du golfe de Gascogne. Les données proviennent des campagnes Ifremer de printemps (PEL.2000–2005; adultes), d'été (PLAGIA 1999 et MICRODYN 2004; larves), d'automne (JUVESU 1999 et JUVAGA 2003; juvéniles) et d'individus collectés par les professionnels en été (2003–2005; juvéniles).

s'agirait de rétrocalculer la longueur de l'individu tous les 5 jours, jusqu'à l'ouverture de la bouche, qui est une marque caractéristique dans l'otolithe (Allain *et al.*, 2003). Les données montrent que la relation entre le rayon de l'otolithe et la longueur du poisson évolue au cours de l'ontogénèse et ne peut être estimée par une relation linéaire sur l'ensemble du cycle de vie (Fig. 1.10). En outre, on observe une différence importante de la longueur du poisson pour un rayon d'otolithe de 0.5mm en 1999 et 2003. Comprendre ces différences est la raison qui nous a amené à développer un modèle de formation de l'otolithe couplé au modèle bioénergétique de croissance de l'individu.

Il s'agissait dans cette partie d'identifier les données nous permettant de reconstruire la croissance d'un individu et d'évaluer dans quelle mesure nous pouvons quantifier la variabilité de cette croissance en fonction des années et des individus. Pour étudier l'effet de l'environnement sur la croissance et la reproduction des individus, il nous faut à présent déterminer une approche de modélisation permettant de faire le lien entre l'environnement et le poisson. Cette approche doit nous permettre de déterminer non seulement l'impact de la variabilité environnementale mais également les processus par lesquels elle agit.

1.2 Choix d'une approche de modélisation

1.2.1 Modèles couplés environnement - poisson existants

Le couplage de modèles physiques et de modèles de bas niveaux trophiques pour la modélisation de populations de poissons incluant la phase adulte est beaucoup moins courant que les modèles restreints à la phase larvaire. La modélisation bio-physique de la phase larvaire repose généralement sur la modélisation soit de la physique seule soit d'un modèle biogéochimique (NPZ : nutriment - phytoplancton - zooplancton) couplé à un modèle hydrodynamique. Les œufs et larves sont alors soumis aux processus advectifs. La prise en compte de la physique pour la phase adulte ne peut se faire de la même façon. Les adultes peuvent en effet se déplacer indépendamment de la masse d'eau (Fiksen *et al.*, 1995).

On trouve dans la littérature deux grandes catégories de modèles bio-physiques qui incluent les phases juvénile et adulte. Les processus bioénergétiques ne sont pas nécessairement pris en compte et dans ce cas, une fonction de croissance de von Bertalanffy est généralement utilisée (*e.g.* Shin and Cury, 2004). La première catégorie de modèles relie les processus-clés que sont la croissance, la mortalité, la reproduction ou le mouvement à la physique ou à des variables qui dépendent fortement de la physique (teneur en oxygène, biomasse de phytoplancton par ex.; Ault *et al.*, 1999; Karim *et al.*, 2003; Megrey *et al.*, 2007). La seconde catégorie de modèles s'intéresse aux effets à long terme des conditions climatiques ou de l'exploitation par la pêche et requière la modélisation de l'ensemble du cycle de vie (Lehodey *et al.*, 2003; Fulton *et al.*, 2004b, a; Shin and Cury, 2004; Shin *et al.*, 2004; Rose *et al.*, 2007). Larves et adultes sont représentés par le même modèle. Dans ces modèles, le recrutement est donné par une relation stock - recrutement.

La spatialisation de la phase adulte dépend de la prise en compte ou non du mouvement et du comportement des individus. Nous évoquons ici deux types d'approches qui sont développées lorsque le mouvement des individus est pris en compte. Ces deux approches reposent sur la capacité supposée des individus à détecter les conditions dans les mailles adjacentes de la maille où ils se trouvent et à effectuer un choix de déplacement en fonction de ces conditions. Railsback and Duffy (1999) considèrent par exemple que les individus se déplacent vers les cellules qui maximisent leur fitness. Cette fitness est mesurée en fonction de la taille qu'atteindraient les individus à une date donnée dans le futur,

si les conditions dans cette cellule restaient constantes. À l'inverse, Humston and Ault (2004) considèrent que la connaissance des conditions dans les cellules adjacentes n'est pas nécessaire à la modélisation du mouvement d'un poisson. Dans ce cas, les individus évaluent les conditions de la cellule où ils se trouvent par rapport à une condition optimale et réalisent leur mouvement en fonction de cette évaluation. Le mouvement contient alors une part aléatoire et une part d'inertie (minimisation de l'angle et de la distance de déplacement).

Différentes études considèrent également une spatialisation de la phase adulte sans que le mouvement soit explicitement modélisé. Heath *et al.* (1997) ne prennent en compte que la résultante du mouvement, *i.e.* la distribution spatiale et temporelle des individus, obtenue à partir d'observations. Enfin Luo *et al.* (2001) modélisent le potentiel de croissance si les individus étaient distribués dans l'ensemble des mailles du modèle.

La modélisation du mouvement dépend de notre capacité à représenter l'environnement de la population. La distribution spatiale et temporelle de la population résulte du mouvement des individus. Nous nous sommes alors posés la question suivante : la distribution spatiale et temporelle de la population d'anchois peut-elle être expliquée par la distribution spatiale d'une variable nourriture donnée par le modèle d'environnement ? Une étape d'évaluation des outils qui étaient à notre disposition pour la représentation de l'environnement de l'anchois du golfe de Gascogne est alors réalisée.

1.2.2 Modèle d'environnement du golfe de Gascogne

La principale période de ponte de la population d'anchois du golfe de Gascogne (mai-juillet) a lieu lorsque les changements environnementaux sont les plus importants : baisse des débits des fleuves, augmentation du flux solaire et de la durée du jour et changements du régime des vents dominants (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996). La nature et le nombre de ces processus physiques rendent difficile l'étude des interactions physique-biologie et en particulier la compréhension des déterminismes environnementaux de la ponte. La Fig. 1.11 présente les principales structures hydrologiques du golfe de Gascogne en fonction de la saison.

La production primaire dans le golfe de Gascogne présente certaines particularités en comparaison d'autres zones tempérées. La stratification d'origine haline en fin d'hiver initie les blooms phytoplanctoniques (Labry *et al.*, 2001). Une grande partie du plateau continental est influencée par des eaux dessalées stratifiées verticalement dès la fin de l'hiver (Lazure and Jégou, 1998). La stabilité de la colonne d'eau est alors suffisante pour l'induction du bloom. Ces blooms hivernaux semblent être à l'origine de l'épuisement précoce du phosphore dans le milieu (Labry *et al.*, 2001).

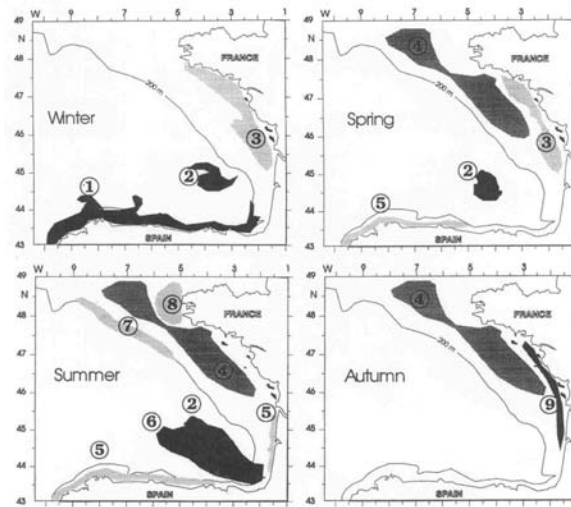


FIG. 1.11: Principales structures hydrologiques du golfe de Gascogne : (1) courant chaud en hiver, (2) sweddies, (3) panaches des fleuves, (4) bourrelet froid, (5) upwelling, (6) eaux chaudes de la baie, (7) fronts au niveau du talus, (8) fronts de marée, (9) masse d'eau chaude (Koutsi-kopoulos and Le Cann, 1996).

1.2.2.1 Modèle hydrodynamique MARS3D

Le modèle de circulation MARS3D a été développé par Lazure and Salomon (1991) pour la modélisation de l'hydrodynamique côtière. Dans le golfe de Gascogne, ce modèle a d'abord été appliqué aux estuaires de la Loire et de la Gironde (Lazure and Salomon, 1991) puis étendu aux panaches de ces fleuves (Lazure and Jégou, 1998). Dans les travaux de S. Loyer (2001) et de M. Huret (2005b), le modèle est étendu au plateau continental pour la modélisation de la production primaire. Planque *et al.* (2004, 2006) utilisent les sorties du modèle appliqué au plateau continental pour identifier certaines structures à mésoéchelle (entre 10 et 100 km) caractéristiques et définir les conditions hydrologiques des habitats potentiels de ponte de l'anchois du golfe de Gascogne (Planque *et al.*, 2007). Enfin, le modèle étendu à l'ensemble du golfe de Gascogne est utilisé pour la modélisation des dérives larvaires d'anchois (Allain *et al.*, 2003).

Le modèle prédit les courants, la température et la salinité en fonction des forçages suivants : les marées, les vents, le flux de chaleur à la surface de la mer et les apports en eau douce. La résolution horizontale est de 5 km. Il y a 11 niveaux sigma sur la verticale, d'une épaisseur plus faible pour les couches de surface et de fond. Le pas de temps du modèle est adaptatif et est de l'ordre de 1000 s (1/4 h). Nous considérons dans ce travail le modèle appliqué au plateau continental du golfe de Gascogne qui est utilisé pour la modélisation de la production primaire (Loyer, 2001; Huret, 2005b). Il s'étend de la côte française jusqu'à l'isobathe des 200 m à l'ouest, excepté pour le sud de la zone où la bathymétrie peut atteindre 2500 m, et de la côte espagnole jusqu'à l'entrée de la Manche (49.5°N; Fig 1.12). Les conditions aux limites et les variables forçantes du modèle sont détaillées dans la thèse de M. Huret (2005b).

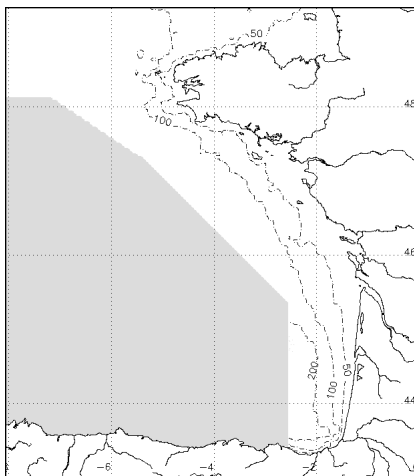


FIG. 1.12: Contours du modèle hydrodynamique MARS3D appliqué au plateau continental du golfe de Gascogne

1.2.2.2 Modèle de production primaire

Pour l'évaluation du modèle d'environnement (Pecquerie *et al.*, 2004, voir Annexe C), nous avons utilisé la version du modèle de production primaire de la thèse de M. Huret (2005b) (version 1), qui est une version simplifiée du modèle de S. Loyer (2001). Nous avons ensuite utilisé le modèle S. Loyer (2001) mis à jour par M. Huret (2005a, version 2; Fig. 1.13). Il est à noter que le modèle biogéochimique est actuellement en phase opérationnelle. Une présentation quotidienne des prévisions à 2 jours de la production phytoplanctonique sur le plateau du golfe de Gascogne est disponible à l'adresse : http://www.previmer.org/previsions/production_primaire/modele_eco_mars3d_gascogne.

Le modèle de production primaire est un modèle biogéochimique de type NPZD : nutriments, phytoplancton, zooplancton et détritus. Le modèle est couplé au modèle MARS3D et à un modèle sédimentaire ; les processus d'érosion, de diffusion et de sédimentation sont pris en compte (Fig. 1.13).

Dans la version 1, deux classes de phytoplancton, diatomées et dinoflagellés et une classe de zooplancton herbivore sont modélisées. Trois éléments limitent la production primaire, l'azote, le phosphore et la silice. Les différentes formes de ces éléments sont données dans la Fig. 1.13. Les matières en suspension sont considérées dans le modèle et associées aux processus d'érosion et de déposition. Les données SeaWiFS¹ corrigent régulièrement les valeurs de la matière en suspension dans le modèle pour une meilleure atténuation de la lumière (Huret, 2005b). La matière organique détritique est minéralisée dans la colonne d'eau et dans les sédiments. Les variables forçantes du modèle sont décrites dans la thèse de M. Huret (2005b).

¹Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor

Dans la version 2, trois classes de phytoplancton, diatomées, dinoflagellés et picoplancton sont modélisées ainsi que deux classes de zooplancton : méso- et microzooplancton. Cette version du modèle est plus adaptée au caractère oligotrophique de la zone du plateau continental du golfe de Gascogne en comparaison de la zone Manche par exemple (Loyer, 2001). Les paramètres du modèle sont donnés dans Huret (2005a).

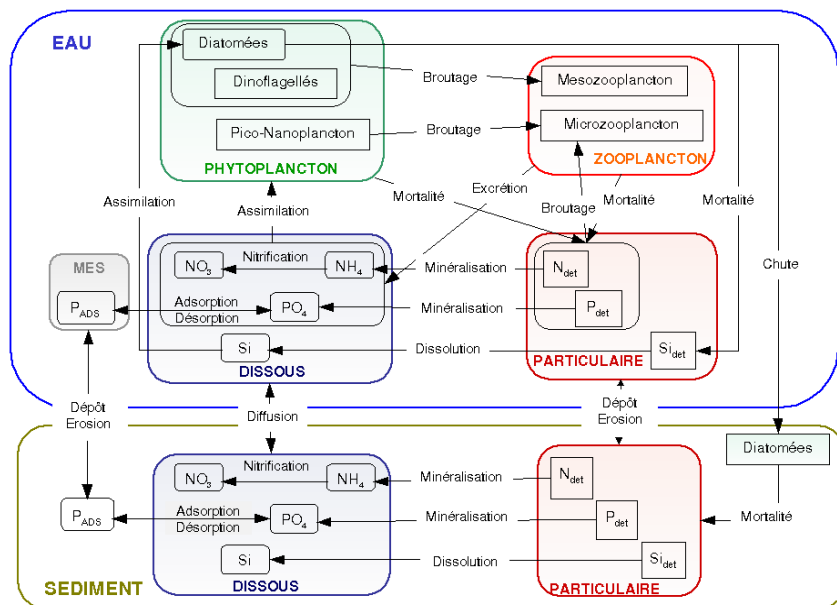


FIG. 1.13: Schéma du modèle de production planctonique (version 2) (d'après Loyer (2001) et Huret (2005a))

1.2.3 Choix du forçage

Pour déterminer le type de couplage à réaliser pour étudier le schéma de reproduction de la population d'anchois, nous avons évalué si la distribution des ressources de l'anchois donnée par le modèle d'environnement pouvait expliquer la distribution de la population d'anchois du golfe de Gascogne. La modélisation du mouvement suppose en effet la définition d'indices ou de variables qui décrivent la qualité de l'environnement d'un individu (voir partie 1.2.1).

Nous considérons que les captures des chalutiers pélagiques français nous fournissent une indication de la zone où se trouve la population en fonction du mois de l'année (Fig 1.4). La distribution de la population au printemps pendant les campagnes PEL. de l'Ifremer et la distribution des captures en été-automne indiquent un déplacement d'une partie de la population à la fin de l'été. Nous nous sommes donc intéressés aux sorties de modèle à cette période.

Les variables zooplancton du modèle (version 1 et 2) sont des variables de fermeture du modèle. Elles sont prises en compte principalement pour contrôler la biomasse de phyto-

plancton par un terme de prédation. Ce compartiment est en outre très difficile à valider étant donné la couverture spatio-temporelle nécessaire pour effectuer cette validation et est considéré comme la principale faiblesse des modèles biogéochimiques (Arhonditsis and Brett, 2004). Nous avons donc choisi de ne pas considérer cette variable pour la variable nourriture du modèle bioénergétique.

La production primaire peut être considérée comme un proxy des ressources des petits pélagiques (Ware and Thomson, 2005). Nous avons cherché à évaluer la production primaire dans le nord du golfe de Gascogne pour expliquer le déplacement d'une partie de la population à la fin de l'été dans cette zone. Les sorties du modèle (version 1) sont comparées aux données satellites SeaWiFS traitées au département DYNECO (Ifremer Brest). La comparaison montre que la biomasse de chlorophylle-a dans le nord est plus faible dans le modèle par rapport aux données satellites (Pecquerie *et al.*, 2004).

De plus, le domaine spatial du modèle d'environnement ne recouvre pas complètement la zone dans laquelle l'ensemble du cycle de vie de l'anchois se réalise. Les juvéniles se trouvent en partie en dehors du plateau continental (Allain *et al.*, 2003). Une partie de la population, les individus les plus grands, se trouve également située aux accores du plateau continental pendant la saison de reproduction. Or les processus hydrodynamiques aux accores (ondes internes) ne sont pas pris en compte dans le modèle hydrodynamique appliqué au plateau continental (Huret, 2005b); la production primaire de la zone n'est donc pas modélisée.

Pour ces raisons, nous n'avons pas souhaité développer un modèle de population spatialisé. L'objectif de notre travail est bien de travailler sur le formalisme de la croissance, du développement et de la reproduction. Ce modèle pourra par la suite être utilisé dans un modèle de population spatialisé. Nous nous sommes ensuite intéressés aux différents modèles bioénergétiques nous permettant d'étudier l'effet environnemental sur la ponte des individus et la survie des larves qui en sont issues.

1.2.4 Choix du modèle bioénergétique

1.2.4.1 Modélisation bioénergétique en halieutique

Un modèle bioénergétique établit un bilan de masse et d'énergie entre la nourriture consommée par un poisson d'une part et les différentes fonctions qu'il réalise (croissance, reproduction), l'énergie qu'il dépense sous forme de chaleur et les produits qu'il génère d'autre part (Brandt and Hartman, 1993). Il nous a semblé intéressant de mentionner en premier lieu l'équation différentielle du modèle de von Bertalanffy qui repose sur des hypothèses physiologiques pour expliquer la croissance observée d'un poisson. Trois types de modèles peuvent ensuite être distingués : *i*) les modèles qui sont désignés comme statiques par opposition aux modèles dynamiques que sont *ii*) les modèles de production nette et *iii*) les modèles DEB. Des comparaisons de ces modèles avec la théorie DEB sont présentées par Kooijman (2000, p. 365) et van der Meer (2006).

Modèle de von Bertalanffy Le modèle de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938, 1957) est le premier modèle physiologique de croissance d'un poisson dont nous avons connaissance. Il repose sur une équation différentielle qui décrit l'augmentation du poids comme une différence entre deux processus : l'anabolisme (processus de synthèse) et le catabolisme (processus de dégradation). Ces processus sont liés au poids par des relations allométriques :

$$\frac{dW}{dt} = aW^b - cW^d \quad (1.1)$$

avec W le poids de l'individu, aW^b le terme associé à l'anabolisme et cW^d le terme associé au catabolisme. Par hypothèse, le poids est lié à la longueur du poisson par la relation $W = qL^3$, la valeur $2/3$ est donnée au coefficient b et la valeur 1 au coefficient d . von Bertalanffy (1957) a considéré que les processus anaboliques étaient reliés à la respiration, elle-même dépendante d'une surface proportionnelle à la surface de l'individu (L^2). Les processus cataboliques sont associés au poids total de l'individu. L'intégration de l'Eq. 1.1 donne l'équation de croissance de von Bertalanffy $\mathcal{L}(a) = \mathcal{L}_\infty(1 - e^{-k(a-a_0)})$, largement utilisée pour décrire la croissance des poissons (*e.g.* Beverton and Holt, 1959; Pauly, 1980; Charnov, 1993), avec k le coefficient de croissance de von Bertalanffy ($k = c/3$), \mathcal{L}_∞ la longueur asymptotique, a l'âge de l'individu et a_0 l'âge auquel la longueur est nulle.

Ce modèle ne considère pas les variations du milieu (température, nourriture). En outre, ce modèle diffère des modèles bioénergétiques plus récents qui associent la respiration au métabolisme de maintenance. L'application très large de ce modèle pour décrire la croissance des poissons en particulier mais également de nombreux organismes vivants (Kooijman, 2000) est cependant remarquable.

Modèles statiques La croissance en poids est déterminée à partir d'un bilan d'énergie (ou de masse) entre la consommation C d'une part et la reproduction G , l'excrétion E , l'énergie contenue dans les fécès et la respiration R d'autre part :

$$\frac{dW}{dt} = C - (G + E + F + R) \quad (1.2)$$

La consommation spécifique et la respiration (en $\text{J}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$) sont modélisées par des relations allométriques du poids de l'individu et de la température de l'eau. La respiration comprend généralement les coûts énergétiques liés au processus d'ingestion (action dynamique spécifique ou SDA; *e.g.* Fiksen *et al.*, 1995). L'énergie contenue dans les fécès, l'excrétion (et parfois la SDA) sont souvent modélisées comme un pourcentage de l'énergie consommée (Madon *et al.*, 2001). Chaque espèce possède des paramètres physiologiques propres, qui sont déterminés expérimentalement ou empruntés à des espèces proches à partir de la littérature (Hansen *et al.*, 1993).

Modèles de production nette Les modèles dits de production nette (Lika and Nisbet, 2000) ou d'allocation d'énergie (van Winckle *et al.*, 1997; Lambert *et al.*, 2003) considèrent

que les coûts énergétiques associés au métabolisme de maintenance sont prélevés en premier lieu de l'énergie assimilée, puis l'énergie restante est utilisée pour différentes fonctions : mise en réserve, croissance et reproduction (Fig.1.14). Ces processus sont des fonctions allométriques du poids de l'individu.

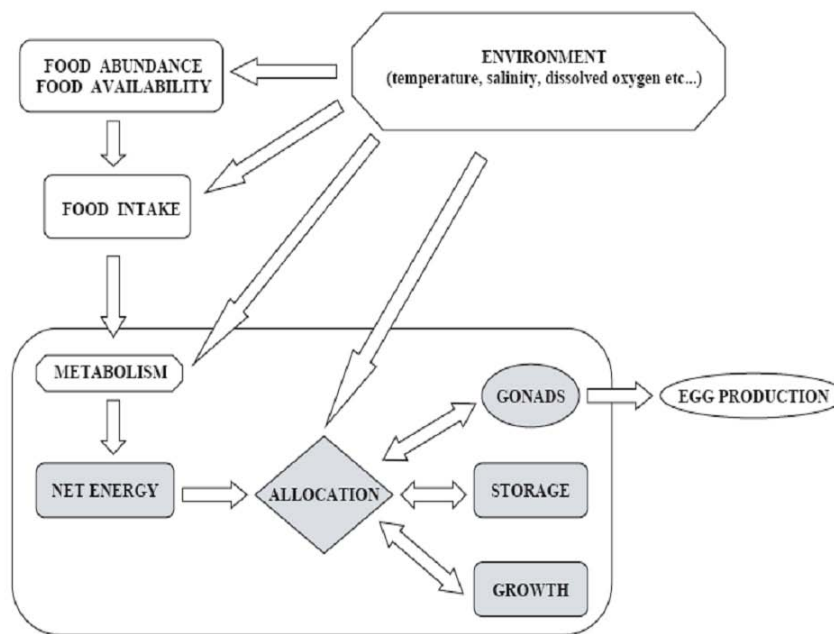


FIG. 1.14: Représentation schématique des règles d'allocation de l'énergie en fonction de différents facteurs internes et environnementaux dans un modèle de production nette (Lambert *et al.*, 2003)

Les règles d'allocation de l'énergie peuvent varier et dépendre en particulier de différents forçages extérieurs comme la pression de pêche ou la disponibilité en nourriture (Jorgensen and Fiksen, 2006). Ce modèle est basé sur le concept de stratégie optimale de l'allocation d'énergie (Clark and Mangel, 2000).

Modèles DEB En terme de règle d'allocation de l'énergie, un modèle DEB considère que l'énergie assimilée intègre en premier lieu un compartiment réserve. De ce compartiment réserve, l'énergie est mobilisée pour les différentes fonctions d'un individu. Une part fixe de l'énergie est allouée à la croissance et la maintenance, avec priorité pour la maintenance. L'autre part est allouée au développement (puis à la reproduction au stade adulte) et à la maintenance de la maturité (Fig. 1.15).

1.2.4.2 Contraintes et attentes de modélisation liées au sujet d'étude

Plusieurs éléments nous ont amené à développer notre modèle dans le cadre de la théorie DEB. Dans ce travail, nous disposons de données sur la croissance et d'informations sur la reproduction de la population étudiée. Nous ne disposons pas de données physiologiques,

et en particulier, sur l'ingestion et la respiration d'un individu en milieu contrôlé. Les processus considérés dans les modèles bioénergétiques statiques et de production nette requièrent cependant cette relation entre taux de respiration et poids de l'individu ; cette information n'est pas indispensable à la construction d'un modèle DEB.

Les modèles bioénergétiques généralement utilisés reposent sur des relations allométriques du poids du type $R = \alpha W^\beta$, avec R le taux de respiration par exemple, W le poids de l'individu et α et β deux constantes. Dans le cas où la constante β est égale à 1, il est possible de donner une dimension à la constante α (quantité d'oxygène par unité de poids et unité de temps, par exemple). Cependant, la constante β est généralement différente de 1. Il est donc difficile de donner une dimension à la constante α et ainsi, une interprétation physiologique, bien que la respiration soit bien décrite par cette relation allométrique. La théorie DEB ne fait donc pas usage de ces relations empiriques pour la modélisation des processus.

En outre, les modèles de production nette ne considèrent pas que les processus de synthèse pour la croissance sont associées à la respiration puisque cette énergie est ôtée du bilan en amont du processus de croissance. Or les réactions biochimiques en jeu pour la synthèse de protéines sont les mêmes, que ces protéines soient associées aux processus de maintenance ou de croissance. Ces réactions nécessitent de l'oxygène. Pour cette raison, la respiration n'est pas considérée comme une variable explicative dans le bilan énergétique dynamique de la théorie DEB.

Notre objectif est d'étudier la fonction de reproduction. Cette fonction est étudiée par le biais des modèles de production nette (van Winckle *et al.*, 1997; Lambert *et al.*, 2003). La paramétrisation des règles d'allocation de l'énergie nécessite une connaissance de la stratégie des individus en fonction de l'environnement rencontré or c'est bien ce que nous cherchons à explorer par le biais de la modélisation. Limiter le nombre de règles nous semble une démarche intéressante pour identifier les processus en jeu. La théorie DEB constitue un cadre général qui nous permet d'étudier de manière déterministe le lien environnement-poisson tout en apportant un éclairage nouveau sur de nombreux processus physiologiques (*e.g.* croissance, métamorphose, reproduction). Nous détaillons la description de cette théorie dans la partie suivante.

1.3 Construction de l'outil

Dans ce travail, nous développons un outil basé sur la théorie DEB nous permettant d'étudier l'effet de l'environnement sur la croissance, le développement et la reproduction d'un individu en fonction des conditions environnementales qu'il rencontre ainsi que sa capacité de survie face au manque de ressources.

1.3.1 Description de la théorie DEB

La théorie DEB est basée sur un ensemble d'hypothèses dont la formulation mathématique permet de décrire et de quantifier, au cours du cycle de vie d'un individu, les flux entrants et sortants de matière et d'énergie, en respectant les lois fondamentales de la thermodynamique (Kooijman, 2000). L'un des objectifs principaux de la théorie est d'identifier les processus physiologiques communs aux organismes vivants pour permettre leur comparaison et ainsi comprendre les différentes adaptations qui ont eu lieu au cours de l'Évolution. Une description complète de la théorie est donnée par Kooijman (2000). Les différents éléments de cette partie en sont issus.

Cette théorie a été appliquée à de nombreux organismes : micro-organismes (Tolla, 2006), insectes (Péry *et al.*, 2002), copépodes (Kuijper *et al.*, 2004), bivalves (van Haren and Kooijman, 1993; Bacher and Gangnery, 2006; Pouvreau *et al.*, 2006; van der Veer *et al.*, 2006) et poissons plats (van der Veer *et al.*, 2001, 2003). Elle a été récemment appliquée pour la modélisation d'un écosystème pélagique (Maury *et al.*, In press).

Dans le cadre de ce travail, nous appliquons la théorie DEB à la modélisation du cycle de vie d'un poisson. La théorie DEB propose un modèle de croissance basé sur des règles de prise de nourriture et d'utilisation de l'énergie assimilée en fonction des conditions de nourriture et de température vécues par un individu. Les processus clés de la théorie DEB sont l'ingestion, la digestion, la mise en réserve de l'énergie assimilée, la maintenance, la croissance, le développement et la reproduction. Trois stades de vie sont distingués : *i*) l'embryon, qui ne se nourrit ni ne se reproduit, *ii*) le juvénile, qui se nourrit mais ne se reproduit pas et *iii*) l'adulte qui se nourrit et se reproduit. Les transitions entre deux stades sont des évènements ponctuels.

1.3.1.1 Définition des variables

Un individu est représenté par quatre entités (variables d'état) : la structure, la réserve, la maturité et le compartiment reproduction (Fig. 1.15a). La réserve désigne l'ensemble des constituants de l'organisme disponibles pour un usage métabolique. Ce terme ne désigne pas une quantité de matière stockée pour une utilisation future. La structure désigne l'ensemble des constituants de l'organisme qui sont nécessaires au fonctionnement de l'organisme et nécessitent un entretien (dégradation- synthèse des protéines par exemple). La théorie DEB suppose qu'il n'y a pas de maintenance associée à la réserve. Aux stades embryon et juvénile, la structure et la réserve participent au poids de l'individu tandis que la maturité correspond à une énergie dissipée. Elle a le statut d'information et correspond à l'énergie investie par l'individu pour se complexifier jusqu'à acquérir la capacité de se reproduire au stade adulte. Le système immunitaire et le système hormonal par exemple sont des éléments que l'individu acquiert au cours de son développement ; la maturité ne concerne pas seulement le système reproducteur. Au stade adulte, l'individu stocke ensuite de l'énergie dans le compartiment reproduction (Fig. 1.15b). Ce compartiment

reproduction contribue également au poids de l'individu et a la même composition que la réserve.

La structure et la réserve obéissent à certaines règles. Leur composition est constante : il s'agit de l'hypothèse d'homéostasie forte. La composition totale de l'individu peut varier en fonction des conditions environnementales rencontrées mais lorsque les conditions sont constantes, le ratio réserve sur structure reste constant ; il s'agit de l'hypothèse d'homéostasie faible. Ce ratio définit la densité de réserve de l'individu, qui est une notion importante de la théorie. Elle intervient dans les étapes qui ont permis de définir la dynamique de la réserve (voir les équations de l'Annexe 3.1).

1.3.1.2 Dynamique

En terme de dynamique, l'individu ingère puis assimile une énergie qui intègre la réserve. Cette énergie dépend des conditions de nourriture du milieu et de la surface d'assimilation de l'individu. Une partie de l'énergie contenue dans la réserve est mobilisée. Une part fixe (κ) de cette énergie est allouée à la maintenance somatique et à la croissance, avec priorité pour la maintenance somatique. L'autre part ($1 - \kappa$) est allouée vers la maturité et la maintenance de cette maturité aux stades embryon et juvénile (Fig. 1.15a). La transition entre deux stades intervient lorsque la variable maturité atteint la valeur seuil caractéristique de la naissance et de la puberté. À la puberté, la maturité atteint son stade le plus élevé, et l'énergie qui était investie pour se complexifier est alors stockée en vue de la première reproduction. L'individu continue d'allouer cependant de l'énergie pour maintenir son niveau de complexité (Fig. 1.15b). Les règles d'utilisation du compartiment reproduction sont spécifiques de chaque espèce. La conversion du compartiment reproduction en œufs a une certaine efficacité κ_R .

Dans la version standard du modèle DEB décrite par Kooijman (2000), la maturité n'est pas considérée de manière explicite. L'hypothèse est que ce seuil d'énergie investie dans la maturité est atteint pour une longueur donnée. Il n'est donc pas nécessaire de modéliser l'allocation d'énergie vers la maturité ; l'individu change de stade pour une longueur donnée à la naissance et à la puberté.

Les surfaces et les volumes jouent un rôle fondamental dans la théorie. Le cas le plus simple pour illustrer cette idée est celui d'un organisme unicellulaire. La théorie DEB suppose que l'assimilation d'énergie dépend de la surface de la cellule tandis que les processus de maintenance dépendront de son volume. La longueur n'est pas une variable explicative de ces processus. La longueur permet cependant d'évaluer le volume structurel d'un individu lorsque la croissance de cet individu est isomorphe, c'est à dire que la relation entre surface (ou volume) et longueur de l'individu reste constante au cours de la croissance. Dans ce cas, il n'est pas nécessaire de connaître la surface qui intervient dans le processus d'assimilation puisque cette surface représente une part constante de la surface totale de l'individu. Il s'agit cependant de vérifier que la longueur considérée n'est pas fonction des réserves de l'individu (réserve et compartiment reproduction). Chez un poisson comme l'anchois, la longueur totale de l'individu n'est pas fonction des réserves.

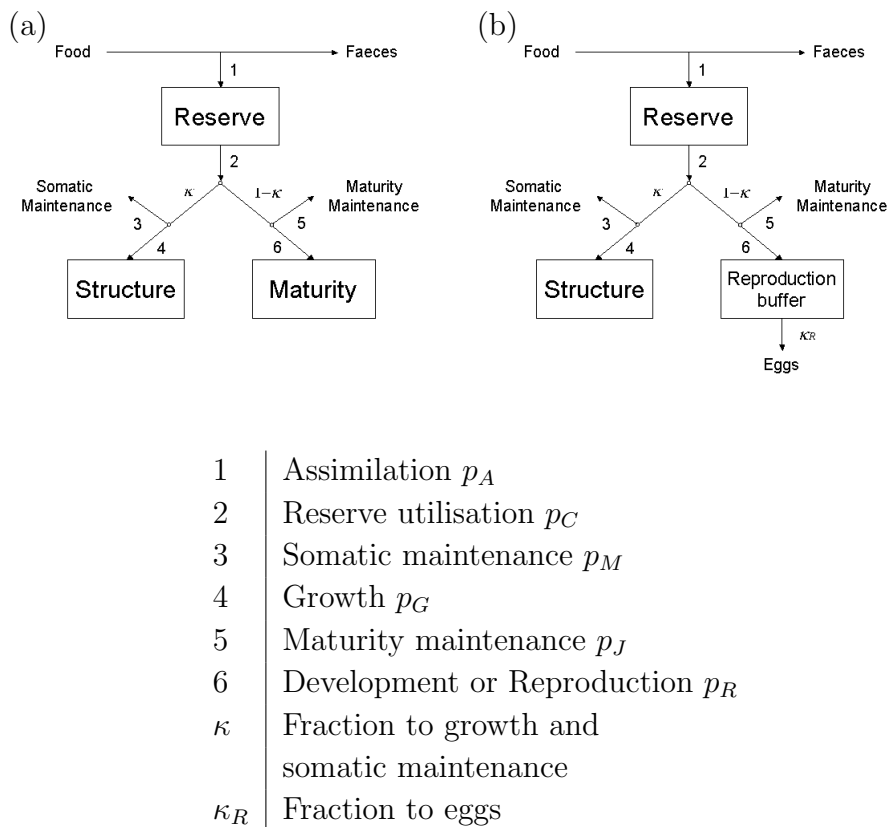


FIG. 1.15: Flux d'énergie à travers un individu (a) aux stades embryon et juvénile et (b) au stade adulte

Les paramètres associés aux différents flux sont constants tout au long du cycle de l'individu dans la version standard du modèle DEB.

La physiologie d'un individu dépend de sa température corporelle. Nous travaillons sur un organisme ectotherme. À l'échelle de temps considérée, nous supposons que la température corporelle est celle de la température de la masse d'eau dans laquelle se trouve le poisson. Dans le modèle DEB standard, la loi d'Arrhenius s'applique à l'ensemble des flux (voir équations de l'Annexe 3.1).

1.3.1.3 Propriétés

Effet environnemental sur les paramètres de von Bertalanffy En conditions constantes de nourriture et de température, la croissance d'un individu modélisée par un modèle DEB standard suit une courbe de von Bertalanffy (Kooijman, 1988, 2000). La théorie DEB fournit donc une interprétation physiologique des paramètres de von Bertalanffy et en particulier une interprétation physiologique du lien entre le coefficient de croissance de von Bertalanffy k et la longueur asymptotique L_∞ pour une espèce donnée mais également entre espèces proches, sur la base des relations de standardisation par la taille (voir Annexe C). Depuis les travaux de Beverton and Holt (1959), la corrélation entre

k et L_∞ pour des espèces proches est largement décrite dans la littérature (Charnov, 1993; Pauly, 1980). On se place donc dans un contexte qui est cohérent avec les observations générales sur la croissance des poissons.

1.3.1.4 Flux de matière

La théorie DEB définit la notion de 'produit' comme toute matière qui n'est pas variable d'état du modèle mais qui entre dans le bilan des flux de matière. L'oxygène respiré, la quantité de fécès mais également le tronc des arbres, les tests siliceux des diatomées ou encore les poils des mammifères sont des exemples de produits (Kooijman, 2000). La théorie DEB suppose que la formation d'un produit est une somme pondérée des trois flux caractéristiques de la théorie : l'assimilation (conversion de la nourriture en réserve), la dissipation (maintenance, développement et coûts de conversion pour les œufs chez les adultes) et la croissance (conversion de la réserve en structure). Les coefficients de pondération de ces flux sont spécifiques d'un produit. Pour les fécès par exemple, seule la contribution associée au flux d'assimilation est à considérer. Les flux de matière associés à la formation de l'otolithe peuvent donc être modélisés.

1.3.2 Construction des variables forçantes du modèle bioénergétique

Le modèle DEB standard considère deux variables d'environnement, la température et la densité de nourriture. Il s'agit de construire ces deux fonctions avec un pas de temps journalier, adapté au schéma de reproduction de l'anchois (ponte tous les 4 jours en moyenne). Les variables forçantes sont dans un premier temps construites pour la calibration du modèle individu. On construit un cycle annuel moyen qui reproduit les variations saisonnières données par le modèle d'environnement. La variabilité inter-annuelle et spatiale donnée par le modèle d'environnement sera ensuite prise en compte.

La production primaire et la température données par le modèle d'environnement sont les variables considérées. La version 2 du modèle corrige la faible production primaire modélisée dans le nord du golfe de Gascogne (Huret, 2005a).

Le modèle biogéochimique dont nous disposons couvre la période 1997 - 2003. Nous ne prenons pas en compte les années 1997 et 1998 pour ne pas dépendre des conditions initiales du modèle. On s'intéresse donc à la période 1999-2003.

Température En fonction du stade de vie, la température considérée n'est pas la même. On considère la température de surface pour les larves et juvéniles et la température moyenne de la colonne d'eau pour les adultes. La température de surface est en réalité la température de la couche d'eau 0–20 m, dans laquelle les larves et juvéniles sont observés durant les campagnes à la mer d'été et d'automne. L'épaisseur variable des couches sigma du modèle hydrodynamique en fonction de la bathymétrie est prise en compte pour le

calcul de la moyenne. Pour la température des adultes, on tient compte du fait que les adultes migrent vers la surface la nuit pendant la période de reproduction et que la colonne d'eau est stratifiée à cette période ; la température de surface est plus élevée.

Nourriture On considère la production primaire donnée par les compartiment diatomées et dinoflagellés. La production primaire est intégrée sur la verticale (Fig. 1.16b)

On dispose alors d'une valeur par jour dans chaque grille du modèle pour les trois variables d'environnement, température de surface, température moyenne et production primaire. On effectue ensuite la moyenne de ces variables sur la zone Sud du golfe de Gascogne ; l'ensemble des mailles du modèle situées au sud du parallèle 46°N est pris en compte, jusqu'à l'isobathe 200 m. On calibre alors notre modèle anchois pour un individu qui réaliserait son cycle dans le sud-est du golfe de Gascogne.

Pour la calibration du modèle, on réalise enfin la moyenne de ces trois variables sur la période 1999 - 2003. On dispose ainsi d'un cycle annuel moyen de variables forçantes, à l'échelle de la journée (Fig. 1.16a et b).

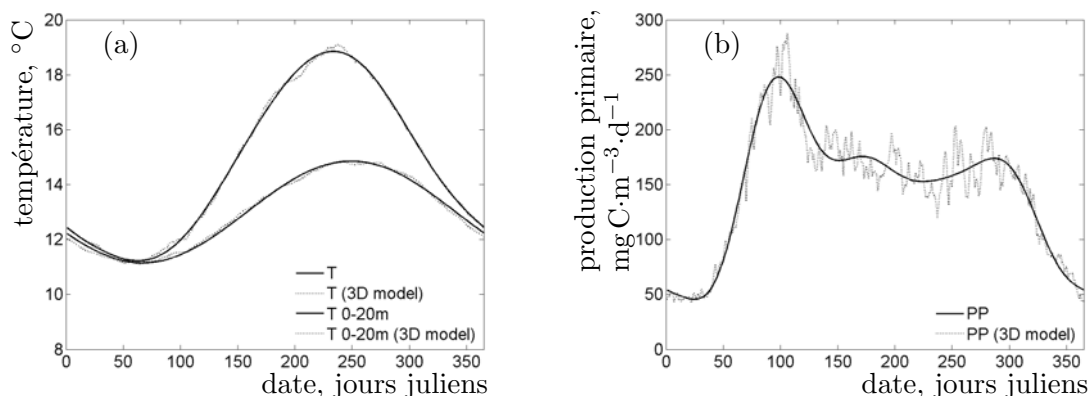


FIG. 1.16: Conditions moyennes (a) de température et de température de surface(0-20 m) et (b) de production primaire données par le modèle d'environnement du plateau du golfe de Gascogne (lignes pointillées : sorties du modèle d'environnement et lignes continues : transformée de Fourier).

La minimisation des temps de calcul pour la calibration du modèle est importante. Dans notre cas, le temps d'intégration numérique est fortement dépendant du temps de calcul de la valeur de la température et de la nourriture à chaque pas de temps. On utilise en effet les schémas d'intégration du logiciel Matlab, qui adaptent le pas de temps en fonction des trajectoires des variables d'état. Il faut alors interpoler les valeurs journalières lorsque le pas de temps est inférieur (ou supérieur) à la journée. Pour éviter ce temps de calcul lors de la calibration du modèle, nous nous sommes donnés une expression analytique des conditions de température et de nourriture en utilisant une transformée de Fourier. La routine `fnfourier` du package DEBtool² est utilisée. Les fonctions utilisées sont présentées dans la Fig. 1.16.

²<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/>

1.3.3 Synthèse de l'approche choisie

Il s'agit de caractériser l'ensemble des phases du cycle de vie de l'anchois dans le cadre de la théorie DEB. La physiologie du poisson est peu connue, nous avons donc travaillé sur la représentation de cette physiologie. Pour cela, nous n'avons pas considéré le poisson comme une variable du modèle d'environnement. Nous évaluons ensuite la capacité du modèle à générer des saisons de ponte différentes en fonction des années et l'influence sur le développement et la survie des larves. La Fig. 1.17 synthétise cette approche de modélisation.

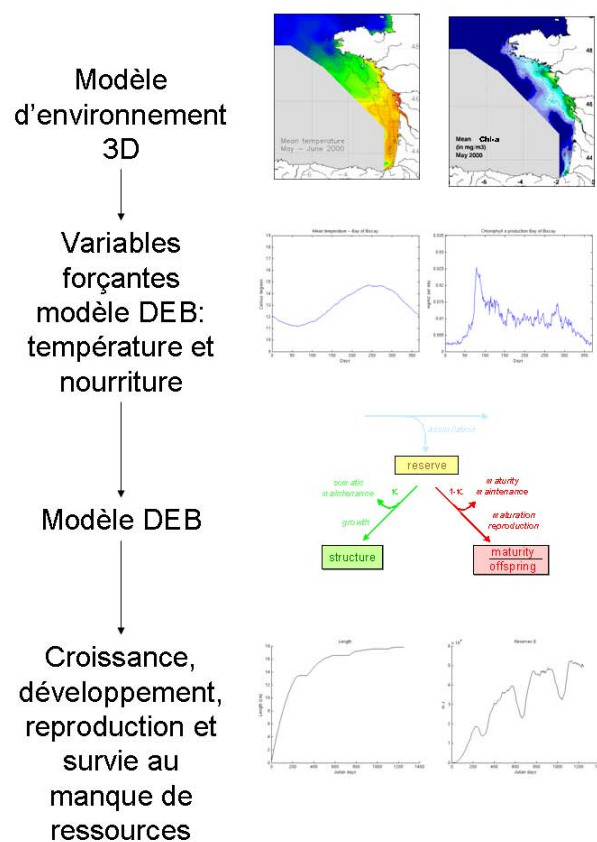


FIG. 1.17: Description de l'approche de modélisation de la croissance, du développement et de la reproduction de l'anchois du golfe de Gascogne

Bibliographie

- Allain, G., Petitgas, P., and Lazure, P. 2001. The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, **10**(2) : 151–163.
- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by

- Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5) : 407–418.
- Arhonditsis, G.B., and Brett, M.T. 2004. Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modelling. *Marine Ecology Progress Series*, **271** : 13–26.
- Ault, J.S., Luo, J., Smith, S.G., Serafy, J.E., Wang, J.D., Humston, R., and Diaz, G.A. 1999. A spatial dynamic multistock production model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56** : 4–25.
- Bacher, C., and Gangnery, A. 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research*, **56**(2) : 140–155.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. In : *Ciba Foundation colloquia in aging. V. The lifespans of animals*. Churchill, London. pp. 142–177.
- Borja, A, Uriarte, Andrés, Egaña, J, Motos, L, and Valencia, V. 1998. Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967-1996). *Fisheries Oceanography*, **7**(3/4) : 375–380.
- Brandt, S.B., and Hartman, K.J. 1993. Innovative approaches with bioenergetics models : Future applications to fish ecology and management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**(5) : 731–735.
- Campana, S.E. 1990. How reliable are growth back-calculation based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47** : 2219–2227.
- Cendrero, O., Cort, J.L., and de Cardenas, E. 1981. Revision de algunos datos sobre la biología de la anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Mar Cantabrico. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, **6** : 117–124.
- Charnov, E. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, New York.
- Clark, C.W., and Mangel, M. 2000. *Dynamic state variable models in ecology*. New York : Oxford University Press.
- Fiksen, O., Giske, J., and Slagstad, D. 1995. A spatially explicit fitness-based model of capelin migrations the Barents Sea. *Fisheries Oceanography*, **4** : 193–208.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length : a critical review. *Journal of Fish Biology*, **36** : 883–902.
- Fulton, E. A., M., Smith A. D., and Johnson, C. R. 2004a. Biogeochemical marine ecosystem models I : IGBEM - a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling*, **174** : 267–307.
- Fulton, E. A., Parslow, J. S., M., Smith A. D., and Johnson, C. R. 2004b. Biogeochemical marine ecosystem models II : the effect of physiological detail on model performance. *Ecological Modelling*, **174** : 371–406.

- Hansen, M.J., Boisclair, D., Brandt, S.B., Hewett, S.W., Kitchell, J.F., Lucas, M.C., and Ney, J.J. 1993. Applications of bioenergetic models to fish ecology and management : Where do we go from here? *Transactions of the American Fisheries Society*, **122** : 1019–1030.
- Heath, M., Scott, B., and Bryant, A. D. 1997. Modelling the growth of herring from four different stocks in the North Sea. *Journal of Sea Research*, **38** : 413–436.
- Humston, R., Olson D. B., and Ault, J. S. 2004. Behavioral assumptions in models of fish movement and their influence on population dynamics. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133** : 1304–1328.
- Huret, M. 2005a. *Modèle de production phytoplanctonique du Golfe de Gascogne*. Tech. rept. Ifremer.
- Huret, M. 2005b. *Techniques d'assimilation des données satellitales de "couleur de l'eau" pour la détermination de la production primaire pélagique en milieu dynamique côtier*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier Toulouse III.
- ICES. 2006. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy (WGMHSA).5-14 September 2006, Galway, Ireland. *ICES CM 2006/ACFM :36.*, 402–511.
- Irigoiien, X., Fiksen, O., Cotano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., and Motos, L. 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74** : 132–148.
- Jorgensen, C., and Fiksen, O. 2006. State-dependent energy allocation in cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63** : 186–199.
- Karim, M.R., Sekine, M., Higuchi, T., Imai, T., and Ukita, M. 2003. Simulation of fish behavior and mortality in hypoxic water in an enclosed bay. *Ecological Modelling*, **159** : 27–42.
- Kooijman, S.A.L.M. 1988. The von Bertalanffy growth rate as a function of physiological parameters : a comparative analysis. In : Hallam, T.G. et al. (ed), *Mathematical Ecology*. Amsterdam : World Scientific. pp. 3–45.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Koutsikopoulos, C., and Le Cann, B. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, **60** : 9–19.
- Kuijper, L. D. J., Anderson, T. R., and Kooijman, S.A.L.M. 2004. C and N gross efficiencies of copepod egg production studies using a Dynamic Energy Budget model. *Journal of Plankton Research*, **26** : 213–226.
- Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Lazure, P., Froidefond, J.M., Jegou, A.M., and Sautour, B. 2001. Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **212** : 117–130.

- Lambert, Y., Yaragina, N.A., Kraus, G., Marteinsdottir, G., and Wright, P.J. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Sciences*, **33** : 115–159.
- Lazure, P., and Jégou, A.-M. 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, **21**(2) : 165–177.
- Lazure, P., and Salomon, J. P. 1991. Coupled 2D and 3D modelling of coastal hydrodynamics. *Oceanologica Acta*, **14** : 173–180.
- Lehodey, P., Chai, F., and Hampton, J. 2003. Modelling climate-related variability of tuna populations from a coupled ocean-biogeochemical-population dynamics model. *Fisheries Oceanography*, **12** : 483–494.
- Lika, K., and Nisbet, R.M. 2000. A dynamic energy budget model based on partitioning of net production. *Journal of Mathematical Biology*, **41** : 361–386.
- Loyer, S. 2001. *Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- Luo, J., Hartman, K. J., Brandt, S. B., Cerco, C. F., and Rippetoe, T. H. 2001. A spatially-explicit approach for estimating carrying capacity : an application for the Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) in Chesapeake Bay. *Estuaries*, **24** : 545–556.
- Madon, S.P., Williams, G.D., West, J.M., and Zedler, J.B. 2001. The importance of marsh access to growth of the California killifish, *Fundulus parvipinnis*, evaluated through bioenergetics modeling. *Ecological Modelling*, **136**(2-3) : 149–165.
- Massé, J. 1996. Acoustic observations in the Bay of Biscay : schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2) : 227–234.
- Maury, O., Faugeras, B., Shin, Y.-J., Poggiale, J.-C., Ben Ari, T., and Marsac, F. In press. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1 : The model. *Progress In Oceanography*.
- Megrey, B. A., Rose, K. A., Klumb, R. A., Hay, D. E., Werner, F. E., Eslinger, D. L., and Smith, S. L. 2007. A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model : Description, calibration, and sensitivity analysis. *Ecological Modelling*, **202** : 144–164.
- Millàn, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41** : 73–86.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2) : 117–140.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **39**(2) : 175–192.

- Pecquerie, L., Huret, M., Petitgas, P., and Menesguen, A. 2004. Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to characterise food conditions of anchovy in the Bay of Biscay. *ICES CM 2004/P :33*, 16 p.
- Péry, A.R.R., Mons, R., Flammarion, P., Lagadic, L., and Garric, J. 2002. A modelling approach to link food availability, growth, emergence, and reproduction for the midge *Chronomus riparius*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **21** : 2507–2513.
- Petitgas, P., and Grellier, P. 2003. Size selective processes for anchovy in Biscay, 2000-2002 : recruitment, adult survival and spawning. *ICES CM*, **2003/N :07** : 11 pp.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., Lebarbier, E., and Le Cann, A. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES Journal of Marine Science*, **60** : 437–445.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A. M. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research*, **28** : 41–52.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A.-M. 2006. Typology of hydrological structures modelled and observed over the bay of Biscay shelf. *Scientia Marina*, **70**(Suppl. 1) : 43–50.
- Planque, B., Bellier, E., and Lazure, P. 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, **16**(1) : 16–30.
- Plounevez, S., and Champalbert, G. 1999. Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49** : 177–191.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., and Alunno-Bruscia, M. 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, **56**(2) : 156–167.
- Railsback, S. F., Lamberson R. H. Harvey B. C., and Duffy, W. E. 1999. Movement rules for individual-based models of stream fish. *Ecological Modelling*, **123** : 73–89.
- Rose, K. A., Werner, F. E., Megrey, B. A., Aita, M. K., Yamanaka, Y, Hay, D. E., Schweigert, J. F., and Foster, M. B. 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.
- Shin, Y.J., 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.J., Shannon, L.J., and Cury, P.M. 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.
- Tolla, C. 2006. *Modelling Microbial Populations in Variable Environments*. Thesis, Institute of Molecular and Cellular Biology, Vrije Universiteit, Amsterdam.

- Uriarte, A. 2002. Results of the anchovy otolith exchange programme from areas VIII and IXa. *Annex VIII, Final report of the PELASSES project to the European Commission, Directorate General Fisheries, project 99/010.*
- Uriarte, A., Prouzet, P., and Villamor, B. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2) : 237–255.
- van der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56** : 85–102.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., and van der Meer, J. 2001. Intra- and interspecific comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research*, **45** : 303–320.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., Leggett, W.C., and van der Meer, J. 2003. Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory) : implications for recruitment. *Journal of Sea Research*, **50** : 255–270.
- van der Veer, H.W., Cardoso, J.F.M.F., and van der Meer, J. 2006. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research*, **56**(2) : 107–124.
- van Haren, R.J.F., and Kooijman, S.A.L.M. 1993. Application of the Dynamic Energy Budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research*, **31** : 119–133.
- van Winckle, W., Shuter, B.J., Holcomb, B.D., Jager, H.I., J.A., Tyler, and S.Y., Whitaker. 1997. Regulation of energy acquisition and allocation to respiration, growth and reproduction : simulation model and example using rainbow trout. In : Chambers, R.C., and Trippel, E.A. (eds), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Fish and Fisheries Series 21. Chapman & Hall, London. pp. 103–137.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, **10** : 181–213.
- von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology*, **32** : 217–231.
- Ware, D.M., and Thomson, R.E. 2005. Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. *Science*, **308** : 1280–1284.
- Whitehead, P.J.P. 1990. Engraulididae. In : Quéro, J.C.; Huear, J.C.; Karrer C.; Post A.; Saldanha L. (ed), *Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (Clofeta)*, vol. 1. Unesco. JNICT Portugal. pp. 228–229.
- Whitehead, PJP, Nelson, GJ, and Wongratana, T. 1988. *Clupeoid Fishes of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings*. Vol. 7, Part 2. Rome.

Chapter 2

Environmental effect on von Bertalanffy parameters: the use of bioenergetics to model anchovy growth

Résumé détaillé

La courbe de croissance de von Bertalanffy $\mathcal{L}(a) = \mathcal{L}_\infty(1 - e^{-k(a-a_0)})$ est l'équation la plus utilisée pour décrire la croissance des poissons. Les paramètres k et \mathcal{L}_∞ de cette équation ne prennent pas en compte l'effet de l'environnement. Peu d'études se basent sur une interprétation physiologique des paramètres de cette équation pour expliquer les différences de croissance d'une même espèce dans des environnements différents. La théorie DEB donne une interprétation physiologique de ces paramètres et prend en compte l'effet de la température et des conditions de nourriture sur ces paramètres (Fig. 2.2). De plus, dans le cadre de cette théorie, le coefficient de croissance de von Bertalanffy k et la longueur asymptotique \mathcal{L}_∞ sont explicitement reliés¹. Cette propriété de la théorie nous a particulièrement intéressé car la corrélation entre k et \mathcal{L}_∞ est largement décrite dans la littérature. Nous nous sommes basés sur cette théorie pour évaluer les paramètres de von Bertalanffy qui décrivent le potentiel physiologique de croissance de l'anchois du golfe de Gascogne dans son environnement.

Nous utilisons des données récemment acquises sur la croissance des juvéniles d'anchois pour réviser la courbe de croissance d'un individu moyen. La période de croissance des juvéniles a lieu en été sur une période de quelques mois. En comparaison, la croissance des adultes intègre les variations saisonnières de l'environnement et la période hivernale en particulier. Pour établir le potentiel physiologique d'un individu moyen, il faut donc corriger l'effet de ces environnements contrastés sur la croissance. Pour cela, un modèle DEB de la croissance et de la reproduction de l'anchois du golfe de Gascogne est développé. Seule la partie croissance est présentée dans ce chapitre; la partie reproduction du modèle est présentée dans le Chap. 3. Les paramètres de ce modèle sont ensuite utilisés pour évaluer les paramètres de von Bertalanffy dans des conditions moyennes de l'environnement. La croissance des juvéniles est alors comparée pour deux années différentes, 1999 et 2003. La courbe de croissance des juvéniles d'anchois du Sud Benguela (Afrique du sud) est donnée dans la littérature. Nous la comparons à la courbe de croissance de l'anchois du golfe de Gascogne sur la base des paramètres de von Bertalanffy obtenus. L'environnement moyen vécu par les juvéniles et les adultes du Sud Benguela est alors estimé.

Pour l'anchois du golfe de Gascogne, nous estimons $k = 1.12 \text{ a}^{-1}$ et $a_0 = 0.123 \text{ a}$ à 13°C et $\mathcal{L}_\infty = 18.6 \text{ cm}$ (Fig. 2.5). La croissance des juvéniles en 2003 est plus rapide qu'en 1999 (Fig. 2.6). Nous expliquons cette différence par des conditions de température plus élevées en 2003. Nous estimons également que les conditions de nourriture sont en moyenne plus favorables en 2003 pour ces juvéniles. En comparaison, les juvéniles d'anchois du golfe de Gascogne ont une croissance plus rapide que ceux du Sud Benguela. À l'échelle d'un individu, nous estimons que les conditions de nourriture sont semblables pour la croissance dans le Sud Benguela et dans le golfe de Gascogne en 1999 (Fig. 2.7). Il s'agit bien de la quantité de nourriture assimilée par un individu moyen, et non de la quantité de nourriture disponible pour l'ensemble de la population. La comparaison entre ces deux zones montre

¹les notations k et a_0 sont employées plutôt que les notations classiques K et t_0 pour ne pas employer la même notation pour deux notions différentes dans les différents chapitres

que les juvéniles d'anchois du Golfe de Gascogne ont une croissance plus rapide que ceux du Sud Benguela. Il en est de même pour les adultes qui semblent expérimenter des conditions plus favorables dans le Golfe de Gascogne.

Les paramètres de von Bertalanffy que nous obtenons donnent une longueur asymptotique plus faible que les précédentes études réalisées sur les adultes de la population d'anchois du golfe de Gascogne. Les croissances obtenues sont cependant comparables à l'âge 1, 2 et 3. L'étude montre qu'il est possible de décrire la forte croissance des juvéniles en prenant en compte les caractéristiques de leur environnement pendant cette période, et en particulier un effet température (Fig. 2.4). Nous soulignons l'importance d'une condition initiale de la courbe de von Bertalanffy ayant une interprétation biologique comme la longueur et l'âge à la métamorphose pour réaliser des comparaisons de croissance sur la base des paramètres de von Bertalanffy. Nous suggérons également qu'une température de référence soit associée aux paramètres de von Bertalanffy afin de pouvoir comparer leur valeur entre différentes populations ayant subi différentes conditions environnementales.

Environmental effect on von Bertalanffy parameters: the use of bioenergetics to model anchovy growth

Laure Pecquerie¹, Pierre Petitgas¹, Patrick Grellier¹ and Sebastian A.L.M. Kooijman². *Canadian Journal of Aquatic and Fisheries Science* (In prep).

¹Ifremer, Département Écologie et Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

²Department of Theoretical Biology
Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands

Abstract Physiological effects of temperature and food on growth can be included in von Bertalanffy parameters in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. When constant, different food and temperature levels lead to different von Bertalanffy parameters, with an explicit inverse relationship between k and \mathcal{L}_∞ . In the present study, we apply this general theory to estimate von Bertalanffy parameters for the Bay of Biscay anchovy population, assuming that juveniles experience summer conditions whereas adult growth results from conditions integrated over multiple seasons. Juvenile data collected in autumn allow the revision of the anchovy growth curve. We found $k = 1.12 \text{ a}^{-1}$ and $a_0 = 0.123 \text{ a}$ at 13°C and $\mathcal{L}_\infty = 18.6 \text{ cm}$. On the basis of von Bertalanffy parameters, we compare Bay of Biscay conditions to the Southern Benguela region, for which juvenile data of the same species *Engraulis encrasicolus* are available. Compared to the Southern Benguela anchovy, Bay of Biscay juveniles might experience warmer temperature conditions which explains their faster growth, whereas Bay of Biscay adult anchovy might experience better food conditions. To allow growth comparisons on the basis of von Bertalanffy parameters, we emphasize here the need for a biological initial condition, such as length and age at metamorphosis and we suggest that a reference temperature should be associated with von Bertalanffy parameters.

Keywords *Engraulis encrasicolus*, Dynamic Energy Budget theory, maximum length, von Bertalanffy ultimate length, von Bertalanffy growth coefficient, food effect, temperature effect.

2.1 Introduction

The von Bertalanffy (VB) growth equation is the most commonly used descriptor of indeterminate growth (Charnov, 1993) and fish growth in particular (Chen *et al.*, 1992). Although this equation was established following physiological assumptions, environmental conditions were not taken into account. However, fish growth can occur in different environments through ontogeny. Hence, we need to correct for environmental effect to combine data and evaluate the von Bertalanffy parameters that describe the growth potential of an average individual in a given environment.

Dynamic Energy Budget (DEB) theory provides a conceptual and quantitative framework to both physiologically interpret von Bertalanffy parameters and reflect the physiological effect of temperature and food on rates and energy supply respectively (Kooijman, 1988, 2000). DEB theory states that in constant environmental conditions, von Bertalanffy parameters can be expressed as a combination of some physiological parameters. These parameters are constant all along the life of an individual if temperature is constant. In the context of DEB theory, if the intra-specific variation of parameter values is small, different von Bertalanffy parameters between juveniles and adults or among populations of the same species can thus be explained by contrasted environments in terms of average food and/or temperature levels.

In the present work, we apply DEB theory to the growth of Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). This short-lived species is widely distributed along the East-Atlantic coasts, from the North Sea to the South African waters, and the Mediterranean Sea (Whitehead *et al.*, 1988; Whitehead, 1990). Numerous studies describe the growth of this species with a von Bertalanffy growth equation (*e.g.* Gu erault and Avrilla, 1974; Cendrero *et al.*, 1981; Prosch, 1986; Morales-Nin and Pertierra, 1990; Bellido *et al.*, 2000; Sinovcic, 2000; Basilone *et al.*, 2004). Parameter values can greatly differ, and the value of the VB growth coefficient k in particular. It ranges between 0.3 a^{-1} in the Strait of Sicily (Basilone *et al.*, 2004) and 1.6 a^{-1} in the Southern Benguela (Prosch, 1986) respectively. These growth studies are mainly based on adult length-at-age, except in the Southern Benguela region, where juvenile data are used (Prosch, 1986). As anchovy is a fast-growing species, taking into account the detailed growth pattern during the juvenile phase might influence the estimation of the von Bertalanffy parameters.

We use recent data on juvenile growth to actualise Bay of Biscay anchovy growth parameters. Juveniles realise their growth in summer and autumn months (Irigoi en *et al.*, 2007), while adult growth integrate seasonal conditions and winter period in particular. We take into account these contrasted environments to estimate von Bertalanffy parameters for the juvenile period, in the context of the DEB theory. We then compare Bay of Biscay juvenile growth to the juvenile growth pattern described by Prosch (1986) for Southern Benguela anchovy.

As von Bertalanffy parameters are easily found in the literature, the method developed in this work to take into account environmental effect on von Bertalanffy parameters can be applied to numerous species and populations for growth comparisons.

2.2 Material and method

2.2.1 Link between DEB theory and von Bertalanffy parameters

2.2.1.1 Description

The standard model of the DEB theory (Kooijman, 2000, 2001; Nisbet *et al.*, 2000) describes the rate at which the organism assimilates and utilizes energy for maintenance, growth and reproduction, as a function of the state of the organism and its environment (*i.e.* food density and temperature). It assumes that the various energetic processes, such as assimilation and maintenance, are dependent either on surface area or body volume. The model further assumes that the assimilated products first enter a reserve pool, from which they are allocated to maintenance, growth and reproduction (Fig. 2.1). This model is based on the κ -rule which states that a fixed fraction κ is allocated to maintenance and growth, with priority for maintenance, while $1 - \kappa$ is allocated to development (for embryos and juveniles) or to reproduction (for adults), and maturity maintenance. An introduction can be found in van der Meer (2006). The notation and symbols are presented in Appendix A.

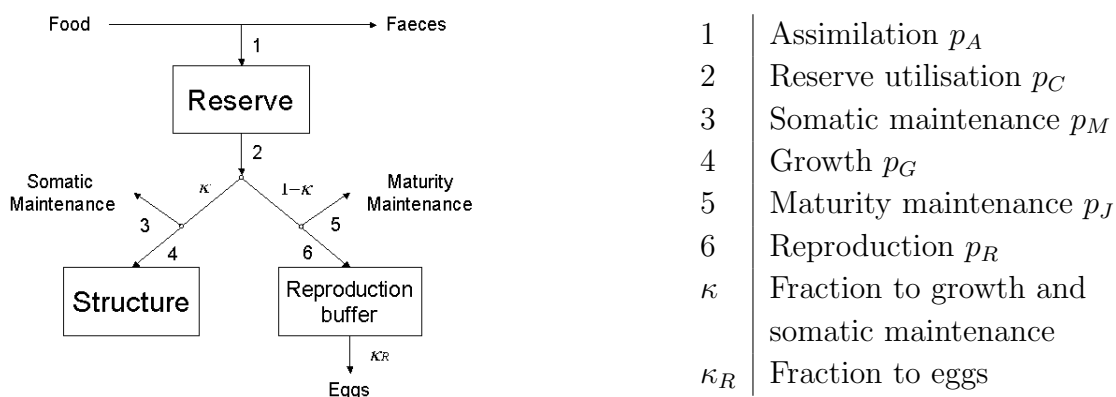


Figure 2.1: Energy fluxes through an individual at the adult stage following DEB theory

2.2.1.2 Constant environment

When conditions of temperature and food density are constant, DEB differential equations can be analytically resolved (Kooijman, 2000, see Eqs. in Pecquerie *et al.*, In prep.).

The model then describes a von Bertalanffy growth with equation:

$$\mathcal{L}(a) = \mathcal{L}_\infty(1 - e^{-k(a-a_0)}) \quad (2.1)$$

with \mathcal{L} the length (cm), k the von Bertalanffy growth coefficient (d^{-1}), a the age of the fish (d) and a_0 is defined by $\mathcal{L}(a_0) = 0$. Von Bertalanffy parameters can be written as combinations of DEB parameters, given length $\mathcal{L}(0)$ at $a = 0$ d:

$$\mathcal{L}_\infty = f \frac{L_m}{\delta} \quad \text{where} \quad L_m = \frac{\kappa \{p_{Am}\}}{[p_M]} \quad (2.2)$$

$$\frac{1}{k} = \frac{3[E_G]}{[p_M]} + \frac{3}{v} \mathcal{L}_\infty \quad (2.3)$$

$$a_0 = \frac{1}{k} \ln \left(1 - \frac{\mathcal{L}(0)}{\mathcal{L}_\infty} \right) \quad (2.4)$$

with f the scaled functional response (-), δ the shape coefficient (-), L_m , the maximum volumetric length an individual can reach (cm), κ the fraction allocated to somatic maintenance and growth (-), $\{p_{Am}\}$ the surface-area specific assimilation rate ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), $[p_M]$ the volume specific maintenance rate ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$), $[E_G]$ the volume-specific cost of structure ($\text{J}\cdot\text{cm}^3$), and v the energy conductance ($\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$). The scaled functional response is defined by a Holling type II function $f = X/(X + X_K)$, with X the food density and X_K the saturation coefficient or Michaelis-Menten constant. Units of X and X_K depend on the application.

We emphasize here the fact that DEB theory provides an explicit inverse relationship between k and \mathcal{L}_∞ (Eq. 2.3) as it was stated by Pütter (1920) and since widely observed (*e.g.* Beverton and Holt, 1959; Pauly, 1980; Charnov, 1993).

2.2.1.3 Temperature effect on growth

All physiological rates depend on body temperature. For a species-specific range of temperatures, the model considers a temperature effect given by

$$p(T) = \exp \left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T} \right) p(T_1) \quad (2.5)$$

where T is the average body temperature (K), T_1 a chosen reference temperature (K), T_A the Arrhenius temperature (K), p a physiological rate (*e.g.* ingestion or respiration rate) ($\text{J}\cdot\text{a}^{-1}$).

As $\{p_{Am}\}$, $[p_M]$ and v are physiological rates, k and a_0 depend on body temperature (Eqs. 2.3 and 2.4). The asymptotic length \mathcal{L}_∞ , however, does not depend on body temperature as it is a ratio of two rates: the temperature effect on each rate is canceled (Eq. 2.2). As fish are ectotherms, their body temperature depend on their environmental

temperature and thus we used the same notation T for both notions. DEB theory predicts that fish in the same food environment but in different water temperatures will have the same asymptotic size. In constant food conditions, we thus can predict how fast the individual will reach its asymptotic size once we know T_A and T . An illustration is given in Fig. 2.2 a.

2.2.1.4 Food effect on growth

Eq. 2.2 states that L_m , the maximum (volumetric) length an individual can reach, depends on processes that are linked to the energy allocation to growth on one hand and maintenance requirements on the other hand. But the energy that is actually assimilated is captured by the value of f , the scaled functional response, that ranges between 0 and 1. It will depend on food conditions (quantified as the food density X) and the ability of the individual to uptake food (captured by the parameter X_K). Therefore, we can observe different asymptotic sizes in populations of the same species, according to $f = X/(X + X_K)$. An illustration is given in Fig. 2.2 b.

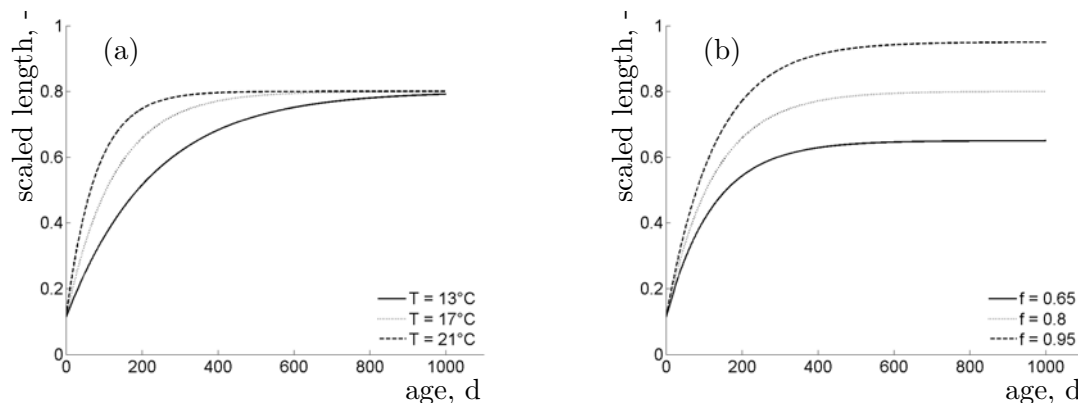


Figure 2.2: Model properties : Growth of an individual with maximum length scaled to unity (scaled length = L/L_m) according to 3 levels of (a) temperature and (b) food density.

2.2.2 Bay of Biscay anchovy data

2.2.2.1 Adult anchovy population in spring

Data to estimate mean length-at-age of the Bay of Biscay anchovy population were collected during Ifremer acoustic spring surveys. These surveys are undertaken each year to evaluate small pelagic species abundances in the Bay of Biscay. The entire French shelf is covered along parallel regularly spaced transects (Massé, 1996) and mid-water pelagic trawl hauls are undertaken depending on the recorded echotraces, following standard methodology to identify echotraces to species as well as estimate biological parameters (Petitgas *et al.*, 2003). Individual data (Table 2.1) on total length (nearest 0.5 cm), age (in years) and sex are available. Age determination and measurements of ring lengths (in

μm) are made in the laboratory following ICES reading protocol (Villamor and Uriarte, 1996; Uriarte, 2002). Individual data result from a stratified sub-sampling. We weighted the data to take into account the abundance - evaluated by acoustic data - associated with each trawl haul. Data weighting resulted in average lengths-at-age of the population each year. Age 4+ was not considered because of the few number of individuals in the samples.

Table 2.1: Number of trawls with anchovy and number of individuals per age sampled during adult (PEL.) and juvenile (JUV.) Ifremer acoustic surveys

| Surveys | Trawl hauls | Age 0 | Age 1 | Age 2 | Age 3 | Age 4 | Age 5 |
|----------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| PEL.2000 | 26 | | 530 | 196 | 116 | 5 | |
| PEL.2001 | 25 | | 380 | 111 | 5 | 4 | |
| PEL.2002 | 20 | | 200 | 465 | 110 | 1 | |
| PEL.2003 | 28 | | 587 | 275 | 221 | 16 | 1 |
| PEL.2004 | 16 | | 427 | 141 | 95 | 13 | |
| PEL.2005 | 14 | | 133 | 330 | 92 | 10 | |
| JUV.1999 | 10 | 192 | | | | | |
| JUV.2003 | 11 | 164 | | | | | |

2.2.2.2 Juvenile data in autumn

Juveniles data were collected during autumn surveys JUV.99 and JUV.03 (Table 2.1). These surveys were performed with a less extensive coverage than spring surveys but juvenile anchovy habitats were targeted. Biological samples were obtained with the same protocol as during spring surveys. Total and standard lengths and age (in days) of 356 individuals were measured. Otolith daily rings were numbered following a protocol described in Allain *et al.* (2003). These data are not meant to describe the entire juvenile population. They provide however information on the potential juvenile growth at a daily scale.

2.2.3 Von Bertalanffy parameter estimation

This section presents how data and information in the literature were used to establish the potential length at age of an individual that would experience constant environmental conditions from metamorphosis to age 3. We assume here that the seasonal environmental cycle can be averaged over 12 months: two individuals that live in a seasonal environment and in a constant environment with the same average conditions respectively, will have the same length after 12 months.

2.2.3.1 Temperature conditions

We used the average temperature of the Bay of Biscay continental shelf as our reference temperature T_1 . We used the 3D hydrodynamical model MARS3D applied to the Bay of Biscay continental shelf to compute T_1 . Adults migrate between south and north of the Bay of Biscay during the year, as indicated by locations of French pelagic trawlers catches (Pecquerie *et al.*, 2004). During spawning season, adults are observed below the thermocline during the day and close to the surface during the night (Massé, 1996). They are located relatively deep during winter months. Thus, we considered the entire Bay of Biscay continental shelf and the whole water column to set our reference temperature. Details of the 3D hydrodynamic model can be found in Lazure and Jégou (1998) and in Planque *et al.* (2004). The temperature was averaged over the period 1999-2003 to obtain an annual temperature cycle (Fig. 2.3, dashed line). We found an average temperature of 13°C ($T_1 = 286$ K) over the year.

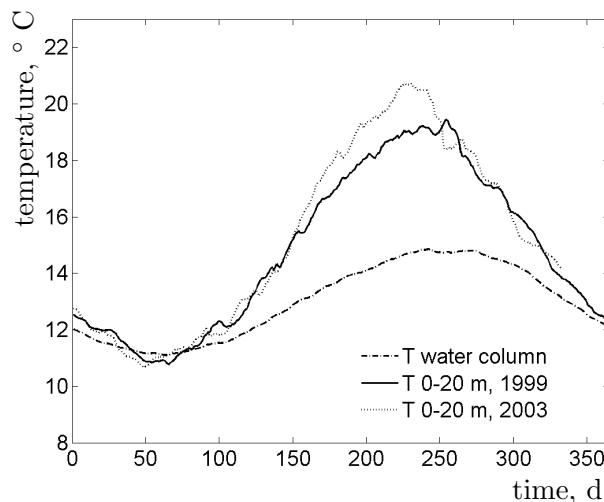


Figure 2.3: Mean temperatures of the entire water column for the period 1999-2003 and the 0-20 m layer for 1999 and 2003 given by the 3D hydrodynamical model MARS3D.

2.2.3.2 Arrhenius temperature T_A

The Arrhenius temperature is used to express the different estimated rates at the same reference temperature. T_A is considered to be the same for all physiological rates (Kooijman, 2000). Regner (1996) published data on *E. encrasicolus* egg development times at different temperatures. The relationship between egg development time D (d) and temperature T (K) was $D = 1788.4199(T - 273)^{-2.290236}$. We plotted $\ln(1/D)$ against $1/T$ and we obtained a straight line with slope $T_A = 9800$ K ($n = 14$, $r^2 = 0.99$, see Eq. 2.5).

2.2.3.3 Lengths-at-age

We evaluate the different lengths at age that we can use to describe anchovy growth.

We consider length and age at metamorphosis as a biological initial condition for anchovy growth, since a von Bertalanffy growth model does not well described the larval phase (Regner, 1996). According to Ré (1996), under controlled conditions, metamorphosis occurs at an age of approximatively 60 days and a standard length of 3.5 - 4 cm. We used the following equation to transform standard length SL to total length: $TL = 0.07 + 1.15SL$ ($n = 342$, $r^2 = 0.99$). \mathcal{L}_j was set to 4 cm.

We use mean length (7.9 cm) and age (98 d = 0.27 a) of our juvenile data.

For adult lengths, we consider following the growth of a cohort as the best way to obtain the physiological growth potential of an individual. A single cohort is sampled once a year in spring. The cohort 1999 for instance was sampled at age 1, 2 and 3 during PEL.2000, PEL.2001 and PEL.2002 respectively (Tab. 2.1). Size-selective processes like size-selective mortality or capturability can be evaluated by the comparison of the growth realized at age 0 and measured by the radius of the otolith at the first winter ring \mathcal{L}_{O1} . If samples of the same cohort, collected at different ages, have different \mathcal{L}_{O1} distributions, we conclude that we did not sample the same population. This was observed for the cohort 1999 by Petitgas and Grellier (2003) for instance. Thus, cohorts that present different average growth at age 0 according to the age at which they are sampled are not taken into account to evaluate mean length-at-age of an individual. We average environmental conditions over 12 months: the same time period (in months) should be consider to evaluate adult growth. In this study, we can assume that adult fishes are 12, 24 and 36 months old, as we caught them during the peak of the spawning season.

2.2.3.4 DEB parameters

To determine von Bertalanffy parameters, we used DEB parameters (Eqs. 2.2 and 2.3). As we do not need energy dimension to estimate von Bertalanffy parameters - that have length and time dimensions only - we removed energy dimension from our equations.

Thus Eqs. 2.2 and 2.3 become:

$$\mathcal{L}_\infty = f \frac{v}{k_M g \delta} \quad (2.6)$$

$$k = \frac{k_M g}{3(f + g)} \quad (2.7)$$

with $k_M = [p_M]/[E_G]$, the maintenance rate coefficient (d^{-1}) and $g = [E_G]v/(\kappa\{p_{Am}\})$ the investment ratio (-), two compound parameters of DEB primary parameters without energy dimension (Kooijman, 2000). We estimate DEB parameters for anchovy in Pecquerie *et al.* (In prep.). We used the annual growth pattern described in the present chapter together with some information on reproduction. Growth and reproduction cannot be taken apart when building a bioenergetic model but it was beyond the scope of this paper.

Parameters are given in Tab.2.2. They were estimated considering an average scaled functional response $f=0.66$ (Pecquerie *et al.*, In prep.).

2.2.3.5 Anchovy von Bertalanffy parameters

Von Bertalanffy parameters k and \mathcal{L}_∞ were calculated using Eqs.2.6 and 2.7, parameter values in Tab.2.2 and an average scaled functional response $f=0.66$ (Pecquerie *et al.*, In prep.).

Assuming the von Bertalanffy equation valid from length and age at metamorphosis, we used the following equation to estimate the von Bertalanffy parameters (Model 1):

$$\mathcal{L}(a) = \mathcal{L}_\infty - (\mathcal{L}_\infty - \mathcal{L}_j)e^{-k(a-a_j)} \quad (2.8)$$

with \mathcal{L}_j and a_j the length (cm) and age (d) at metamorphosis respectively. Eq.2.8 is equivalent to Eq. 2.1 if $a_0 = \ln(1 - \mathcal{L}_j/\mathcal{L}_\infty)/k + a_j$.

We corrected the age at metamorphosis to our reference temperature T_1 . We considered the age at metamorphosis as the time duration to reach metamorphosis. The inverse of this age is hence a rate and should be corrected for temperature effect. During the experiment of Ré (1996) on larval growth, the average temperature was 19.5°C ($T_e = 292.5$ K). Hence a_j was corrected as follow (see Eq.2.5): $a_j^{T_1} = a_j^{T_e} / \exp(T_A/T_e - T_A/T_1) = 128$ d = 0.35 a.

We also have estimated the von Bertalanffy parameters that best fit the lengths-at-age when average length of juvenile fish is set at origin ($a = 0$ d, Model 2), using the *nls* function of the statistical R software (R Development Core Team, 2005), which is based on a nonlinear least-squares method. Our objective was to show how sensible is the estimation procedure to the initial condition for short-lived species. Von Bertalanffy parameters were estimated using Eq.2.1, with a_0 given by Eq.2.4 and \mathcal{L}_0 by the average length value of all age 0 fish (7.9 cm, juvenile surveys, Table 2.1).

Table 2.2: DEB parameters at reference temperature $T_1 = 286$ K (= 13°C) (Pecquerie *et al.*, In prep.).

| Symbol | Value | Units | Definition |
|----------|-------|--------------------|-------------------------|
| T_A | 9800 | K | Arrhenius temperature |
| k_M | 0.015 | d ⁻¹ | maintenance coefficient |
| g | 6 | - | investment ratio |
| v | 0.4 | cm·d ⁻¹ | energy conductance |
| δ | 0.172 | - | shape coefficient |

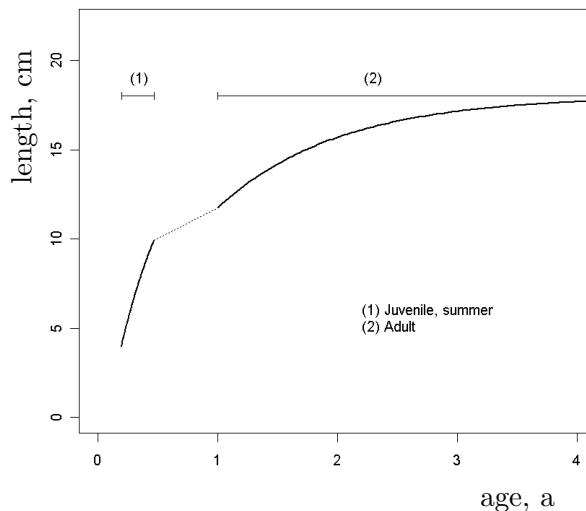


Figure 2.4: *Engraulis encrasicolus* Growth curve for Bay of Biscay anchovy, including temperature effect on age at metamorphosis and on growth during the juvenile stage in summer.

2.2.4 Juvenile growth in the Bay of Biscay

To explain the observed differential of growth between juveniles and adults, we took into account the fact that adults experience the entire annual cycle, with good and bad seasons while larvae and juvenile experience good conditions until the end of the summer. An illustration of this assumption is given in Fig. 2.4. Furthermore, age 0 are observed in the upper layer of the water column compared to adults. Thus, they experience a higher average temperature during that period, compare to the adults. Our objective was to evaluate the goodness-of-fit between juvenile data and a von Bertalanffy growth model, based on our reference parameters and corrected for average temperature conditions, in 1999 and 2003 respectively, evaluated from the outputs of the MARS3D model. As spawning occurs mainly in the area south of the 46°N (Motos *et al.*, 1996), the 0-20 m water temperature was averaged over this area in 1999 and 2003 respectively (Fig. 2.3, solid and dotted lines).

No food effect is considered in the first step and hence no estimation procedure is used to obtain k and a_j ; we multiply k by the temperature correction factor (Eq. 2.5) and divide a_j by the same temperature correction factor, as a_j is the inverse of a rate.

In a second step, we assume that average food level might be different from the adult stage. The same temperature correction is applied on k and a_j . We then estimated f (Eqs. 2.6 and 2.7) with the `nls` function (R Development Core Team, 2005) to best fit juvenile lengths-at-age in 1999 and 2003 respectively. We derive von Bertalanffy parameters from Eqs. 2.7 and 2.6 and we compare the estimated food conditions for the juveniles with the conditions estimated for the adults.

2.2.5 Comparison with the Southern Benguela region

As DEB parameters can be considered as species-specific, growth differences among *E. encrasicolus* populations will be due to environmental conditions, in the DEB context. If we also assume that environmental conditions can be averaged over a certain period, we suggest that von Bertalanffy parameters can then be used to infer average conditions experienced by these anchovy populations.

In this section, we consider the growth pattern described for the anchovy population of the Southern Benguela region, which is the same species as in the Bay of Biscay (Whitehead, 1990); it used to be referred as *E. capensis*). The objective is to compare anchovy juvenile growth in these two ecosystems and to test the assumption that environmental conditions can be compared on the basis of von Bertalanffy parameters estimated for these two populations.

We estimate the temperature conditions of the juvenile habitat in the Southern Benguela described by Hutchings *et al.* (1998). We use monthly sea surface temperature (SST) since 1985 available on NASA website (<http://poet.jpl.nasa.gov>). We averaged the SSTs in the area from the Orange River to Cape Town with a 2° width from the coast to have a best proxy for temperature conditions during juvenile growth. We average these monthly temperature over the period January to July, considering a peak spawning date in November (Hutchings *et al.*, 1998) and a 2 months larval period. Age at metamorphosis is evaluated from the VB curve given by Prosch (1986). We considered the age at which $\mathcal{L}_j = 4$ cm. We found an average temperature of 16°C for the juvenile period. We finally estimate f that best fit the lengths-at-age given in Prosch (1986, Tab. 2.5), using Eqs. 2.6 and 2.7. Thus, we obtain an estimation of the average scaled functional response f for the juvenile period in the Southern Benguela. Asymptotic lengths in the Bay of Biscay and in the Southern Benguela are also compared.

2.3 Results

2.3.1 Anchovy von Bertalanffy parameters at 13°C

At the reference temperature of 13°C , we found $k = 1.12 \text{ a}^{-1}$ and $a_0 = 0.123 \text{ a}$. The asymptotic length \mathcal{L}_∞ is 18.6 cm (Tab. 2.3). It does not depend on temperature as it is a ratio of two rates (Eq. 2.2). If no constraint on the initial condition would have been considered, the von Bertalanffy parameters that best fit the adult lengths-at-age are given in Tab. 2.3. Although the fit of Model 2 (statistical fit) is slightly better than Model 1 (DEB parameters) for age 1, the goodness of fit of the two models does not differ a lot at age 2 and are similar at age 3. However, the described growth at age 0 are different. None of these growth curves described the growth of the juveniles caught in September 1999 and October 2003 respectively (Fig. 2.5).

Table 2.3: Von Bertalanffy parameters for the Bay of Biscay anchovy estimated with $\mathcal{L}_j = 4$ cm at $a_j = 0.35a$ (Model 1, DEB parameters) and $\mathcal{L} = 7.9$ cm at $a = 0$ (Model 2, statistical fit).

| Parameters | Units | Model 1 | Model 2 |
|----------------------|----------|---------|---------|
| T | K | 286 | |
| f | - | 0.66 | |
| \mathcal{L}_∞ | cm | 18.6 | 21.6 |
| k | a^{-1} | 1.12 | 0.44 |
| a_0 | a | 0.123 | -0.993 |

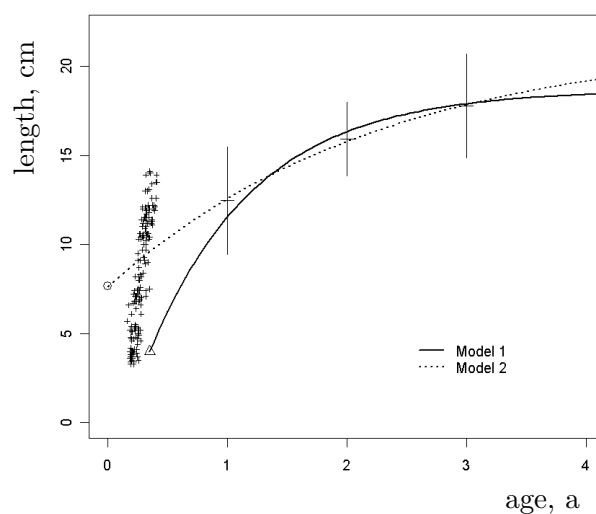


Figure 2.5: *Engraulis encrasicolus* Von Bertalanffy growth models and anchovy data. Juveniles data (crosses) are represented to show that the two models do not describe their growth. We need to take into account environmental conditions experienced by the juveniles in summer.

2.3.2 Juvenile growth in 1999 and 2003

In the Bay of Biscay, the temperature correction on k and a_j gives a high goodness-of-fit in 1999 between juvenile data and the von Bertalanffy model (Fig. 2.6a, Tab.2.4). In 2003, the estimated growth is too slow when temperature effect only is considered (Fig. 2.6b). Adding a food effect on von Bertalanffy parameters slightly modify the goodness-of-fit in 1999 and describe a lower food conditions for the 1999 juveniles. In contrast, it gives a higher goodness-of-fit in 2003; food conditions experienced by 2003 juveniles seem to be better (Fig. 2.6b, Tab.2.4).

2.3.3 Growth comparison with the Southern Benguela anchovy

In the Southern Benguela, we find that juvenile growth is slower than in the Bay of Biscay (Fig. 2.7). Application of DEB theory suggests that food conditions experienced

Table 2.4: Estimated environmental conditions during the juvenile phase in summer and von Bertalanffy parameters that describe juvenile growth in the Bay of Biscay in 1999 and 2003.

| Parameters | Units | Juveniles 1999 | | Juveniles 2003 | | Adults |
|------------------------|--------------------|----------------|-------------|----------------|-------------|--------|
| | | no food effect | food effect | no food effect | food effect | |
| T | $^{\circ}\text{C}$ | 18.5 | 18.5 | 19.8 | 19.8 | 13 |
| f | - | 0.66 | 0.58 | 0.66 | 0.88 | 0.66 |
| a_0 | a | 0.064 | 0.049 | 0.055 | 0.076 | 0.123 |
| k | a^{-1} | 2.13 | 2.15 | 2.47 | 2.41 | 1.12 |
| \mathcal{L}_{∞} | cm | 18.6 | 16.2 | 18.6 | 24.7 | 18.6 |

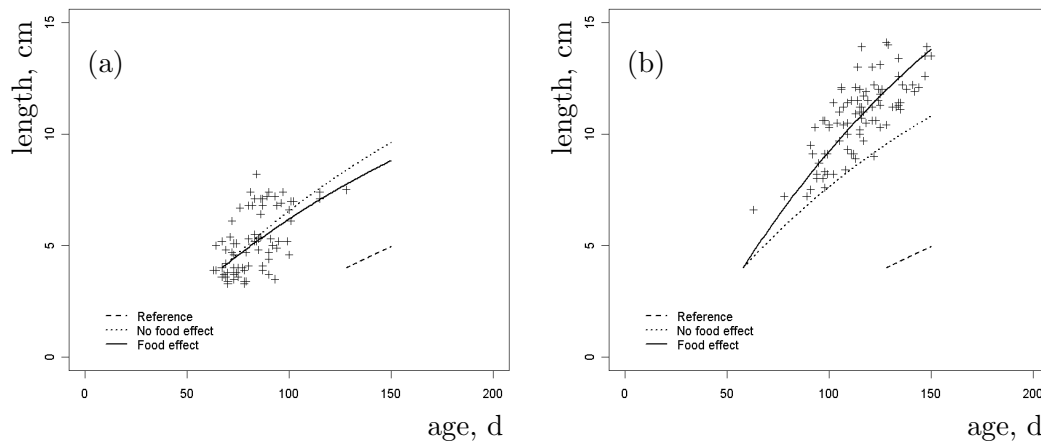


Figure 2.6: *Engraulis encrasicolus* Potential environmental effect on growth during juvenile stage in (a) 1999 and (b) 2003

by juvenile anchovy in average ($f = 0.57$) are comparable with the food conditions in the Bay of Biscay in 1999 ($f = 0.58$). Higher food and temperature conditions in 2003 in the Bay of Biscay explain the growth differences observed with juvenile growth in the Southern Benguela (Fig. 2.7).

2.4 Discussion

2.4.1 Anchovy growth in the Bay of Biscay

We provide new von Bertalanffy parameters for the Bay of Biscay anchovy population. It extends the growth description to the beginning of the juvenile stage. We found $\mathcal{L}_{\infty} = 18.6$ cm, and $k = 1.12 \text{ a}^{-1}$ and $a_0 = 0.123 \text{ a}$ at a reference temperature of 13°C . These parameters give a higher k value compare to Guérault and Avrilla (1974) for the same population (Tab. 2.5). Guérault and Avrilla (1974) parameters describe an average length at age 1 that is smaller than the length we obtained (10.5 versus 11.6 cm). These authors

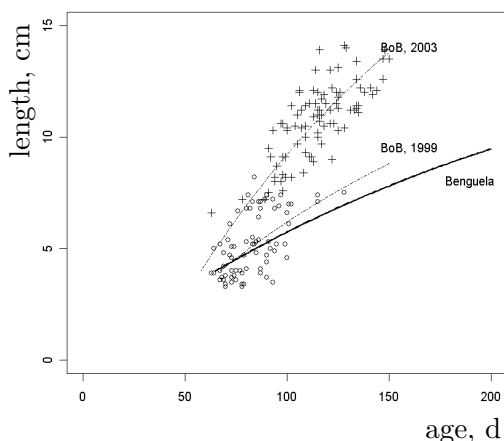


Figure 2.7: *Engraulis encrasicolus* Growth of juvenile anchovy in the Southern Benguela (Prosch, 1986) (solid line) and estimated with DEB parameters (dashed line), at 15.7°C and an age at metamorphosis of 60 d. Juvenile data in the Bay of Biscay (BoB) in 1999 (circles) and 2003 (crosses) are also represented, together with their fitted von Bertalanffy growth curves (see Tab.2.4, food effect).

used back-calculated lengths and thus took age 1 as the age at the end of winter, which is few months before the period at which we collected our adult samples, in May. This can explain the differences in length at age 1. Lengths at age 2 and 3 are similar in the two studies. A higher k value and similar lengths at age result in a lower \mathcal{L}_{∞} value.

The juvenile data collected in 1999 and 2003 are original data for the Bay of Biscay anchovy population. This dataset clearly shows that anchovy growth can be fast during a short period, in summer and autumn.

We provide a reference temperature to k and a_0 . We consider here that the von Bertalanffy parameters we obtained describe anchovy growth in a given environment, *i.e.* the average annual conditions in the Bay of Biscay ($T = 13^{\circ}\text{C}$ and $f = 0.66$). Thus, we can estimate average environmental conditions that allow juvenile growth. Estimation of temperature conditions and food conditions from growth data only result in the same correlation problem as for the statistical estimation of k and \mathcal{L}_{∞} from the same dataset. Hence, we estimated temperature conditions from the outputs of a hydrodynamical model for the Bay of Biscay continental shelf.

This allows the comparison of two different years during the juvenile growth period. We found that food conditions and temperature conditions might have enhanced juvenile growth in 2003 compared to 1999. However, the temperature we estimated from the 3D hydrodynamic model might be underestimated compared to the experienced temperature by these juveniles if the hydrodynamic model does not reproduce the highest temperature in summer.

Table 2.5: Von Bertalanffy parameters of different anchovy *E. encrasicolus* growth studies. k is given in years (a^{-1}), asymptotic length \mathcal{L}_∞ in cm (total length TL) and a_0 , defined by $\mathcal{L}(a_0) = 0$, in years (a).

| Location | k | \mathcal{L}_∞ | a_0 | Reference |
|-------------------------|------|----------------------|--------|----------------------------------|
| Strait of Sicily | 0.30 | 18.6 | -1.810 | Basilone <i>et al.</i> (2004) |
| Cantabrian Sea, N Spain | 0.33 | 24.3 | -0.700 | Cendrero <i>et al.</i> (1981) |
| NW Mediterranean Sea | 0.35 | 19.1 | -1.450 | Morales-Nin and Pertierra (1990) |
| Bay of Biscay | 0.54 | 22.1 | -0.090 | Gu erault and Avrilla (1974) |
| Middle Adriatic Sea | 0.57 | 19.4 | -0.500 | Sinovic (2000) |
| Gulf of Cadiz, SW Spain | 0.90 | 19.0 | -0.016 | Bellido <i>et al.</i> (2000) |
| Bay of Biscay | 1.12 | 18.6 | 0.123 | This study |
| Southern Benguela | 1.59 | 16.3 ^a | 0.001 | Prosch (1986) |

$${}^aTL = 1.1174CL + 0.6017 \text{ (} CL \text{ caudal length) (Wysokinski, 1986, p.75)}$$

2.4.2 Anchovy growth in the Southern Benguela

As the juvenile growth pattern in the Southern Benguela at the daily scale is provided in Prosch (1986), we were able to compare this pattern to the juvenile growth pattern in the Bay of Biscay. We found that juvenile growth in the Bay of Biscay is faster than in the Southern Benguela region. In the DEB theory context, this pattern can be explained because of warmer temperatures during the first 150 days in the Bay of Biscay, compared to the conditions off the West Coast of South Africa. We found similar food conditions in the Southern Benguela and in the Bay of Biscay for the year 1999 and better food conditions in the Bay of Biscay in 2003. We were expecting that food conditions will be better in the Southern Benguela as upwelling regions like the Southern Benguela are productive areas (*e.g.* Longhurst, 1998). However, the food conditions we estimated relates to the (scaled) assimilated food per individual in average. Per individual, food conditions might be comparable during juvenile growth.

We also suggest that Southern Benguela adult anchovy experience more limited food conditions as their asymptotic size is smaller than in the Bay of Biscay (Tab. 2.5). Temperature conditions in the different areas are not required to compare asymptotic lengths (see section 2.2.1). Hutchings *et al.* (1998) described that adult spawn over the Agulhas Bank off the South Coast of South Africa. This area seems to have a low productivity, and egg cannibalism is reported which indicates that adults are food limited in this area during peak spawning (Valdes-Szeinfeld, 1993). In contrast, egg cannibalism is not observed during peak spawning in the Bay of Biscay (Plounevez and Champalbert, 1999).

We were not able to perform this study on other anchovy studies as they are based on adult data (*e.g.* Morales-Nin and Pertierra, 1990). We discuss further the importance of considering the juvenile stage to perform anchovy growth comparison.

2.4.3 Estimation of physiological von Bertalanffy parameters

By physiological von Bertalanffy parameters we mean parameters that describe the potential growth of an individual and not the average size-structure of a population, which might take into account size-selective processes. Shown for larvae by Alford and Jackson (1993), we also consider that growth models that are good descriptions of the patterns shown by population means of size at age may be extremely poor representations of the growth patterns of the individuals that make up those populations.

Von Bertalanffy parameters can only be physiologically interpreted if certain conditions are fulfilled: *i)* von Bertalanffy parameters should describe the growth of an average individual that reached a size close to its asymptotic size, *ii)* growth conditions can be averaged over the whole life cycle and *iii)* the origin of the growth should have a biological meaning.

Our estimation of the average lengths-at-age of an individual that survives until age 3, used to estimate von Bertalanffy parameters as well as DEB parameters in Pecquerie *et al.* (In prep.), is based on the selection of cohorts that do not suffered from size-selective processes. As stated in Petitgas and Grellier (2003) for the 1999 cohort, the distribution of the first otolith radius \mathcal{L}_{O1} shifted to smaller sizes for the 2001 and 2002 cohorts between age 1 and 2 : the average growth during age 0 is smaller for individuals that we sample at age 2 than the average growth of individuals of the same cohort that we sampled at age 1. Two assumptions can be formulated to explain this pattern. The first one is that we did not sample small age 1 fish that are located close to the shore but we sampled them the subsequent years. The second assumption relies on a size-selective fishing mortality: large age 1 individuals are caught by the fishery before we sample the population when fish are age 2. We found that the 2000 cohort data did not suffer from this bias to estimate mean lengths-at-age.

We show that considering age in months or days is more suitable to describe anchovy growth than age in years. Although back-calculated lengths provide growth trajectories at the individual level, and hence information on realized growth, they cannot be aged more precisely than age in years. For this reason, we did not considered this method to determine mean length at age of an individual. We cannot assume constant environmental conditions if we do not know the time range between two lengths estimates. By setting age 0 length at $a = 0$ and using back-calculated length at age 1, we only consider few months in between and we cannot assume that environmental conditions are the same as conditions between age 1 and age 2 for instance.

We use in this study the age a_j and length \mathcal{L}_j at metamorphosis assuming that von Bertalanffy growth is valid for the juvenile and adult stages. Berumen (2005) made the same assumption for butterflyfish (*Chaetodon spp.*), which are also short-lived fish species. Hence, we use Eq. 2.8, which is equivalent to Eq. 2.1 when $a_0 = \ln(1 - L_j/L_\infty)/k + a_j$. In Eq. 2.8, \mathcal{L}_j should be evaluated from literature or independent datasets ; it should not be a free parameter in the estimation procedure. Concerning the initial time condition, the model 2 (Tab. 2.3, Fig 2.5) emphasizes the sensitivity of the von Bertalanffy parameters

estimation to initial condition for short-lived species. Gu erault and Avrilla (1974) did not have the age in days of the age 0 fish and hence set initial length at $t = 0$. As k describes how fast the individual will reach his asymptote, if initial length is already large, k will be underestimated and \mathcal{L}_∞ overestimated, since these two parameters are inversely linked.

In this study, we showed how to correct von Bertalanffy parameters that have a time dimension (k and a_0 or a_j) for temperature effect. Such temperature effect has already been applied to take into account seasonal conditions (*e.g.* Mallet *et al.*, 1999). To our knowledge this is the first time that such an effect is considered on a_0 (or a_j in our case). It requires however that this initial condition has a biological interpretation. We considered a_j as the inverse of the rate to reach length at metamorphosis. As the (inverse of) a rate, it should be corrected for temperature effect (see Eq. 2.5). This is consistent with the findings of Benoit *et al.* (2000) who showed that temperature has a dominant influence on the timing of metamorphosis for numerous fish species. Although the length at metamorphosis might vary, it seems that for fish species in general, age at metamorphosis has a higher variability (Benoit *et al.*, 2000). Like DEB theory, these authors suggest that age at metamorphosis largely reflect the time required to grow to a given metamorphic length.

However, by using the same temperature correction factor for a_j and k , we assume that temperature conditions are the same during the larval and juvenile periods. Special care should be given to populations that might experience different environmental conditions during larval and juvenile stages. For the Southern Benguela, we evaluated the time at which an individual reaches \mathcal{L}_j from the von Bertalanffy equation given by Prosch (1986) and we used this value for a_j .

2.4.4 Environmental effect on von Bertalanffy parameters

We assumed in this study that growth differences between stages can be explained by temperature and food conditions. This assumption is an original alternative to the assumption that states a reallocation of the energy toward reproduction at maturity to explain the need for two parameter sets to describe juvenile and adult growth (*e.g.* Day and Taylor, 1997; Lester *et al.*, 2004). We did not have enough information for anchovy to state between these two assumptions. Future work will required the full energy budget of an individual to establish if there is a systematic reallocation of energy toward reproduction at maturity in fish.

What we found most interesting is that k and \mathcal{L}_∞ are explicitly linked. Although numerous studies developed methods to reduce the statistical correlation between these two parameters due to the fact that they are estimated from the same dataset, DEB theory states that they are physiologically linked. Furthermore, the slope of the line $1/k$ as a function of \mathcal{L}_∞ has information about v the energy conductance, while the intercept has information about k_M the somatic maintenance rate coefficient, two DEB parameters (Kooijman, 2000).

Asymptotic length \mathcal{L}_∞ in the context of the DEB theory has the interpretation of the maximum length an individual can reach in a given food environment. It is not the maximum physiological length an individual can reach if it was experiencing *ad libitum* conditions throughout its life span. Hence, different \mathcal{L}_∞ for populations of the same species refer to different food conditions. Although difference in asymptotic lengths is often correlated to temperature (Pauly, 1980), temperature itself is not the physiological mechanism behind this difference. The mechanism is via effects of temperature on food production. This physiological interpretation of the asymptotic length provides new insights for growth comparisons as von Bertalanffy parameters are widely used in growth studies. A comparative approach among populations of the same species for which asymptotic lengths are reliable should be performed to validate this assumption. The physiological interpretation of k , the von Bertalanffy growth rate coefficient, provided by the DEB theory, suggests that a temperature correction on k should be applied first, for growth comparison studies.

DEB theory provides a conceptual and quantitative framework to interpret the von Bertalanffy parameters and reflect the physiological effect of both temperature and food effect on growth. It emphasizes the fact that growth can be described (by von Bertalanffy parameters) and partially compared but cannot be analysed without information on food intake and allocation to reproduction, these processes being captured by DEB parameters. We suggest that this theory should be tested to other fish populations as von Bertalanffy parameters are provided in numerous fish growth studies.

Acknowledgments

Financial support of the French Institute for the Exploitation of the Sea (Ifremer) and the Commission Anchois-Sardine of the Conseil National des Pêches Maritimes for the PhD project of L. Pecquerie is gratefully acknowledged. The authors wish to thank Jacques Massé and all the participants of the Ifremer surveys for data collection. We thank Bruno Blanke (Laboratoire de Physique des Océans, Brest) and Sylvain Bonhommeau for helping with SST data in the Southern Benguela. The members of the Research Group AquaDEB (<http://www.ifremer.fr/aquadeb>) are gratefully acknowledged for the stimulating discussions and useful comments.

Bibliography

- Alford, R.A., and Jackson, G.D. 1993. Do cephalopods and larvae of other taxa grow asymptotically? *The American Naturalist*, **141**(5): 717–728.
- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5): 407–418.
- Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., and Kallianiotis, A. 2004. Linking habitat conditions and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Research*, **68**(1-3): 9–19.
- Bellido, J.M., Pierce, G.J., Romero, J.L., and Millán, M. 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **48**: 107–115.
- Benoit, H.P., Pepin, P., and Brown, J.A. 2000. Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**(4): 856–869.
- Berumen, M.L. 2005. The importance of juveniles in modelling growth: butterflyfish at Lizard Island. *Environmental biology of fishes*, **72**(4): 409–413.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. *In: Ciba Foundation colloquia in aging. V. The lifespans of animals*. Churchill, London. pp. 142–177.
- Cendrero, O., Cort, J.L., and de Cardenas, E. 1981. Revision de algunos datos sobre la biología de la anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Mar Cantabrico. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, **6**: 117–124.
- Charnov, E. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, New York.
- Chen, Y., Jackson, D.A., and Harvey, H.H. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**: 1228–1235.
- Day, T., and Taylor, P.D. 1997. Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, **149**(2): 381–393.
- Guérault, D., and Avrilla, J.L. 1974. L'anchois du Golfe de Gascogne, taille, âge, croissance. *ICES CM 1974/J:17*, 15 p.
- Hutchings, L., Barange, M., Bloomer, S.F., Boyd, A.J., Crawford, R.J.M., Huggett, J.A., Kerstan, M., Korrubel, J.L., De Oliveira, J.A.A., Painting, S.J., Richardson, A.J., Shannon, L.J., Schulein, F.H., Van der Lingen, C.D., and Verheye, H.M. 1998. Multiple factors affecting South African anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. *South African Journal of Marine Science*, **19**: 211–225.

- Irigoien, X., Fiksen, O., Cotano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., and Motos, L. 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74**: 132–148.
- Kooijman, S.A.L.M. 1988. The von Bertalanffy growth rate as a function of physiological parameters: a comparative analysis. In: Hallam, T.G. et al. (ed), *Mathematical Ecology*. Amsterdam: World Scientific. pp. 3–45.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization; a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **356**: 331–349.
- Lazure, P., and Jégou, A.-M. 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, **21**(2): 165–177.
- Lester, N.P., Shuter, B.J., and Abrams, P.A. 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, **271**: 1625–1631. von Bertalanffy.
- Longhurst, A. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, San Diego.
- Mallet, J.P., Charles, S., Persat, H., and Auger, P. 1999. Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**(6): 994–1000.
- Massé, J. 1996. Acoustic observations in the Bay of Biscay: schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 227–234.
- Morales-Nin, B., and Perterra, J.P. 1990. Growth rates of the anchovy *Engraulis encrasicolus* and the sardine *Sardina pilchardus* in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Biology*, **107**: 349–356.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 117–140.
- Nisbet, R. M., Muller, E. B., Lika, K., and Kooijman, S.A.L.M. 2000. From molecules to ecosystems through Dynamic Energy Budget models. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 913–926.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **39**(2): 175–192.
- Pecquerie, L., Huret, M., Petitgas, P., and Menesguen, A. 2004. Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to characterise food conditions of anchovy in the Bay of Biscay. *ICES CM 2004/P:33*, 16 p.

- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep.. Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Marine Ecology Progress Series*.
- Petitgas, P., and Grellier, P. 2003. Size selective processes for anchovy in Biscay, 2000-2002: recruitment, adult survival and spawning. *ICES CM*, **2003/N:07**: 11 pp.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., Lebarbier, E., and Le Cann, A. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES Journal of Marine Science*, **60**: 437–445.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A. M. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research*, **28**: 41–52.
- Plounevez, S., and Champalbert, G. 1999. Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49**: 177–191.
- Prosch, R.M. 1986. Early growth in length of the anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist off South Africa. *South African Journal of Marine Science*, **4**: 181–191.
- Pütter, A. 1920. Studien Über physiologische Ähnlichkeit. VI WachstumsÄhnlichkeiten. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*, **180(1)**: 298–340.
- R Development Core Team. 2005. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ré, P. 1996. Anchovy spawning in the Mira estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 141–153.
- Regner, S. 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 167–177.
- Sinovic, G. 2000. Anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758): biology, population dynamics and fisheries case study. *Acta Adriatica*, **41**: 3–53.
- Uriarte, A. 2002. Results of the anchovy otolith exchange programme from areas VIII and IXa. *Annex VIII, Final report of the PELASSES project to the European Commission, Directorate General Fisheries, project 99/010*.
- Valdes-Szeinfeld, E. 1993. The energetics and evolution of intraspecific predation (egg cannibalism) in the anchovy *Engraulis capensis*. *Marine biology*, **115**(2): 301–308.
- van der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56**: 85–102.
- Villamor, V, and Uriarte, A. 1996. Results of the anchovy otolith exchange programme in 1996. *Working Document to the 1996 ICES Working Group on the assessment of mackerel, horse-mackerel, sardine and anchovy, Copenhagen, 13-22 August 1996*.

- Whitehead, P.J.P. 1990. Engraulididae. *In*: Quéro, J.C.; Hugar, J.C.; Karrer C.; Post A.; Saldanha L. (ed), *Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (Clofeta)*, vol. 1. Unesco. JNICT Portugal. pp. 228–229.
- Whitehead, PJP, Nelson, GJ, and Wongratana, T. 1988. *Clupeoid Fishes of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings*. Vol. 7, Part 2. Rome.
- Wysokinski, A. 1986. *The living, marine resources of the Southeast Atlantic*. FAO Fish. Tech. Pap. (178) Rev. (1).

Chapter 3

Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*)

Résumé détaillé

L'anchois est une espèce qui se reproduit par pontes multiples. La localisation spatiale et temporelle de ces différentes pontes détermine les conditions environnementales que vont expérimenter les jeunes stades de vie et est ainsi déterminante pour le recrutement. Pour prédire les fenêtres de ponte et comprendre l'effet de l'environnement sur la saison de ponte, il faut donc prédire l'acquisition d'énergie et son utilisation par un individu. Les petits pélagiques comme l'anchois ont la capacité de développer des œufs au cours de la saison de reproduction ; leur fécondité est indéterminée en début de saison, ce qui n'est pas le cas d'espèces comme la morue par exemple. Pour prédire l'énergie disponible à la reproduction, il faut alors étudier la dynamique d'allocation d'énergie à la reproduction.

Nous développons un modèle bioénergétique de croissance et de reproduction de l'anchois du golfe de Gascogne, à l'échelle de l'individu, basé sur la théorie Dynamic Energy Budget (DEB). Peu d'informations sont disponibles sur la physiologie de l'anchois du golfe de Gascogne. Cette théorie permet cependant de palier ce manque d'information. Les modalités de reproduction des espèces étant extrêmement variées, la théorie DEB ne les spécifie pas. Nous avons donc développé un module de reproduction permettant de reproduire cette ponte par lots avec fécondité indéterminée. Les conditions environnementales utilisées sont obtenues à partir des sorties d'un modèle biogéochimique de production primaire couplé à un modèle hydrodynamique 3D (MARS3D) appliqué au plateau continental du Golfe de Gascogne. Le modèle est calibré pour reproduire un nombre de lots d'œufs moyen par individu en fonction de conditions saisonnières d'environnement. Nous évaluons la capacité du modèle à reproduire, dans cet environnement saisonnier moyen, les principales caractéristiques de la croissance observée et du schéma de reproduction de l'anchois du golfe de Gascogne décrites dans la littérature.

En terme de croissance, le modèle reproduit bien les longueurs observées au printemps, les paramètres du modèle ayant été calibrés pour restituer ce résultat (Fig. 3.4 a). La contribution de la structure, de la réserve et des réserves allouées à la reproduction dans le poids total d'un individu sont quantifiées (Fig. 3.7). Les réserves allouées à la reproduction représentent une part importante du poids total. Dans les données, on montre qu'il y a une corrélation positive (Fig. 3.5 a) entre la taille d'un individu et son facteur de condition, que l'on définit comme le ratio du poids sur le poids du volume structurel. On retrouve cette relation dans nos simulations (Fig. 3.5 b) et on montre que la variabilité observée de ce facteur de condition est bien reproduite par le modèle.

Le modèle reproduit les principales caractéristiques du schéma de ponte de l'anchois dans le golfe de Gascogne. On évalue ainsi que la période qui précède la saison de reproduction contribue pour 2/3 de l'énergie totale utilisée pour la reproduction. Le modèle reproduit en particulier la différence de schéma de ponte entre petits et grands individus. On estime qu'un individu de grande taille peut pondre en moyenne 30 fois dans la saison tandis qu'un individu de petite taille pond en moyenne une dizaine de fois. La structure en taille de la population détermine donc la durée de la saison de ponte. En revanche, le fait que les individus les plus grands se reproduisent plus tôt n'est pas donné par le modèle

(Tab. 3.2). Le déclenchement de la ponte est seulement fonction de la température qui est la même pour tous les individus, quelle que soit leur taille (environnement saisonnier moyen). Dans nos simulations, la fréquence de ponte augmente avec l'élévation de la température au cours de la saison (Fig. 3.8 b). De plus, on suggère que la fécondité relative par lot augmente au cours de la saison car elle est exprimée par unité de poids. Ainsi, la diminution du poids du fait de l'utilisation des réserves allouées à la reproduction entraîne cette augmentation de la fécondité relative (Fig. 3.4 b et 3.7).

Le modèle que nous développons peut alors être utilisé pour évaluer la variabilité du schéma de ponte des individus en fonction de la variabilité des conditions environnementales. Hunter and Leong (1981) observent une variation de 20% du poids sec des oeufs au cours de la saison de reproduction pour *E. mordax*. Cette observation d'une diminution de la taille des œufs au cours de la saison est également reportée chez d'autres Clupéiformes (Blaxter *et al.*, 1982). Dans le cadre de la théorie DEB, nous pouvons formuler l'hypothèse que les conditions de nourriture des femelles se dégradent au cours de la saison de reproduction. Or, ce n'est pas le cas de la fonction de nourriture que l'on utilise dans cette simulation. La mesure de la taille des œufs d'anchois dans le golfe De Gascogne au cours de la saison de reproduction permettrait de tester certains scénarios environnementaux quant à l'évolution des conditions de nourriture des femelles. On montre également pourquoi il peut être intéressant d'exprimer la fécondité par lot et par unité de volume structurel.

Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*)

Laure Pecquerie¹, Pierre Petitgas¹ and Sebastiaan A.L.M. Kooijman².
Marine Ecology Progress Series (In prep)..

¹Ifremer, Département Écologie et Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

²Department of Theoretical Biology
Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands

Abstract Multiple-batch spawning with indeterminate fecundity refers to the fact that we cannot evaluate how many batches of eggs an individual will spawn during the spawning season. The number of batches is supposed to depend on both the environmental conditions during the spawning season and the state of the individual before the spawning season. As large individuals seem to spawn more than small individuals, the length of the spawning season for the population might depend on its size-structure. To understand the effect of environmental conditions on reproduction pattern, we need to predict growth and reproduction as a function of the size of the individual and its life-history. We developed a bioenergetic model parameterised for the Bay of Biscay anchovy and based on the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. Specific rules are developed for the modelling of the multiple-batch spawning pattern. Growth and reproduction patterns predicted by the model are in agreement with field observations on growth and available information on reproduction in the literature. The model reproduces in particular the seasonal evolution of the relative batch fecundity and the spawning period. Energy acquired during the spawning season is compared with the energy stored before the spawning season. We found that 2/3 of the energy invested into reproduction is acquired before the spawning season which in accordance with previous estimates. Such a model can be used to predict the effect of different environmental conditions both during and before the spawning season on the spawning season of species with indeterminate fecundity, which determines the temporal initial conditions of early-life history models used for recruitment predictions.

Keywords bioenergetic model, DEB theory, anchovy, multiple-batch spawning, batch fecundity, condition factor, *Engraulis encrasicolus*

3.1 Introduction

The reproductive output of some fish species can be evaluated prior to the start of the spawning season ; vitellogenesis will occur in a fixed number of oocytes and the fecundity is determined. In contrast, indeterminate fecundity refers to the reproduction pattern of species for which vitellogenesis occurs as a continuous process during the spawning season:

the total number of egg batches cannot be evaluated by examination of the gonads. In this case, the number of batches is assumed to depend on the environmental conditions experienced by an individual both prior to and during the spawning season. Understanding the environmental effect on the spawning pattern of multiple-batch spawners with indeterminate fecundity is therefore of importance: predictive models of spatio-temporal spawning windows might be used to study initial conditions of recruitment prediction models. To our knowledge, this is the first time that such an approach is developed.

Multiple-batch spawning pattern with indeterminate fecundity has been described by several authors for the *Engraulis* genus. The work of Hunter and Leong (1981) first described the ability of *E. mordax* to spawn in average twenty batches of eggs per season. The contribution of the pre-spawning period has been evaluated by Hunter and Leong (1981) for *E. mordax*, Cubillos *et al.* (2001) for *E. ringens* in the Humboldt region and by Millàn (1999) for *E. encrasicolus* in the Gulf of Cadiz. The studies of Parrish *et al.* (1986) and Millàn (1999) described the differences between large and small individuals for *E. mordax* and *E. encrasicolus* respectively: large individuals spawn earlier and longer than small individuals. Concerning the Bay of Biscay anchovy, *E. encrasicolus*, Motos (1996) also estimated an average of twenty spawnings per season. The spatio-temporal spawning distribution of this population was also described together with its physical environment (Motos *et al.*, 1996). Reproductive traits of Bay of Biscay anchovy also depends on the size of the individuals (Motos *et al.*, 1996). Finally, the seasonal evolution of the reproductive traits like the relative batch fecundity or the spawning period was also available as they are parameters of the Daily Egg Production Method (DEPM) method, used to evaluate the spawning stock biomass. Information is given at the beginning and during the peak of the spawning season. However, few information is available at the end of the spawning season. For *E. japonicus*, Funamoto and Aoki (2002) assumed that the end of the spawning season might be due to internal factors, *i.e.* depletion of reserves might end the spawning season.

In this study, we also assume that the end of the spawning season is due to the depletion of the energy available for reproduction. Therefore, we need to model the energy allocation through an individual to investigate the reproductive pattern of the Bay of Biscay anchovy. Hence, we built a bioenergetic model that predicts the uptake and allocation of energy to reproduction as a function of environmental conditions, with simple spawning rules. Our objective was not to understand the processes of oocytes vitellogenesis, maturation and ovulation but the contribution of the different seasons to the total reproductive output of an individual. Reproduction is a complex process and we focus on its energy component. However, bioenergetic modelling requires physiological knowledge that is often not available, if no laboratory experiment have been undertaken. The Dynamic Energy Budget (DEB) theory is particularly suitable in this case. It was successfully applied to numerous marine organisms like flatfish or bivalves species as well as terrestrial species. All these studies were based on the same model structure and body size scaling relationships developed by this theory allow initial estimates of some parameters values. Furthermore, one of the main features of the standard DEB model is that physiological

processes are length-based. As anchovy reproductive pattern is function of length, this characteristic was particularly interesting.

The application of our approach to small pelagic species, such as anchovy, is possible thanks to the increasing development of biogeochemical models of primary production coupled with 3D hydrodynamical models. Small pelagic species feed on low trophic levels and these models can provide continuous series of environmental conditions for such intermediate trophic levels species. The use of realistic forcing variables of bioenergetic models is therefore possible to test environmental scenarios on reproduction.

The present model was developed in order to investigate how environmental conditions contribute to the growth and the spawning season of a small pelagic fish with indeterminate fecundity such as anchovy. In this study, we test the ability of the Dynamic Energy Budget theory to provide a conceptual and quantitative framework to build this model, in a context of little information on anchovy physiology. We evaluate the ability of the bioenergetic model to give a realistic reproductive pattern in an average seasonal environment. The study is based on the simulation of the growth and the spawning of an individual according to the outputs of a 3D hydrodynamic-biogeochemical model to reproduce the observed annual pattern.

3.2 Material and method

3.2.1 Model description

3.2.1.1 Standard DEB model

The standard model of the DEB theory (Kooijman, 2000, 2001; Nisbet *et al.*, 2000) describes the rate at which the organism assimilates and utilizes energy for maintenance, growth and reproduction, as a function of the state of the organism and its environment (*i.e.*, food density and temperature). It assumes that the various energetic processes, such as assimilation and maintenance, are dependent either on surface area or body volume. The model further assumes that the assimilated products first enter a reserve pool, from which they are allocated to maintenance, growth and reproduction. This model is based on the κ -rule which states that a fixed fraction κ is allocated to somatic maintenance and growth, with priority for maintenance while $1 - \kappa$ is allocated to development or reproduction at the adult stage, and maturity maintenance. An introduction can be found in van der Meer (2006).

State variables The standard model deals with one type of food, one type of reserve and one type of structure for an isomorph, *i.e.* an individual that does not change in shape during growth. An individual is described by three state variables: the structural volume V (cm^3), the reserve energy E (J), and the reproduction energy buffer E_R (J). DEB theory assumes that they don't change in composition through the life span of the

organism (strong homeostasis assumption). The word 'reserve' describes a material that is always available for metabolic use when present. Reserve materials are continuously used and replenished, while structural material, and in particular proteins, are continuously degraded and reconstructed. Energy costs of protein turnover are included in maintenance costs, while it is assumed that no maintenance costs exist for reserves (both E and E_R Kooijman, 2000). The notation and symbols are presented in Appendix A.

Dynamics Figure 3.1 presents a scheme of energy fluxes through an individual, as delineated by the standard DEB model. The rate-parameters depend on temperature (see Eq. 3.18 in Appendix 3.1), but are constant otherwise. The transition between the embryo and the juvenile stages, and between the juvenile and adult stages occurs when the cumulated energy invested into maturation exceeds a given threshold. It is assumed that these thresholds correspond to fixed structural volumes V_b and V_p if the maturity and the somatic rates coefficients are equal. The subscripts b and p refer to birth and puberty, respectively. At birth, the individual switches on feeding. At puberty, allocation to maturation is redirected to reproduction. As reproduction patterns differ greatly among species, the standard DEB model does not specify the reproduction buffer handling rules. The ones we used to model a multiple-batch spawning pattern are described in the following paragraph.

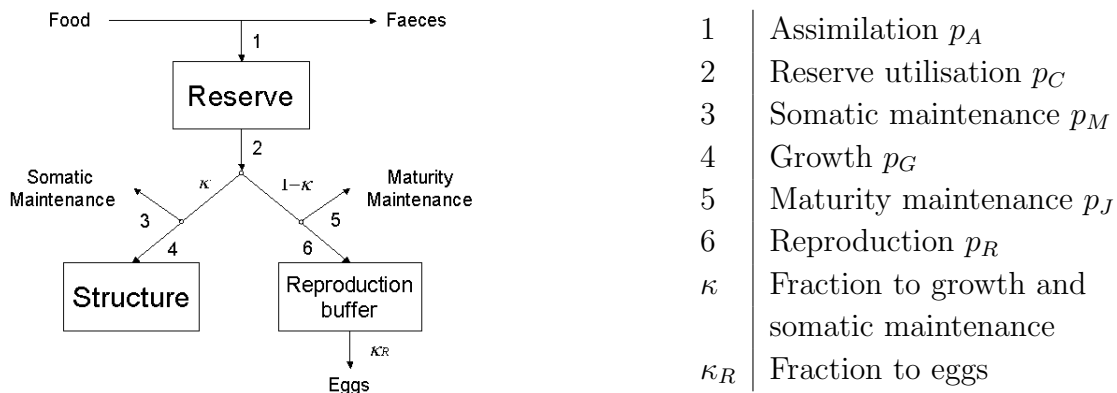


Figure 3.1: Energy fluxes through an individual at the adult stage following DEB theory

3.2.1.2 Reproduction

In this section, we present the structure of the reproduction module for a multiple-batch spawning female fish with indeterminate fecundity. The equations are given in Appendix 3.2.

Description Once the individual reaches its length at puberty, allocation to the reproduction buffer starts. The reproduction module specifies how this energy is used for reproduction once stored in the reproduction buffer. This is a descriptive module rather

than a mechanistic one in terms of egg development as we do not consider the vitellogenesis process. However, we attempt to model the reproductive traits that are described in the literature: number of spawnings, fecundity per batch and spawning period.

The energy stored in the reproduction buffer is converted to a certain number of eggs that will be spawn in different batches during the spawning season. The trigger to start the first batch preparation is an environmental factor. We considered a temperature threshold T_R . We assume that the energy density of a single batch - defined by the energy content of a batch divided by the structural volume of the individual - is constant. Every batch of eggs has the same reserve density $[E_B] = E_B/V$, with E_B the energy content of a batch, except the last batch. If the reproduction buffer contains enough energy at the time the batch is ready, the batch is spawned and the allocation of energy to the next batch starts. If the reproduction buffer does not contain enough energy, E_R is emptied and batch preparation ceases. The end of the spawning season can also occur when the temperature reaches values below the temperature threshold T_R . Then, the reproduction buffer accumulates further to the next spawning season.

Fecundity per batch The (absolute) fecundity per batch is defined by the number of eggs per batch. It is obtained from the ratio of the energy content of a batch E_B and the energy content of an egg E_0 . The batch size changes in time because structural volume as well as the energy content per egg can change in time. The standard DEB model states that E_0 can be derived from DEB parameters, assuming that a mother in good conditions will give birth to an offspring in good conditions (see Appendix 3.2).

3.2.1.3 Starvation

In the standard DEB model, storage dynamics can be modified during starvation. In the present work, when maintenance costs cannot be paid from reserve, growth ceases and maintenance costs are paid from the reproduction buffer. If the reproduction buffer is empty (juvenile stage or poor condition), the individual dies.

3.2.2 Application to the Bay of Biscay anchovy

This section presents how we applied the standard DEB model to the Bay of Biscay anchovy and how we obtained parameter estimates. We also define how we obtain the weight, a condition factor and the relative fecundity per batch of an individual. This last part relates to the auxiliary theory that needs to be developed to relate observations to DEB state variables.

3.2.2.1 Scaled state variables

In a context of little information on the Bay of Biscay anchovy physiology, we scaled the different state variables to remove the energy dimension (see Eqs 3.14 to 3.16, Appendix 3.1). This is less informative but it reduces the number of degrees of freedom for the parameter values estimation (Kooijman *et al.*, Subm.).

3.2.2.2 Initial conditions

Initial conditions are set at metamorphosis at the age of 60 days (Ré, 1996). Physical length at metamorphosis \mathcal{L}_j is 4 cm, scaled reserve density e_j is equal to f , the scaled functional response, 60 days after hatching and the reproduction buffer is empty as the individual is smaller than the length at puberty. The condition for e has no impact on the outputs of the model as the reserve density is rapidly in equilibrium with f , whatever the initial condition for e . The reason is that the mobilisation of the reserve is inversely proportional to the volumetric length, which is small at metamorphosis (see Eq. 3.14, Appendix 3.1).

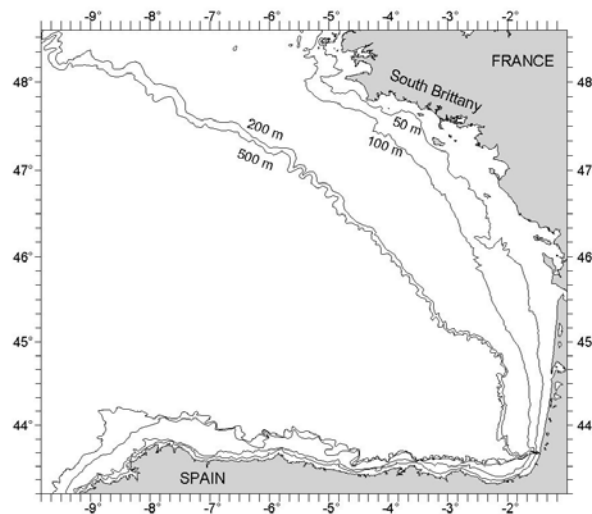


Figure 3.2: Map of the Bay of Biscay

3.2.2.3 Forcing variables: temperature and food density

We assumed that juveniles live in the 0-20 m layer until they reach the length at puberty \mathcal{L}_p . Then adults are supposed to experience the average temperature of the water column as they migrate between the surface and below the thermocline (when the water column is stratified) during the day. Bay of Biscay anchovy is mainly zooplanktonophageous (Plounevez and Champalbert, 1999). We used primary production as a proxy for anchovy food density, which is sustained by general consideration (Ware and Thomson, 2005). Average annual temperature and primary production are given by a biogeochemical model coupled

to the 3D hydrodynamical model MARS3D (Fig.3.3) applied to the French continental shelf (0-200m isobaths, from the Spanish coast to 48°N, Fig. 3.2). Details on the biogeochemical model and MARS3D can be found in Lazure and Jégou (1998); Loyer (2001); Planque *et al.* (2004); Huret *et al.* (2007) respectively. We used a Fourier series of the average outputs of the environmental model, which gives us an analytical function of the two forcing variables and reduces computation time for calibration (Fig.3.3).

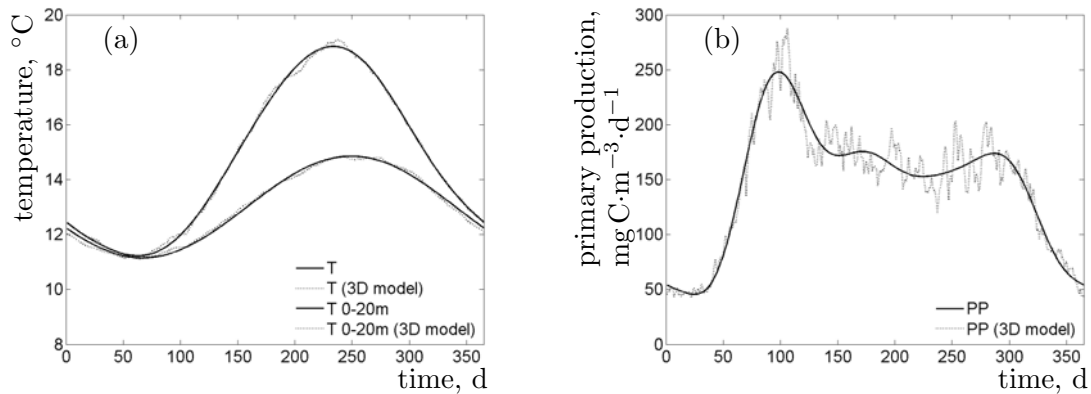


Figure 3.3: Average conditions of (a) temperature and surface temperature (0-20 m deep) and (b) primary production given by a biogeochemical model coupled to the hydrodynamical model MARS3D applied to the French continental shelf (solid lines: Fourier series for the 3D model outputs (dotted lines)).

3.2.2.4 Parameter estimation

Data collection The adult data were collected during Ifremer spring surveys. The objective of these surveys is to evaluate the biomass of small pelagic species in the Bay of Biscay. They are undertaken in May during the peak of the anchovy spawning season. Individual data on length, weight and age are available for the period 2000-2005. We consider the growth of the 2000 cohort, that is age 1 in 2001, age 2 in 2002 and age 3 in 2003. Details are presented in Pecquerie *et al.* (In prep.).

The juvenile data were collected during Ifremer autumn surveys. These surveys focused on juvenile habitats. We used individual lengths and weights in the present work (see Pecquerie *et al.*, In prep., for data description).

Length at puberty The length at puberty \mathcal{L}_p was set to 9 cm which corresponds to the smallest fish caught during Ifremer spring surveys with active gonads. It should be noticed that length at first *allocation* to reproduction (*i.e.*, length at puberty) is smaller than the length at first *reproduction* (*i.e.* length at maturity). The individual first fills the reproduction buffer and later converts it into offsprings. This value does not affect growth but the amount of reserve allocated to reproduction before first reproduction and therefore the first spawning season.

Shape coefficient The shape coefficient δ is used to convert total length \mathcal{L} to volumetric length $L (=V^{1/3})$ by $L = \delta\mathcal{L}$. Anchovy is assumed to have an isomorphic growth. We assume that reserves contribute little to total length, so that physical length quantifies structural length. An approximate value of the shape coefficient is obtained by fitting a weight-length relationship of the type $W = \delta\mathcal{L}^3$ to individuals smaller than \mathcal{L}_p (juveniles, without reproduction buffer). Here, the contribution of the reserve to the total weight is neglected. The shape coefficient was set to 0.172 ($n = 148$, $p < 0.001$).

Arrhenius temperature The Arrhenius temperature is used to express the different estimated rates at the same reference temperature. T_A is considered to be the same for all physiological rates (Kooijman, 2000). Regner (1996) published data on *E. encrasicolus* egg development times at different temperatures. The relationship between egg development time D (d) and temperature T (K) was $D = 1788.4199(T - 273)^{-2.290236}$. We plotted $\ln(1/D)$ against $1/T$ and we obtained a straight line with slope $T_A = 9800$ K ($n = 14$, $r^2 = 0.99$) (see Eq. 3.18).

Temperature threshold for spawning Motos *et al.* (1996) reported that Bay of Biscay anchovy mainly spawned when sea surface temperature ranges between 14 and 18°C, but that spawning can occur at 13°C (Irigoien *et al.*, 2007). Hence, we considered T_R , the temperature threshold to start batch preparation, at 13°C ($T_R = 286$ K) to have a spawning season starting in mid-April using MARS3D outputs for the layer 0-20m.

Batch energy density We assumed a constant batch energy density $[E_B] = F_L E_0$, with F_L the relative batch fecundity per unit of structural length ($\#eggs \cdot cm^{-1}$) and E_0 the initial reserve (J).

According to Motos (1996), the fecundity per batch and per gram of gonad-free weight of a female is 600 eggs during the peak spawning season. We approximated F_L by 700 eggs per unit of structure as the weight of the structure is smaller than the gonad-free weight.

The energy allocated to one batch from the reproduction buffer is $[E_B]/\kappa_R$, with $(1 - \kappa_R)$ standing for the overhead costs proportion of spawning. Kooijman (2000) assumes that the overhead costs of reproduction are small: the reserve of the female is transformed into reserve of the offspring with a closely related chemical composition, so little chemical work is involved and κ_R is set to 0.95.

Calibration procedure The saturation constant X_K , the energy conductance v , the maintenance coefficient k_M , the investment ratio g , the fraction of utilised reserve allocated to growth and maintenance κ , the scaled energy density of one batch $[U_B]$ and the scaled energy content of the reserve $\rho_E/\{p_{Am}\}$ were calibrated to best fit the lengths-at-age data and the weight-at-length data in May, assuming a structure density $d_V = 1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (van der Veer *et al.*, 2001), an average relative batch fecundity (per unit of length) of 700 eggs and an average number of batches per individual close to 20. We used the routine

'`nmregr`' of the DEBtool software. This routine is based on a Nelder-Mead method, which minimises a sum of squares deviation to use all the datasets simultaneously (see App.B).

3.2.3 Simulation design

3.2.3.1 Description of the three experiments

Annual pattern 3 individuals hatched at different time during the spawning season in seasonal conditions of food and temperature repeated each year. We compare lengths, weights and condition factors to data at the different ages. We evaluate here the natural differences in forcing conditions, which is one of the major source of variability within one year class.

Starving conditions In this simulation, individuals experience constant temperature conditions and have food *ad libitum* ($f = 1$) until they reach a certain length L and then they are starved ($f = 0$). We test different L values (9, 13, 17 and 21 cm) to evaluate the influence of length on the use of the reserves allocated to reproduction to pay maintenance costs. This is repeated for different temperature levels (from 10 to 24 °C, every 2 °C).

Seasonal pattern We simulate the growth and reproduction of an individual in seasonal conditions of food and temperature repeated each year, hatched the 15th of May. This simulation is used to characterise the reproduction pattern of an average individual at the annual scale as well as the seasonal evolution of some reproductive traits (absolute and relative batch fecundity and spawning period). Contribution of the different state variables to the weight is also observed as a function of time.

3.2.3.2 Link between observations and state variables

Weight In the context of the DEB theory, weight has contributions from structure, reserve and the reproduction buffer. Thus, it is not an explanatory variable in the standard DEB model (Kooijman *et al.*, Subm.). However, as it is an easily accessible measurement, there is a need to predict it to calibrate and/or validate the model. The weight W (g) of an individual is defined as follow:

$$W = d_V V + \frac{(E + E_R)}{\rho_E} \quad (3.1)$$

where d_V is the density of the structural volume ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), and ρ_E the energy content of one gram of reserve ($\text{J}\cdot\text{g}^{-1}$) (reserve and the reproduction buffer have the same composition and therefore the same energy content).

Condition factor In our data, the seasonal evolution of a condition factor cannot be assessed as we only have information during the peak of the spawning season (see Data section). The outputs of the model and the data for individuals of different ages and lengths can however be compared. We can define the following condition factor:

$$K = \frac{W}{d_V V} = 1 + \frac{(E + E_R)/\rho_E}{d_V V} \quad (3.2)$$

The condition factor thus indicates the state of the individual in terms of reserve and reserve allocated to reproduction. In constant environmental conditions, DEB theory assumes that the reserve density of an individual is constant: $E = \eta V$, with η a constant ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$). Hence, in constant environmental conditions, Eq. 3.2 becomes:

$$K = 1 + \frac{(\eta + E_R/V)}{d_V \rho_E} \quad (3.3)$$

In this case, K is a function of E_R/V the density of the reserve allocated to reproduction. If we consider the weight-length relationship $W = aL^b$, we obtain that $K = W/d_V V = \alpha \mathcal{L}^{b-3}$ with $\alpha = ad_V^{-1} \delta^{b-3}$ a constant. If $b > 3$, which is the case for the Bay of Biscay anchovy ($W = 0.0042L^{3.2}$, $n = 4404$), the condition factor is a function of the length of the fish. Hence, a positive relationship between the condition factor and the length of the fish in our data would suggest that large individuals accumulate more energy relative to their length than do small individuals.

Relative fecundity per batch We defined the relative batch fecundity as the fecundity per batch divided by the structural volume. As the batch energy density is constant in our reproduction module, the relative fecundity will vary according to the energy content of an egg and hence, the scaled reserve density of the individual. Therefore, with this definition, an increase in relative batch fecundity indicates a decrease of the reserve density. However, the relative fecundity per batch is usually defined by the absolute fecundity per batch divided by the gonad-free weight of a female (*e.g.* Alheit, 1989). In the present work, we do not consider this definition because we do not model the gonad state, hence we cannot access to the gonad-free weight.

3.3 Results

3.3.1 Growth pattern

Fig. 3.4a shows the growth in length of three individuals hatched at the beginning, during the peak and at the end of the spawning season. They experienced the same seasonal environment each year. The results fit well with the length distribution observed for the 2000 cohort in May; parameters have been estimated to obtain this result. It should be noticed that an individual that hatched late in the season will resume growth earlier than

Table 3.1: Parameter values. Rates are given at the reference temperature $T_1 = 286$ K (= 13°C).

| Symbol | Value | Units | Reference |
|---------------------------|----------|------------------------------------|-----------------------------------|
| <i>Parameters</i> | | | |
| T_R | 286 | K | Motos <i>et al.</i> (1996) |
| T_A | 9800 | K | after Regner (1996) |
| X_K | 75 | | calib. |
| k_M | 0.015 | d ⁻¹ | calib. |
| g | 6 | - | calib. |
| v | 0.4 | cm·d ⁻¹ | calib. |
| κ | 0.65 | - | calib. |
| κ_R | 0.95 | - | Kooijman (2000) |
| $[U_B]$ | 0.1 | d·cm ⁻¹ | calib. |
| λ | 2 | - | calib. |
| \mathcal{L}_b | 0.5 | cm | Ré (1996) |
| \mathcal{L}_p | 9 | cm | Ifremer surveys |
| δ | 0.172 | - | Ifremer surveys |
| d_V | 1 | g·cm ⁻³ | van der Veer <i>et al.</i> (2001) |
| $\rho_E/\{p_{Am}\}$ | 0.00275 | cm ² ·d·g ⁻¹ | calib. |
| <i>Initial conditions</i> | | | |
| a_j | 65 | d | Ré (1996) |
| e_j | $f(t_j)$ | - | |
| \mathcal{L}_j | 3.5 | cm | Ré (1996) |
| U_{Rj} | 0 | - | |

individuals hatched earlier in the season, at age 1, because this individual can mobilised reserve more efficiently as the reserve mobilisation is inversely proportional to the length of the individual. It also has to pay less maintenance costs (maintenance costs are proportional to the structural volume). For the same reason, it will produce a higher growth during age 1 period as it is relatively more distant from its asymptote than the others.

Growth in weight is shown in Fig. 3.4b. The model outputs fit well with the weight distribution observed for the 2000 cohort in May.

We calculated a condition factor as the ratio of the total weight divided by the weight of the structural volume (Fig. 3.5). We found a positive correlation in our data between this condition factor and the length of the individual ($K = 0.03L + 0.82$, $n = 847$, $p < 0.001$, Fig. 3.5 a), although it only explains 20 % of the observed variability ($r^2 = 0.2$). In Fig. 3.5 b, we show the evolution of this condition factor during the spawning season of three individuals hatched at the beginning, during the peak and at the end of the spawning season, with the same seasonal environment each year. We represent the three spawning seasons of each individual (at age 1, 2 and 3). We also found this condition factor function of the length of the individual in average (Fig. 3.5b). As the spawning

season progresses, this condition factor decreases due to the use of the reserve allocated to reproduction. It should be noticed that at age 1, hatching date still influences the value of the condition factor as the individuals have different lengths and thus, different energy uptake and use for growth and reproduction. The individual hatched late in the season spawned 9 times at age 1 while the two other individuals hatched early and during the peak of the season spawned 12 and 13 times respectively. Hatching dates hardly influence age 2 and 3 spawning seasons: their condition factors are similar. In our simulation, age 3 individuals have less reserves allocated to reproduction and hence, have a smaller condition factor than age 2. The different values of the condition factor as the spawning season progresses have the same variability as our data.

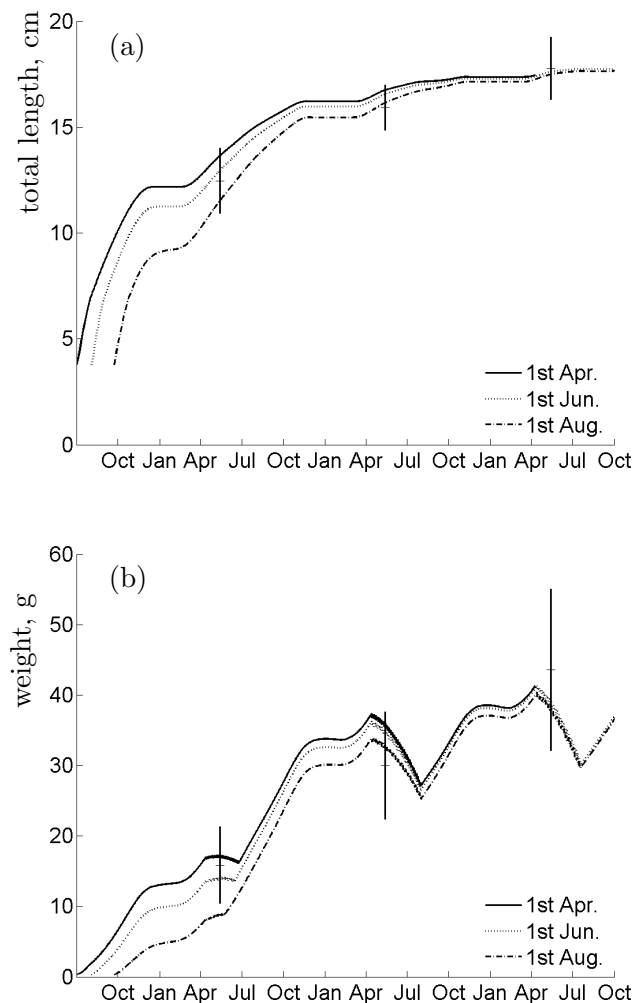


Figure 3.4: (a) Growth and (b) weight of 3 individuals hatched at the beginning, during the peak and at the end of the spawning season

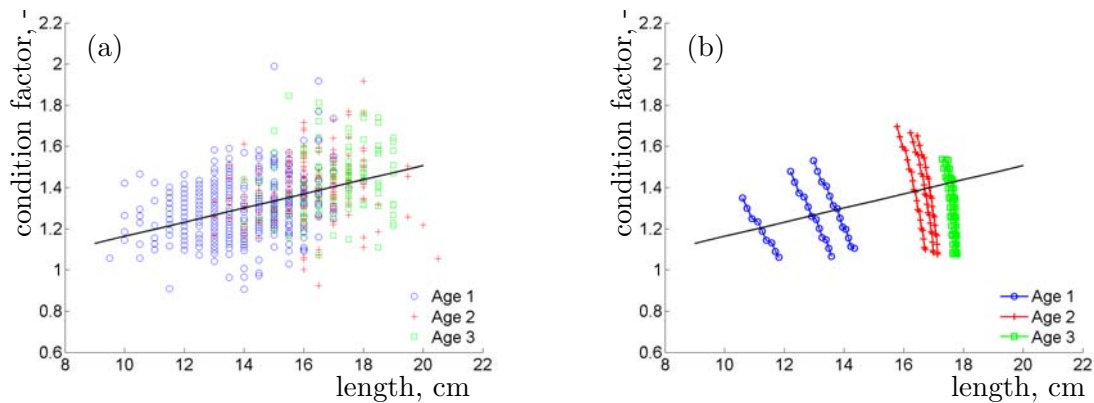


Figure 3.5: Condition factor from (a) data collected during spring surveys 2000 to 2005 and (b) model simulations of three individuals hatched at different dates (age 1: circles, age 2: crosses, age 3: squares).

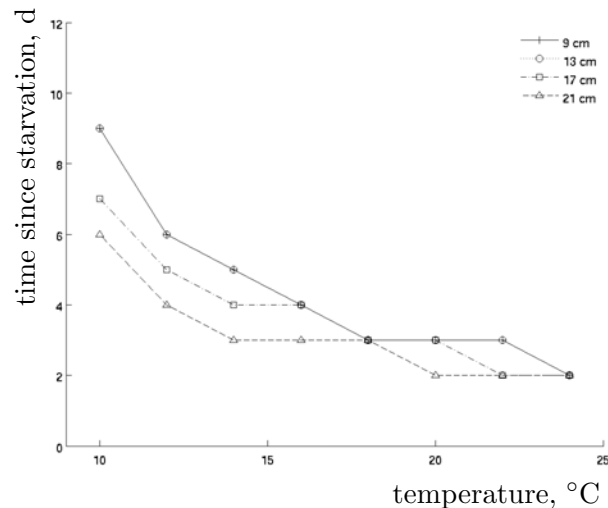


Figure 3.6: Simulated time since starvation at which the individual starts to use the reserve allocated to reproduction, as a function of temperature and length. Curves with 9 and 13 cm initial length overlap.

3.3.2 Starvation

We simulated different experiences where the fish is starved ($f = 0$) to evaluate the time at which the individual starts to use the reserve allocated to reproduction to pay maintenance costs. Fig 3.6 shows that if individuals are in warmer environments, they will use it more rapidly, and especially if they are large.

3.3.3 Contributions to weight

Contributions of reserve, structure and the reproduction buffer to the total weight are given in Fig. 3.7. Reserve has a limited contribution to the total weight compared to the

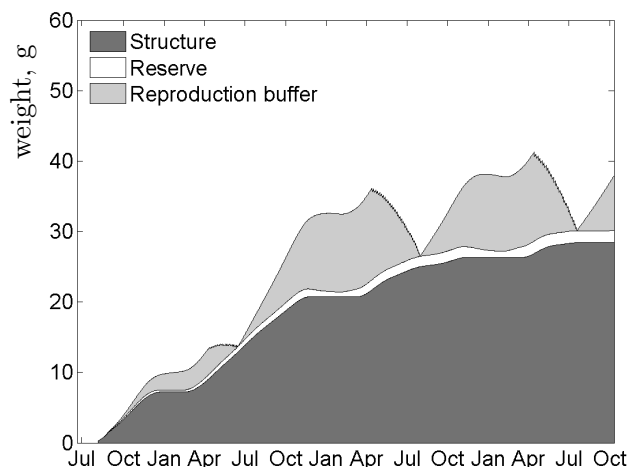


Figure 3.7: Contributions of structure, reserve and the reproduction buffer to the total weight of an individual hatched the 15th of May.

reproduction buffer and the structure. In our simulation, there is no weight loss during winter but during spawning season due to the use of the reserve allocated to reproduction. The loss of weight will be higher for large individual as they have allocated more reserve to reproduction (if they are not too close to their asymptotic length otherwise they are less efficient in mobilising energy from reserve ; energy mobilisation from reserve is inversely proportional to length (see Eq. 3.14, Appendix 3.1).

3.3.4 Reproduction pattern

The different reproductive traits that we obtained for an individual that lives three years in a constant seasonal environment are given in Tab. 3.2. In our simulation, spawning starts at the same time for all ages as the temperature threshold is reached the same day each year. The spawning season at age 1 is shorter than at age 2 and 3. At age 2, the individual has a protracted spawning season of two months compared to age 1. It should also be noticed that at age 3, the individual has a shorter spawning season than at age 2.

In terms of number of batches, the individual spawns less batches at age 1: a small individual spawns less than a large individual (Tab. 3.2). We found that the relative fecundity per batch, expressed in number of eggs per batch and per unit of structure is not depending on length. An individual spawns in average 720 eggs per batch and per unit of structure at a spawning period of 3 days in average (Tab. 3.2). This corresponds to an average batch fecundity of 8 000, 17 000 and 20 000 eggs at age 1 , 2 and 3 respectively.

We found that the individual, independently of its length, stores in average two third of the total energy used for reproduction during the pre-spawning period when considering average seasonal conditions of temperature and food (Tab. 3.2).

Table 3.2: Description of the average spawning pattern as a function of age: season, average length L (cm) and weight W (g), number (#) of batches N_B , total number of eggs N_{eggs} (#), average batch fecundity F (#), and relative batch fecundity F_L ($\# \cdot \text{cm}^{-1}$), average spawning period Δt (d) and proportion of energy used for reproduction accumulated before the season γ (-)

| | Season | L (cm) | W (g) | N_B | N_{eggs} | F | F_L | Δt | γ |
|-------|-------------------|----------|---------|-------|-------------------|-------|-------|------------|----------|
| Age 1 | 14 Apr. - 20 Jun. | 12.9 | 13.7 | 20 | 155880 | 7950 | 724 | 3 | 0.64 |
| Age 2 | 15 Apr. - 31 Jul. | 16.6 | 31.4 | 31 | 528710 | 17035 | 718 | 3 | 0.65 |
| Age 3 | 15 Apr. - 19 Jul. | 17.6 | 35.8 | 26 | 516240 | 20070 | 717 | 4 | 0.64 |

3.3.5 Seasonal evolution of some reproductive traits

Batch fecundity increases during the season (Fig. 3.8a). The last batch spawned however, has a lower batch fecundity, as the reproduction buffer did not contain enough energy to fill one complete batch (with an energy density $[E_B]$): this is our end-spawning trigger.

As the environmental conditions have a seasonal pattern, we followed the evolution of the absolute and relative batch fecundity and the spawning period during the season. We found that spawning period decreases as the season progresses from a batch every 5 days to a batch every 3 days at age 2 for instance (Fig. 3.8b). The same pattern was observed at age 1, 2 and 3.

The relative batch fecundity expressed per unit of structural volume does not present any seasonal variation (Fig. 3.8c). However, if we express the relative batch fecundity per unit of weight, its value ranges between 400 and 650 eggs per batch and per gram as the season progresses (Fig. 3.8d). As for the absolute batch fecundity, the last batch has a lower relative batch fecundity.

3.4 Discussion

3.4.1 Comparison with field data

3.4.1.1 Growth pattern

Our model predicts a realistic growth pattern, both in terms of length and weight. The simulated lengths and weights in spring of 3 individuals that hatched at different time during the spawning season are within the observed range. The length-at-age variability decreases for these 3 individuals between age 1 and age 3 as these individuals experience the same seasonal environment; their asymptotic length \mathcal{L}_∞ is the same (Kooijman, 2000). The youngest individual in particular compensates its growth delay at age 0 during the following year (see Fig 3.4a). The weight decrease during the spawning season is

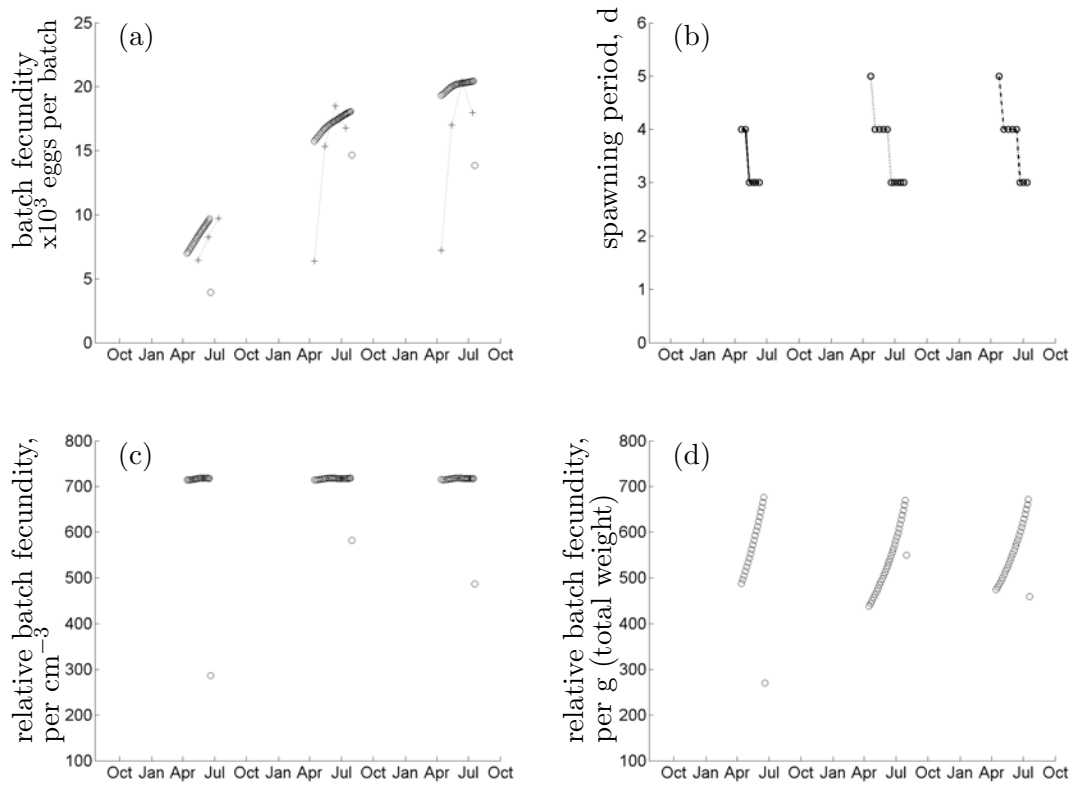


Figure 3.8: (a) Batch fecundity (F) given by the model (circles) and from Motos (1996) (crosses), (b) spawning period, (c) relative batch fecundity (F_L) per unit of structure and (d) F_L per unit of weight of an individual hatched the 15th of May. F_L per gram of gonad-free weight (W_{gf}) are given per month in Motos (1996). We used the relationship $W_{\text{gf}} = 0.87 \times W - 0.08$ (unpubl. data) to convert our weight output into W_{gf} and express Motos (1996) F_L estimates into F . The last batch of eggs always contains less eggs (see spawning rules in Appendix 3.2).

pronounced, particularly when the individual is large. It is due to the depletion of the reserves allocated to reproduction predicted by the model, as shown in Fig. 3.7.

As suggested by the analysis of the model properties in constant conditions (see the section Link between observations and state variables), the condition factor K is correlated to length, both in our results and in the data. This indicates that relative to their size, large individuals have more reserves for reproduction. Although the condition factor integrates the reserves allocated to reproduction and the reserve, Fig. 3.7 shows that the contribution of the reserve to the weight might be neglected. In addition to the general pattern, our model reproduces the observed variability of the data, which is a good indicator of the reliability of the model.

3.4.1.2 Starvation

By allowing the use of the reserves allocated to reproduction when the maintenance costs cannot be paid from the reserve, our model is thus consistent with the observations. Albeit

(1989) mentions a tight relationship between feeding and reproduction for clupeiform species. For northern anchovy *E. mordax*, Hunter and Macewicz (1985) found that after 3 days of starvation at 16 °C, atresia was observed and that after 13 days of starvation, yolked oocytes were or no longer observed or all undergoing resorption.

Furthermore, our simulated experiments showed that at 16 °C, the use of the reserve allocated to reproduction starts between 3 and 4 days after starvation for individuals that range between 9 and 21 cm (Fig. 3.6), which is fully consistent with Hunter and Macewicz (1985) findings. The temperature effect on *E. mordax* and *E. encrasicolus* physiology can be compared as we found similar Arrhenius temperatures, using Kramer and Zweifel (1970) findings for *E. mordax*. These authors found that the growth rate of *E. mordax* larvae reared in laboratory was multiplied by 1.75 between 17°C and 22°C. Using Eq. 3.18, it leads to an Arrhenius temperature of 9 600 K which is close to the value estimated from Regner (1996), 9 800 K for *E. encrasicolus*.

The results of the starvation simulations confirm that the anchovy physiology is well captured by the model. Maintenance costs are proportional to the structural volume which explains why during starvation simulation the use of the reserves allocated to reproduction is more rapid when the individual is large. The energy allocated to maintenance is also function of the temperature conditions ; the use of reserves allocated to reproduction during starvation experiment is also more rapid when the temperature is high. The temperature correction factor is an exponential, which explains the general form of the different curves (see Fig. 3.6).

3.4.1.3 Reproduction pattern

Main features The simulated spawning season starts in mid-April and ends between the end of June and the end of July according to the length of the individual. This is within the spawning season described by Motos *et al.* (1996), who found the Bay of Biscay anchovy spawning from the beginning of April to August with a peak spawning season in May-June. As Hunter and Leong (1981), these authors suggested that anchovy can spawn an average of 20 batches of eggs per season every 3 to 5 days. Our results range between 20 and 31 batches per season that are spawn every 3 to 4 days which is in agreement with their estimation.

Onset of spawning Motos *et al.* (1996) described that small anchovies are in earlier maturity stages than the large ones in April. We do not reproduce this pattern as they all reach the size at puberty before the temperature threshold to start batch preparation. We might need to take into account the vitellogenesis process to have differences in onset of spawning between small and large individuals. The distribution of large individual more south and more offshore might also explain an earlier spawning season if the temperature is warmer in these areas.

End of spawning Hunter and Leong (1981) tested the assumption whether spawning ceases because of a lack of eggs of an appropriate size for maturation. Comparing ovaries of reproductively active females with highly atretic ovaries of 6 females, they found no difference in egg size distribution. Oocyte maturation probably continued up to the time of the last spawning, whereupon maturation ceased and the remaining oocytes became atretic. This seems to be consistent with our ending rule for spawning.

Origin of the energy used for spawning As the energy content of three spawnings is present in the ovary at one time, Hunter and Leong (1981) stated that northern anchovy must use energy stored in other tissues and food income to support reproduction. These authors have estimated that the energy used for reproduction originated for two third from fat reserves stored almost a year before, during the spring bloom - northern anchovy spawning season being from January to April. The rest was obtained from food during the spawning season .

3.4.1.4 Evolution of some reproductive traits

Relative batch fecundity The relative batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy increases as the season progresses (Motos, 1996) from 200 eggs per gram of gonad-free weight in April to 500 in May and 650 in June-July. When expressing the relative batch fecundity per unit of structure, this pattern can be observed for a single individual if its reserve density decreases during the spawning season. The energy allocated in one batch per unit of structure is constant; the energy content of one egg is depending on the reserve density of the mother at spawning. Therefore, per unit of structural volume, a mother with a lower density reserve will spawn more eggs with less energy per egg. This is observed in different cases, but often attributed to an optimization strategy: an egg spawned at the beginning of a reproductive season might experienced non favorable conditions during the larval stage, larger length at hatching might increase the survival rates of these eggs . DEB theory provides another mechanism to explain why eggs might be larger at the beginning of the spawning season and smaller at the end: conditions are less favorables in terms of food as the season progresses and the reserve density of the mother decreases.

Spawning period The spawning period of the Bay of Biscay anchovy increases as the season progresses (Motos *et al.*, 1996). In our model, the spawning period will depends on temperature. During the spawning season, the temperature increases, and so does the spawning period (Fig. 3.8b). However, we do not model spawnings that occur every day or every two days as it is sometimes observed (Motos, 1996). There is a need for more knowledge on the vitellogenesis and maturation processes.

3.4.2 Environmental forcing

Average environmental conditions *versus* one cohort of individuals We considered data from the 2000 cohort. Data were collected in 2001, 2002 and 2003. We used, however, average conditions over the period 1999–2003. Our objective was here to capture the main features of the growth and reproduction pattern of the Bay of Biscay population. If we would have considered the growth of all the cohorts since 2000, we would have calibrated the parameters of the model to predict length at age 1 that would be too large.

Primary production as a proxy for food density We used the primary production as a proxy for food density. As the anchovy is zooplanktonophagous, the correct seasonal evolution of the food density might be different. We could have used the zooplankton variable of the biogeochemical model to construct our food density variable. However, only the seasonal cycle of the chlorophyll-*a* biomass has been validated (Huret, 2005) as remote sensing data are available. Therefore, we chose the production term to estimate the zooplankton biomass. Furthermore, primary production has been considered as food proxy for small pelagic fishes in other areas (Ware and Thomson, 2005).

Quality versus quantity of the food As we only took the total primary production as a proxy for food density, we cannot assess the quality of the food. The quality of the food might decrease during the season, as the food chain diatoms-copepods might not be the dominant one in summer. Hence, if the quality of the food, defined here as the amount of energy that the individual can assimilate from food, decreases as the season progresses, the relative batch fecundity per unit of structure will increase and the energy content per egg will decrease meanwhile. A better knowledge of the seasonal evolution of the diet might help to formulate assumptions on the food quality.

We used an environmental climatology over 5 years. We now have a tool to work on the plasticity of the reproduction pattern given different realistic environmental scenarios. The interannual variability of the spawning pattern can be assessed, according to the size-structure of the population, the conditions experienced by the individuals before the season (in terms of energy available for reproduction), and the conditions during the spawning season that determine some reproductive traits and the energy content per egg in particular. This provides a useful tool to generate variable initial conditions for larval drift models used to study recruitment determinants (Miller, 2007).

Acknowledgments

Financial support of the French Institute for the Exploitation of the Sea (Ifremer) and the Commission Anchois-Sardine of the Conseil National des Pêches Maritimes for the PhD project of L. Pecquerie is gratefully acknowledged. We thank Jacques Massé and all

the participants of the Ifremer surveys for data collection. We also thank the members of the Research Group AquaDEB (<http://www.ifremer.fr/aquadeb>) for the stimulating discussions and useful comments.

Bibliography

- Alheit, J. 1989. Comparative spawning biology of anchovies, sardines and sprats. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **191**: 7–14.
- Blaxter, J. H. S., Russell, F. S., and Yonge, M. 1982. The Biology of clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*, **20**: 1–223.
- Cubillos, L.A., Arcos, D.F., Bucarey, D.A., and Canales, M.T. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquatic Living Resources*, **14**(2): 115–124.
- Funamoto, T., and Aoki, I. 2002. Reproductive ecology of Japanese anchovy off the Pacific coast of eastern Honshu, Japan. *Journal of Fish Biology*, **60**: 154–169.
- Hunter, J.R., and Leong, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **79**(2): 215–229.
- Hunter, J.R., and Macewicz, B.J. 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **83**: 119–136.
- Huret, M. 2005. *Techniques d'assimilation des données satellitales de "couleur de l'eau" pour la détermination de la production primaire pélagique en milieu dynamique côtier*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier Toulouse III.
- Huret, M., Gohin, F., and Garçon, V. 2007. Use of SeaWiFS data in modelling of winter to spring primary production in the Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems*, accepted.
- Irigoiien, X., Fiksen, O., Cotano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., and Motos, L. 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74**: 132–148.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization; a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **356**: 331–349.
- Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., Pecquerie, L., van der Meer, J., and Jager, T. Subm. The estimation of Dynamic Energy Budget parameters, a practical guide. *Functional Ecology*.
- Kramer, D., and Zweifel, J.R. 1970. Growth of anchovy larvae (*Engraulis mordax* Girard) in the laboratory as influenced by temperature. *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, **14**: 84–87.

- Lazure, P., and Jégou, A.-M. 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, **21**(2): 165–177.
- Loyer, S. 2001. *Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- Miller, T.J. 2007. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish population. *Marine Ecology Progress Series*, **347**: 127–138.
- Millàn, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41**: 73–86.
- Motos, L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 195–207.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 117–140.
- Nisbet, R. M., Muller, E. B., Lika, K., and Kooijman, S.A.L.M. 2000. From molecules to ecosystems through Dynamic Energy Budget models. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 913–926.
- Parrish, R.H., Mallicoate, D.L., and Klingbeil, R.A. 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **84**(3): 503–517.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Grellier, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. . Environmental effect on von Bertalanffy parameters: the use of bioenergetics to model anchovy growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A. M. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research*, **28**: 41–52.
- Plounevez, S., and Champalbert, G. 1999. Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49**: 177–191.
- Ré, P. 1996. Anchovy spawning in the Mira estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 141–153.
- Regner, S. 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 167–177.
- van der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56**: 85–102.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., and van der Meer, J. 2001. Intra- and interspecific comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research*, **45**: 303–320.
- Ware, D.M., and Thomson, R.E. 2005. Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. *Science*, **308**: 1280–1284.

Appendix 3.1: Equations of the standard DEB model

States variables The dynamics of the standard state variables are described by three ordinary differential equations (Kooijman, 2000):

$$\frac{d}{dt}E = p_A - p_C \quad (3.4)$$

$$\frac{d}{dt}V = \frac{p_G}{[E_G]} = \frac{\kappa p_C - p_M}{[E_G]} \quad (3.5)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}E_R &= 0 \quad \text{if } V > V_p \\ &= (1 - \kappa)p_C - p_J \quad \text{else} \end{aligned} \quad (3.6)$$

where p_A is the assimilation rate ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$), p_C the utilisation rate (or catabolic flux) ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$), p_G the energy flux allocated to growth ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$), p_M the maintenance rate ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$), p_J the maturity maintenance rate ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$), κ the fraction of the utilisation rate spent on maintenance plus growth (-), $[E_G]$ the volume-specific costs of structure ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$), and V_p the structural volume at puberty (cm^3).

$$p_A = \{p_{Am}\}fV^{2/3} \quad (3.7)$$

$$p_M = [p_M]V \quad (3.8)$$

$$p_J = \frac{1 - \kappa}{\kappa}[p_M]V \quad (3.9)$$

$$p_R = (1 - \kappa)p_C - p_J \quad (3.10)$$

$$p_G = \kappa p_C - p_M \quad (3.11)$$

$$p_C = [E] \frac{vV^{2/3} + k_M V}{1 + \kappa[E]/[E_G]} \quad (3.12)$$

with $\{p_{Am}\}$ the maximum surface-area specific assimilation rate ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), $f = X/(X + X_K)$ the scaled functional response (-), X the food density, X_K the saturation constant, $[p_M]$ the volume-specific maintenance rate ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$), $[E] = E/V$ the reserve density ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$), v the energy conductance ($\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$) and $k_M = [p_M]/[E_G]$ the maintenance coefficient (d^{-1}).

Reserve density DEB theory is based on the assumption that in constant environmental conditions, the reserve density $[E] = E/V$ ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$) is constant, which stands for the *weak homeostasis* assumption. The change in reserve density is given by:

$$\frac{d}{dt}[E] = \frac{\{p_{Am}\}}{V^{1/3}} \left(f - \frac{[E]}{[E_m]} \right) \quad (3.13)$$

with $[E_m] (= \{p_{Am}\}/v)$ the maximum reserve density ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$).

Scaled state variables We scaled the reserve density by $[E_m]$ and the reproduction buffer by $\{p_{Am}\}$ at a reference temperature. The change in scaled reserve density $e = [E]/[E_m]$ (-), volumetric length $L = V^{1/3}$ (cm), and scaled reproduction buffer $U_R = E_R/\{p_{Am}\}$ (cm².d) are given by:

$$\frac{d}{dt}e = (f - e)v/L \quad (3.14)$$

$$\frac{d}{dt}L = \frac{v}{3} \frac{e - L/L_m}{e + g} \quad (3.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}U_R &= 0 \quad \text{if } L < L_p \\ &= (1 - \kappa) \left(eL^2 \frac{g + L/L_m}{g + e} - \frac{L^3}{L_m} \right) \quad \text{otherwise} \end{aligned} \quad (3.16)$$

with the investment ratio $g = [E_G]v/(\kappa\{p_{Am}\})$ (-), L_p the volumetric length at puberty (cm) and the maximum volumetric length $L_m = \kappa\{p_{Am}\}/[p_M]$ (cm).

Use of the reproduction buffer in starving conditions An individual is in starving conditions when it cannot pay maintenance costs from reserve ($p_M > \kappa p_C$). In this case, we introduce the possibility to use the reproduction buffer to pay maintenance costs when not empty. If the reproduction buffer is empty, the individual dies. Hence Eq. 3.16 becomes:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}U_R &= 0 \quad \text{if } L < L_p \\ &= (1 - \kappa) \left(eL^2 \frac{g + L/L_m}{g + e} - \frac{L^3}{L_m} \right) \quad \text{if } L \geq L_p \quad \text{and } \kappa p_C > p_M \\ &= (1 - \kappa) \left(eL^2 \frac{g + L/L_m}{g + e} - \frac{L^3}{L_m} \right) - p_M \quad \text{otherwise} \end{aligned} \quad (3.17)$$

Temperature All physiological rates depend on body temperature. For a species-specific range of temperatures, the model considers a temperature effect given by

$$p(T) = \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) p(T_1) \quad (3.18)$$

where T is the absolute temperature(K), T_1 a chosen reference temperature (K), T_A the Arrhenius temperature (K), p a physiological rate (*e.g.* ingestion rate or respiration rate) (J·d⁻¹). We can also use more elaborate methods to relate physiological rates to temperatures that take deviations from the Arrhenius relationship into account at the high and low boundaries of the environmental temperature range (Kooijman, 2000). Physiological experiments for a large range of temperatures are then required.

Appendix 3.2: Equations of the reproduction module

Allocation to the reproduction buffer is initiated at $L = L_p$ and then occurs at rate $p_R = (1 - \kappa) \times p_C - p_J$. The reproduction module specifies the handling rules for the reproduction buffer.

Start of the spawning season Batch preparation is initiated if surface temperature (0 - 20 m deep) exceeds $T_R = 286K = 13^\circ\text{C}$.

Energy allocation to one batch We assume a constant energy density per batch $[E_B]$. Hence, a batch will contain $E_B^* = \min(E_R, [E_B]L^3)$ (J). The rate of batch preparation is given by:

$$p_B = \frac{1}{\lambda} [(1 - \kappa) \times p_{Cm} - p_J] \quad \text{with } p_{Cm} = [E_m] \frac{vL^2 + k_M L^3}{1 + 1/g} \quad (3.19)$$

with p_B the batch preparation rate ($\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$), p_{Cm} the utilisation rate of the individual if it was fed *ad libitum* ($e = 1$) and λ (-) a constant ($\lambda > 1$). The rate still depends on length of the individual and is motivated by the avoidance of an unbounded accumulation of the reproduction buffer at abundant food; the batch preparation rate p_B cannot be smaller than the allocation to the reproduction buffer. A batch is completed if the batch size equals E_B^* . Notice that only in the last batch of the spawning season the batch size will be smaller than the target size $E_B = [E_B]L^3$.

Spawning At spawning the reproduction buffer makes a step down of E_B^* if enough is available, else it is fully emptied. So if t_B denotes the time point at a spawning event, we have

$$E_R(t_B + dt) = E_R(t_B) - E_B^* \quad \text{and} \quad E_B(t_B + dt) = 0 \quad (3.20)$$

Egg energy content An offspring at birth will have the same scaled reserve density $e = [E]/[E_m]$ as the mother at spawning (Kooijman, 2000). It is also assumed that the initial structural volume of an embryo V_0 is almost zero. The reserve energy E , the structural volume V and the reproduction buffer energy E_R of an embryo are thus characterized by the following initial and final states:

$$(E_0, \approx 0, 0) \xrightarrow{\text{embryo}} (E_b, V_b, 0)$$

with E_0 the initial reserve (J), $E_b = e_b V_b [E_m] = e_\varphi V_b [E_m]$ the reserve at birth (J), e_b the scaled reserve density at birth and e_φ the scaled reserve density of the mother at spawning. Therefore, using reserve and structure dynamics, we can assess E_0 . The routine 'initial_scaled_reserve' of the freely downloadable software package DEBtool (<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/>) is designed for it.

Number of eggs per batch The number of eggs per batch $N_B = \kappa_R \times E_B^*/E_0$, where $1 - \kappa_R$ is the overhead costs of reproduction, which is paid at the moment of conversion of (part of) the reproduction buffer to eggs.

End of the spawning season The spawning season ends when $E_R = 0$ or if the surface temperature goes below $T_R = 13^\circ\text{C}$.

Scaled variables We removed energy dimension from the equations of the standard DEB model. We proceed the same way for the reproduction module. We scaled the energy per batch by $\{p_{Am}\}$. Hence Eq. 3.20 becomes:

$$U_R(t_B + dt) = \frac{E_R(t_B + dt)}{\{p_{Am}\}} = U_R(t_B) - U_B^* \quad (3.21)$$

with $U_B = E_B/\{p_{Am}\}$ the scaled energy per batch ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}$) and $[U_B] = [E_B]/\{p_{Am}\}$ the scaled energy density per batch ($\text{d} \cdot \text{cm}^{-1}$), that we assume constant. We also have the number of eggs per batch $N_B = \kappa_R U_B^*/U_E^0$, with $U_E^0 = E_0/\{p_{Am}\}$ the initial scaled reserve ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}$).

Chapter 4

Interpreting the otolith in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: application to the Bay of Biscay anchovy

Résumé détaillé

La formation de l'otolithe dans l'oreille interne des poissons dépend de leur métabolisme. Bien que la croissance en longueur d'un individu et la croissance de l'otolithe soient fortement corrélées, il est très souvent souligné que la taille de l'otolithe dépend également du taux de croissance de l'individu. Un individu à croissance lente a un otolithe plus grand qu'un individu ayant une croissance plus rapide pour atteindre la même taille. Il y a un découplage entre croissance en longueur et croissance de l'otolithe. Pour reconstruire l'histoire de vie d'un individu, il faut pouvoir prédire l'effet des conditions environnementales sur la formation de l'otolithe.

Ce chapitre concerne la modélisation de la croissance et de l'opacité de l'otolithe en fonction de la physiologie d'un individu et des conditions environnementales rencontrées. On se propose de coupler ce modèle de formation de l'otolithe au modèle bioénergétique de croissance et de reproduction développé pour l'anchois du golfe de Gascogne, basé sur la théorie DEB. Dans un modèle DEB, la formation d'un produit n'influe pas sur les variables d'état du système mais dépend de leur dynamique. Les fécès d'un animal, l'écorce d'un arbre, ou encore le flux d'oxygène de la respiration sont des exemples de produits. Un otolithe est alors modélisé comme un 'produit'.

On évalue la capacité du modèle à reproduire la relation générale entre longueur du poisson et rayon de l'otolithe. On formule ensuite différents scénarios de populations selon la source de variabilité inter-individuelle considérée : dates de naissances, potentiels physiologiques différents et on évalue les relations obtenues en terme de croissances annuelles dans l'otolithe. Nous ne disposons pas de mesures sur l'opacité d'un otolithe d'anchois en fonction du rayon de l'otolithe. Une étude théorique sur la capacité du modèle à reconstruire l'histoire de croissance d'un individu mais également la nourriture assimilée par cet individu au cours de sa croissance est réalisée. On évalue ainsi le potentiel du modèle à extraire de l'information d'un tel type de données.

Dans un environnement saisonnier (Fig. 4.4a et b), la relation linéaire générale entre taille de l'otolithe et taille du poisson est conservée mais on observe un léger découplage pour les individus âgés (Fig. 4.4d). Ce modèle reproduit bien les principales caractéristiques de la relation entre le rayon de l'otolithe et la longueur du poisson. Il nous permet en outre d'évaluer les dates de reprises de croissance après la période hivernale. Lorsque l'on simule une population d'individus identiques, nés à des dates différentes, on reproduit bien la corrélation négative entre croissance à l'âge 0 et croissance à l'âge 1. Si les individus ont des potentiels physiologiques différents, la corrélation entre croissance à l'âge 0 et à l'âge 1 devient positive, mais les individus sont toujours dans le nuage de points observé. Ces différentes sources de variabilité peuvent être envisagées pour la modélisation de la population d'anchois du golfe de Gascogne.

Enfin, la conceptualisation d'un otolithe comme un produit dans le cadre de la théorie DEB permet donc d'établir un lien entre métabolisme du poisson et formation de l'otolithe qui redonne les principales caractéristiques de la relation rayon de l'otolithe - longueur du

poisson. Ce modèle montre en outre que la mesure de l'opacité d'un otolithe en fonction du rayon de l'otolithe peut permettre de reconstruire l'histoire de vie des individus. Cette reconstruction nécessite une information sur la température vécue mais le modèle n'est pas très sensible à cette variable. Le potentiel d'application de ce modèle est large. Il pourrait être appliqué à d'autres sources de données que sont les écailles ou encore les coquilles des bivalves pour une meilleure compréhension des conditions environnementales expérimentées à l'échelle de l'individu.

Interpreting the otolith in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: application to the Bay of Biscay anchovy

Laure Pecquerie¹, Pierre Petitgas¹, Patrick Grellier¹, Ronan Fablet²,
Marianne Alunno-Bruscia³ and Sebastiaan A.L.M. Kooijman⁴.
Canadian Journal of Aquatic and Fisheries Science (In prep.).

¹Ifremer, Département Écologie et Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

²Ifremer / LASAA
Technopôle Brest-Iroise, BP 70, 29280 Plouzané, France

³Ifremer, Département Physiologie des Organismes marins
11, presqu'île du vivier, 29840 Argenton-Landunvez, France

⁴Department of Theoretical Biology
Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands

Abstract We present a new simple and general bioenergetic model for otolith growth and changes in opacity that allows the reconstruction of the food history of an individual fish. The model is based on the Dynamic Energy Budget (DEB) theory for metabolic organization, which is well tested for its applicability to fish energetics. This reconstruction makes use of measured opacity as a function of the length in the otolith, of temperature conditions, and of model parameter values. We illustrate the model and its application to data on the anchovy population of the Bay of Biscay. The model captures the main features of the otolith data. We do not assume any fixed relationship between otolith and body length and the model reproduces the general observation that slow-growing fishes have relative large otoliths compared to fast-growing fishes of the same length. Back-calculation of body length and reserve density are side results of the food history reconstruction. We discuss methods to relax on required knowledge of parameter values, making use of the body size scaling relationships that are implied by DEB theory. Since we use general principles only, our method has potential for similar reconstruction problems *e.g.* shells of molluscs. Comparison between reconstructed ingested food and available food sources might also help to access food selection.

Keywords Dynamic Energy Budget theory, otolith, opacity, reconstruction, scaled functional response

4.1 Introduction

The ability to reconstruct food history might help to infer ecosystem dynamics (when does the fish resume or cease growth). Such studies can provide a better understanding of the effect of environmental conditions on life history traits. Trace element composi-

tion of the otolith have been used more recently to reconstruct migration trajectories of individual fish (*e.g.* Campana *et al.*, 2007; Fablet *et al.*, 2007). Interpretation of otolith data is also potentially one of the few methods available to access information about food availability in natural populations. Direct observations on size-dependent food selection and nutritional value of the various food components are typically difficult to obtain and are in need of supplementary information from indirect methods, such as from otolith data. The interpretation of differences in opacity of otoliths and the link between otolith and body size can be important to access the food history experienced by an individual fish. However, it requires a better understanding of the link between fish metabolism and otolith formation.

Although this link between metabolism and otolith formation has been mentioned to explain the decoupling between fish growth (in length) and otolith growth, we know of only two models that link otolith formation and energetics (Schirripa and Goodyear, 1997; Hussy and Mosegaard, 2004). The model of Hussy and Mosegaard (2004) successfully reproduced a decoupling of otolith growth and fish growth during starvation period, by taking into account the contribution of maintenance processes to otolith growth. However, to estimate model parameters, they required detailed knowledge of cod physiology and the model could not be used to reconstruct local food environment.

We here propose a new model of otolith growth and changes in opacity, based on a similar assumption as developed in Hussy and Mosegaard (2004). However, this model avoid the problems of the need of precise physiology data and thus, is general and can be used for food history reconstruction purposes. Our model is a natural and straightforward application of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory for metabolic organization. The conceptual step that directly leads to a DEB-based model for otoliths is to consider them as a product, not unlike shells of mollusks, wood of trees or hairs of mammals. Some products are discharged into the environment, others serve particular functions and some can be used for reconstruction purposes.

We first evaluate the properties of the otolith model in different environmental conditions. We then studied two questions : *i*) can we reproduce the anchovy otolith pattern evaluated at the population scale? and *ii*) does the model allow the reconstruction of the food history of an individual?

4.2 Material and method

4.2.1 Model description

4.2.1.1 Standard DEB model

We used the standard model of the DEB theory (Kooijman, 2000, 2001; Nisbet *et al.*, 2000). An introduction with a special emphasis on parameter estimation can be found in van der Meer (2006). It assumes that the various energetic processes, such as assimilation

and maintenance, are dependent either on surface area or body volume. The model further assumes that the assimilated products first enter a reserve pool, from which they are allocated to maintenance, growth and reproduction. The DEB theory states that a fixed fraction κ is allocated to somatic maintenance and growth, with priority for maintenance. The remaining fraction $1-\kappa$ is available for development and reproduction (van der Meer, 2006).

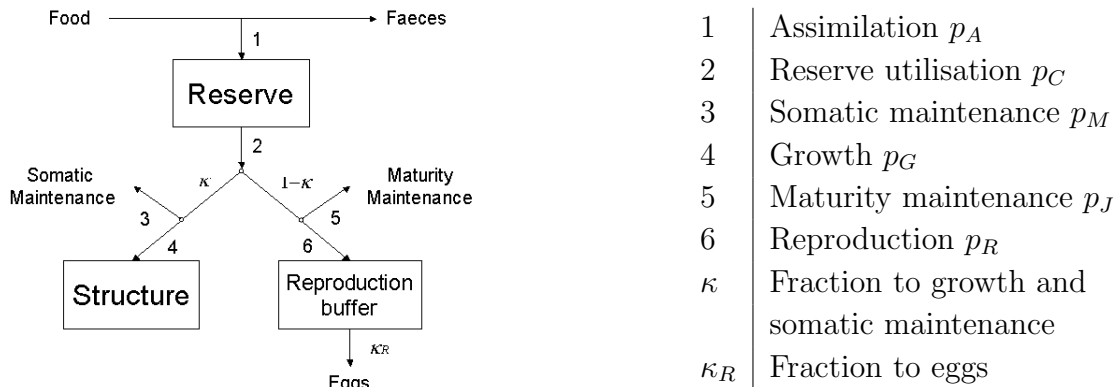


Figure 4.1: Energy fluxes through an individual at the adult stage following DEB theory

State variables The standard model deals with one type of food, one type of reserve and one type of structure for an isomorph, i.e. an individual that does not change in shape during growth. An individual is described by three state variables: the structural volume V (cm^3), the reserve energy E (J), and the reproduction energy buffer E_R (J). DEB theory assumes that they don't change in composition through the life span of the organism (strong homeostasis assumption). The word 'reserve' describes material that is always available for metabolic use when present. Reserve material is continuously used and replenished without maintenance costs, while structural material, and in particular proteins, are continuously degraded and reconstructed, which involves maintenance costs.

Dynamics Figure 4.1 presents a scheme of energy fluxes through an individual, as delineated by the standard DEB model. The rate-parameters depend on temperature (see Eq. 4.12 in Appendix 4.1), but are constant otherwise. The transition between the embryo and the juvenile stages, and between the juvenile and adult stages occurs when the cumulated energy invested into maturation exceeds a certain threshold. It is assumed that these thresholds correspond to fixed volumes V_b and V_p , where subscript b and p refer to birth and puberty, respectively. At birth, the individual switches on feeding. At puberty, allocation to maturation is redirected to reproduction. The reproduction buffer is often emptied at the end of the spawning season each year but species-specific handling rules can be specified (see Pecquerie *et al.*, In prep. b).

Table 4.1: Assumptions of the otolith growth model

-
1. The saccular epithelium surrounding the otolith, is isomorphic with the fish and hence delineates a volume that is a constant proportion of the structural volume of the individual.
 2. The volume of the fluid (endolymph) that contains the otolith material (dissolved material) is equal to the volume delineated by the saccular epithelium reduced by the volume of the otolith (precipitated material).
 3. The mass (in moles) of the otolith material is a product. Its formation is a weighted sum of the three basic powers of the DEB theory, namely assimilation, growth and dissipation.
 4. The use of otolith material is proportional to its concentration within the saccular epithelium
 5. The fraction that precipitates on the otolith equals the volume of the fluid relative to the volume delineated by the saccular epithelium; the rest is excreted into the environment.
 6. The change in volume of the otolith is proportional to the amount of material that is precipitated.
 7. The mass of material in the endolymph changes in pseudo-steady state.
-

The notation and symbols are presented in Appendix A. The equations of the model are described in Appendix 4.1.

4.2.1.2 Otolith model

Definition of a product DEB theory states that product formation is a weighted sum of the three organizing fluxes: assimilation (conversion of food into reserve), dissipation (maintenance, maturation and reproduction (in adults) overheads) and growth (conversion of reserve into structure). This rule for product formation applies to products such as heat, nitrogen waste, carbon dioxide, and resources such as dioxygen (if available in unlimited amounts). It is noteworthy that DEB theory provides an explanation for the method of indirect calorimetry: dissipating heat can be expressed as a weighted sum of dioxygen consumption, and carbon dioxide and nitrogen waste production because all the mentioned fluxes are weighted sums of the three organizing fluxes. Some of the weight coefficients might be zero. For instance, for a product as faeces, the weights for dissipation and growth are zero and faeces production is linked to assimilation only.

We model otolith formation as a product. Therefore, we do not assume any fixed relationship between otolith and body length in our model; it will depend on individual life histories.

Otolith growth We consider the growth of a sagitta, henceforth called 'otolith', from the juvenile stage (after metamorphosis) to the adult stage. We assume that otolith change in shape occurred at metamorphosis and that the otolith remains isomorphic thereafter. We also assume, for simplicity's sake, that the contribution associated to assimilation does not contribute to otolith formation. Hence we link otolith production to growth and dissipation only.

The assumptions are given in Tab. 4.1 and the equations derived from these assumptions are given in Appendix 4.2. Equations given in Appendix 4.2 are however the general case.

Otolith opacity Product formation directly follows from the principles underlying DEB theory such as strong homeostasis. Differences in the chemical composition of the three contributing fluxes cause differences in opacity in the otolith and, therefore, are automatically implied in our model.

We assume that opacity is function of the chemical composition of these contributions. More specifically we assume that opacity equals the relative contribution of growth. The assumptions we make to model otolith opacity are listed in Tab. 4.2.

Table 4.2: Assumptions of the otolith opacity model

-
1. The chemical composition of otolith material derived from the three sources (assimilation, growth and dissipation) is constant.
 2. Each source contributes differently to opacity because of their differences in chemical composition.
 3. Contribution coupled to dissipation do not contribute to opacity
-

4.2.2 Application to the Bay of Biscay anchovy

The model is parameterized for the Bay of Biscay anchovy population, which is a short-lived species with iteroparous reproduction and indeterminate fecundity .

4.2.2.1 Data

Data on adults were collected during Ifremer¹ spring acoustic surveys (PEL. 2001 to 2005) on board R/V *Thalassa*. These surveys aimed at assessing anchovy and sardine stocks in ICES areas VIIIa and VIIIb. Individuals data on length (nearest 5 mm), age (in years)

¹French Research Institute for Exploitation of the Sea

and otolith growth are available. Otolith diameter is measured along the major axis of the otolith. The width of the winter mark is included in the estimate of the annual otolith radius. Data collection and measurements methods are fully described in Petitgas and Grellier (2003). For the period 2001-2005, 3558 individuals have been sampled.

We used juvenile data collected in 1999 to estimate initial conditions of otolith radius. In September 1999, an acoustic survey targeting juvenile anchovy was jointly conducted by Ifremer and AZTI² as part of the European project JUVESU with the R/V *Gwen Drez*. 192 juveniles were sampled at sea surface (0–20m) using a mid-water pelagic trawl. This survey was performed with a less extensive coverage than spring surveys but juvenile anchovy habitats were targeted. Biological samples were obtained with the same protocol as during spring surveys. Length and otolith size were measured. Otolith micro-increments were numbered following a protocol described in Allain *et al.* (2003) to estimate age in days.

4.2.2.2 Anchovy DEB model

The otolith model we develop in this study is coupled to the DEB model of anchovy growth and reproduction developed in Pecquerie *et al.* (In prep. b). Forcing variables and parameter values are the same (Tab. 4.3). Initial conditions are set at metamorphosis at the age of 60 days and physical length is 3.5 cm (Pecquerie *et al.*, In prep. a) . The scaled reserve density e is equal to f , the scaled functional response at initial time and the reproduction buffer is empty as the individual is a juvenile.

We set the initial otolith radius to 0.0573 cm. This value is obtained from the linear relationship of otolith radius as a function of total length fitted to juvenile data in the range 3.5 to 4.5 cm ($\mathcal{L}_O = 0.0203\mathcal{L} - 0.0239$, $n = 34$, $r^2 = 0.825$).

4.2.3 Simulation design

4.2.3.1 Model properties

We simulate the growth of an individual in constant environmental conditions to study the resulting fish length - otolith radius (FL - OR) relationship for one individual. In the whole study, otolith radius is considered as the dependent variable (ordinate of the FL - OR relationship), as we aim at understanding the variability of the otolith radius for a given body length. We then evaluate the effect of different food levels on the FL - OR relationships. The opacity and the change in opacity patterns are finally studied in a seasonal environment.

²Spanish Fondation of Food and Marine Research

Table 4.3: Parameter values. Rates are given at the reference temperature $T_1 = 286$ K (= 13°C).

| Symbol | Value | Units | Reference |
|---------------------------|-----------|--------------------|--------------------------------------|
| <i>Parameters</i> | | | |
| T_R | 286 | K | Irigoien <i>et al.</i> (2007) |
| T_A | 9800 | K | after Regner (1996) |
| X_K | 75 | | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| k_M | 0.015 | d ⁻¹ | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| g | 6 | - | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| v | 0.4 | cm·d ⁻¹ | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| κ | 0.65 | - | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| κ_R | 0.95 | - | Kooijman (2000) |
| \mathcal{L}_b | 0.5 | cm | Ré (1996) |
| \mathcal{L}_p | 9 | cm | Ifremer surveys |
| δ | 0.172 | - | Ifremer surveys |
| δ_O | 0.4 | - | calib. |
| δ_S | 20 | | calib. |
| v_OD | 1.186E-05 | cm·d ⁻¹ | calib. |
| v_OG | 1.105E-04 | cm·d ⁻¹ | calib. |
| <i>Initial conditions</i> | | | |
| a_j | 65 | d | Ré (1996) |
| e_j | $f(t_j)$ | - | |
| \mathcal{L}_j | 4 | cm | Ré (1996) |
| \mathcal{L}_{Oj} | 0.0573 | cm | Ifremer surveys |
| U_{Rj} | 0 | - | |

4.2.3.2 Anchovy otolith pattern

We simulate the growth of individuals hatched at different dates during the spawning season. In the Bay of Biscay, the spawning season of anchovies extends from April to August, with a peak in May-June (Motos *et al.*, 1996). These individuals experience different life histories and have a life span of 3 years. We compare the resulting FL - OR relationship of individuals that would be caught in May to data. Annual otolith growth is also evaluated and compared to data. We include the end of the winter band in the calculation of annual otolith growth, as in data.

4.2.3.3 Food history reconstruction

We suppose here the opacity as a function of otolith radius $O(L_O)$. This relationship is known from data for a particular individual fish as well as all required parameter values. We evaluate the possibility to reconstruct the food history for $t \in [t_b, t_c]$, where t_b is the time at mouth opening and t_c the time at capture. We here make a number of simplifications (but none of them is essential).

1. The growth is isomorphic through the whole life cycle.
2. Shrinking does not occur. This typically can happen at extreme starvation. We assume that the reproduction buffer of such individuals is large enough to cover maintenance costs during starvation (Pecquerie *et al.*, In prep. b).
3. We know the length at birth. Concerning otolith radius at birth, a specific check in the otolith can often be attributed to mouth opening and we do not need any assumption for it.
4. We do not reconstruct food density itself but the scaled functional response $f(t)$, which defines the ingestion rate as a fraction of the maximum ingestion rate for an individual of that size. The scaled functional response is a dimensionless scalar that varies in the range $[0, 1]$. The motivation is that this method does not involve the identification of the food source. On the contrary, reconstructed scaled functional response then can be used to identify the food source.
5. We know the temperature correction factor: $c_T(t) = \exp(T_A/T_1 - T_A/T(t))$, with T_A the Arrhenius temperature (K), T_1 a reference temperature (K) and $T(t)$ (K) the experienced temperature by the individual (see Eq. 4.12). This knowledge can be obtained from interpretation of trace element composition of the otolith or isotope data in terms of migration for instance (Campana *et al.*, 2007) and the knowledge of the hydrology of the area.

We use routines in toolbox 'animal' of the software package 'DEBtool' for Octave and Matlab. 'DEBtool' routines are freely downloadable from <http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/>. We first generate with routine `f2o` the function $O(L_O)$ for an isomorph that experiences the same seasonal conditions as in the Model properties section. We used T_1 and the 11 parameters T_A , L_b , L_p , κ , κ_R , g , v , k_M , v_{OD} , v_{OG} and δ_S , estimated for anchovy. Lengths are volumetric lengths. We then used the inverse routine `o2f` to reconstruct $f(t)$ from birth to time at capture. This routine also back-calculates $L(t)$, $L_O(t)$ and $e(t)$ but requires the knowledge of the temperature correction factor as a function of time $c_T(t)$.

4.3 Results

4.3.1 Model properties

In constant environmental conditions, the relationship between otolith radius and fish length can be estimated by a linear relationship for almost all the life cycle of the individual except close to the asymptotic length (Fig. 4.2a and b). The maintenance flux is then much larger than the growth flux ; the otolith continues to grow until it fills the volume delineated by the saccular epithelium. This volume depends on food conditions and the parameter δ_S . Opacity pattern in constant environmental conditions decreases as the fish get closer to its asymptotic length. At puberty, the opacity makes a jump as the energy invested into development (dissipated energy) is then stored into the reproduction buffer (Fig. 4.2c).

In different food levels, DEB theory states that individuals reach different asymptotic sizes (Fig. 4.3a). The resulting FL-OR relationships also differ among individuals, according to the food level they experienced. Slow growing fish have larger otolith than fast growing fish of the same length, and the difference amplifies as the length increases (Fig. 4.3b).

In seasonal environmental conditions (Fig 4.4a and b), the fish ceases growth during winter periods but its otolith still grows mainly due to the contribution associated with maintenance processes (Fig 4.4c and d). As contributions associated with dissipation do not contribute to otolith opacity, we can detect translucent bands during winter period on the otolith (Fig 4.4e). The beginning and the end of a band are detected by the human eye at maximum changes in opacity (Fig 4.4f): by calculating the derivative of the opacity function as a function of otolith radius, a band is comprised between one minimum and one maximum of this function.

4.3.2 Anchovy otolith pattern

We found a significant linear relationship between fish length and otolith radius ($r^2 = 0.77$, $p < 10^{-16}$). We added an age effect in the former statistical model that showed to be significant ($r^2 = 0.81$, $p < 10^{-16}$). This model is more adequate since the Akaike Criterion was lower for the model with an age. At the same length, individuals of Age 3 have larger otolith radius than Age 2 and Age 1 individuals (Fig 4.5b). Moreover, the slopes of the different FL-OR relationships are significantly different, which indicates that if an individual of Age 2 or 3 is smaller than the average length of its year class, its otolith will be even larger than an individual of Age 1 of the same length.

Petitgas and Grellier (2003) showed that the larger the otolith growth at age 0, the lower the otolith growth at Age 1 for individuals sampled in 2002 and 2003. This pattern was also observed for individuals sampled between 2003 and 2005 (Fig. 4.5c). We found a significant negative relationship between $\mathcal{L}_{02} - \mathcal{L}_{01}$ and \mathcal{L}_{01} ($r^2 = 0.51$, $p < 10^{-16}$). In the data, we did not found any relationship between growth at Age 3 and growth at Age 2

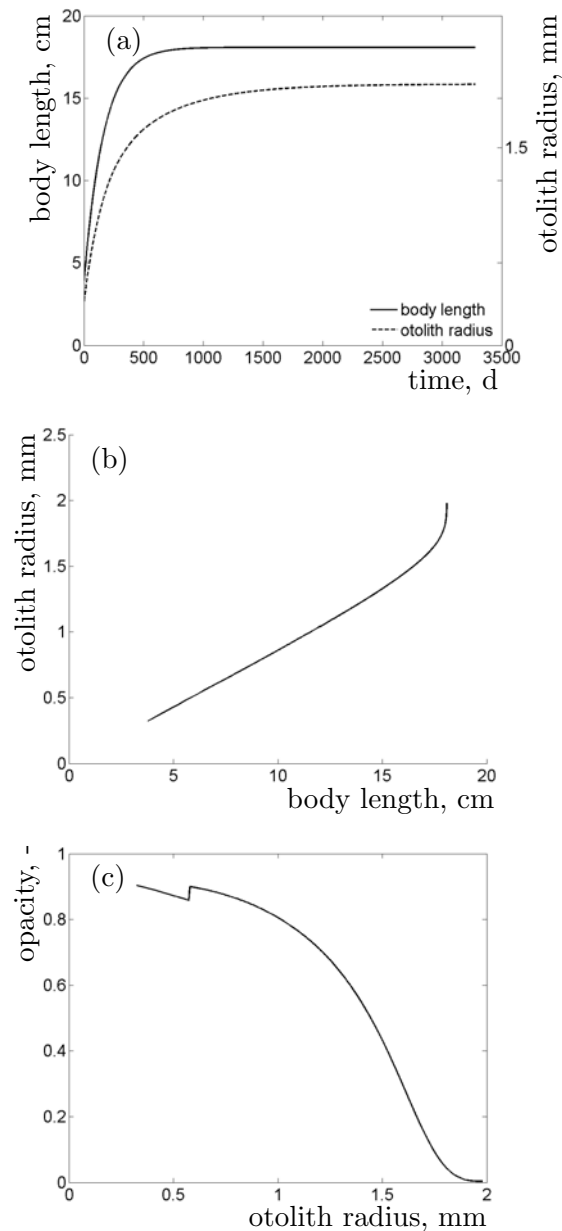


Figure 4.2: Model properties: (a) body length (solid line) and otolith radius (dotted line) as a function of time, (b) otolith radius as a function of body length and (c) opacity as a function of otolith radius in constant food and temperature conditions. The jump in opacity occurs at puberty, development does not contribute to dissipation thereafter (see text and Eq. 4.26, Appendix 4.2).

(Fig. 4.5d) ; the slope of the relationship was not significantly different from 0 ($p = 0.3818$, $n = 572$).

We formulated different scenarios to attempt to reproduce this otolith growth pattern. The growth of 20 to 40 individuals was simulated *i*) assuming different hatching dates but similar seasonal environmental conditions (Fig. 4.5), *ii*) assuming the same hatching date for all the individuals, similar seasonal environmental conditions, but different values of

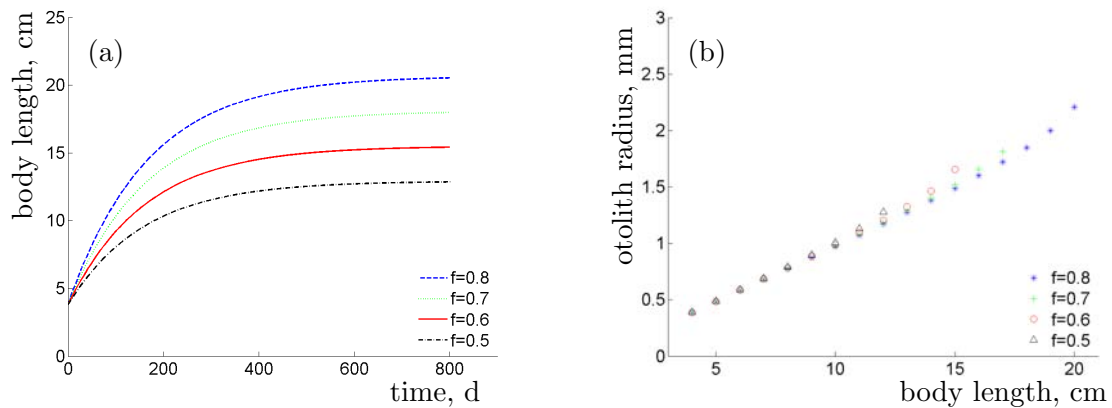


Figure 4.3: Model properties: (a) growth of body length according to different food levels and (b) otolith radius as a function of body length for these different food levels

the saturation constant X_K (see Appendix 4.1), which results in different scaled functional response f for the same food environment (Fig. 4.6), and *iii*) assuming different hatching dates and different values of the saturation constant (Fig. 4.7).

In Exp. 1, individuals are experiencing the same seasonal environment and hence have the same asymptotic length (Fig. 4.5a). Growth differences at Age 0 and 1 are due to differences in hatching dates. No overlapping in length between individuals of Age 1, 2 and 3 are generated with this scenario. The simulated FL-OR relationship is similar to the relationship observed, when age is not taken into account but we do not reproduce the observed age-specific FL-OR relationships (Fig. 4.5b and c). This scenario reproduces the FL-OR relationship of an individual (see Fig. 4.2b). The otolith growth relationship between Age 0 and Age 1 is well reproduced, although otolith growth at Age 1 is slightly higher than observed (Fig. 4.5d).

However, this scenario does not generate any variability of this relationship. Otolith growth at age 3 is too high compared to data (Fig. 4.5e) and this scenario generates an otolith growth relationship between Age 2 and Age 3 that we do not observe in our data. It is opposite to the otolith growth relationship between Age 0 and Age 1. This is explained by the fact that although individuals that were small at the end of their first winter (Age 0 growth) did grow relatively more at Age 1 than the large Age 0 individuals, they are still smaller at the end of their second winter (Age 1 growth). As all these individuals have the same asymptotic length (same food environment), larger individuals at Age 2 are closer to the asymptote than small individuals. Therefore, there is a positive relationship in this scenario between otolith growth at Age 2 and at Age 3.

In Exp. 2, individuals hatched the same day but have different capabilities to extract energy from the same environment, hence they have different asymptotic lengths (Fig. 4.6a). We generate a slight overlapping of lengths at Age 2 and 3 with this scenario. The simulated FL-OR relationship is similar to the relationship observed and age-specific relationships are comparable. This scenario reproduces the observed pattern that fish of the same length but higher age have larger otoliths (Fig. 4.6b and c). The simulated otolith

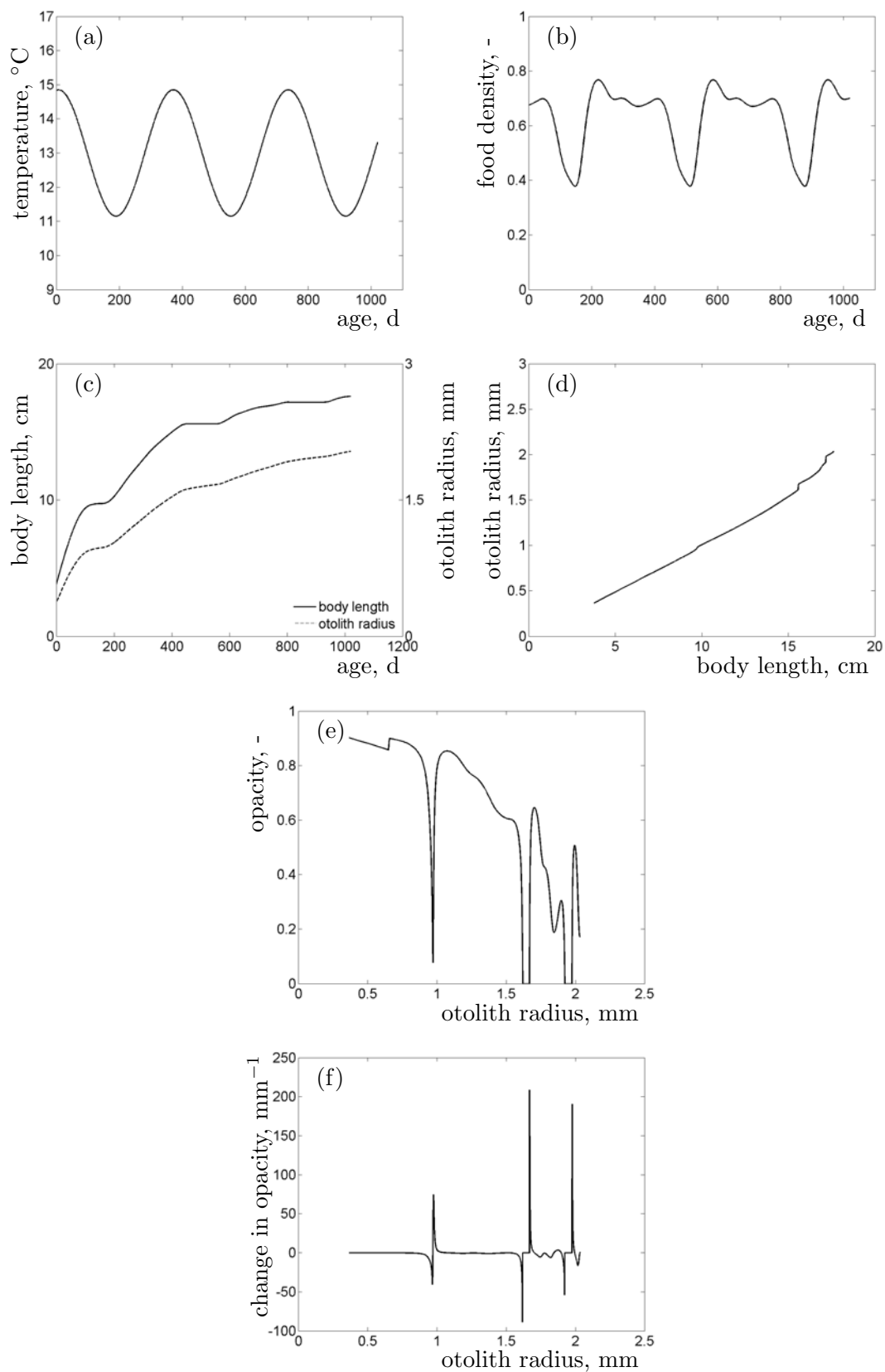


Figure 4.4: (a) Temperature and (b) food density experienced by an individual hatched late spring, (c) body length and otolith radius as functions of age, (d) otolith radius as a function of body length, (e) opacity and (f) change in opacity as a function of otolith radius

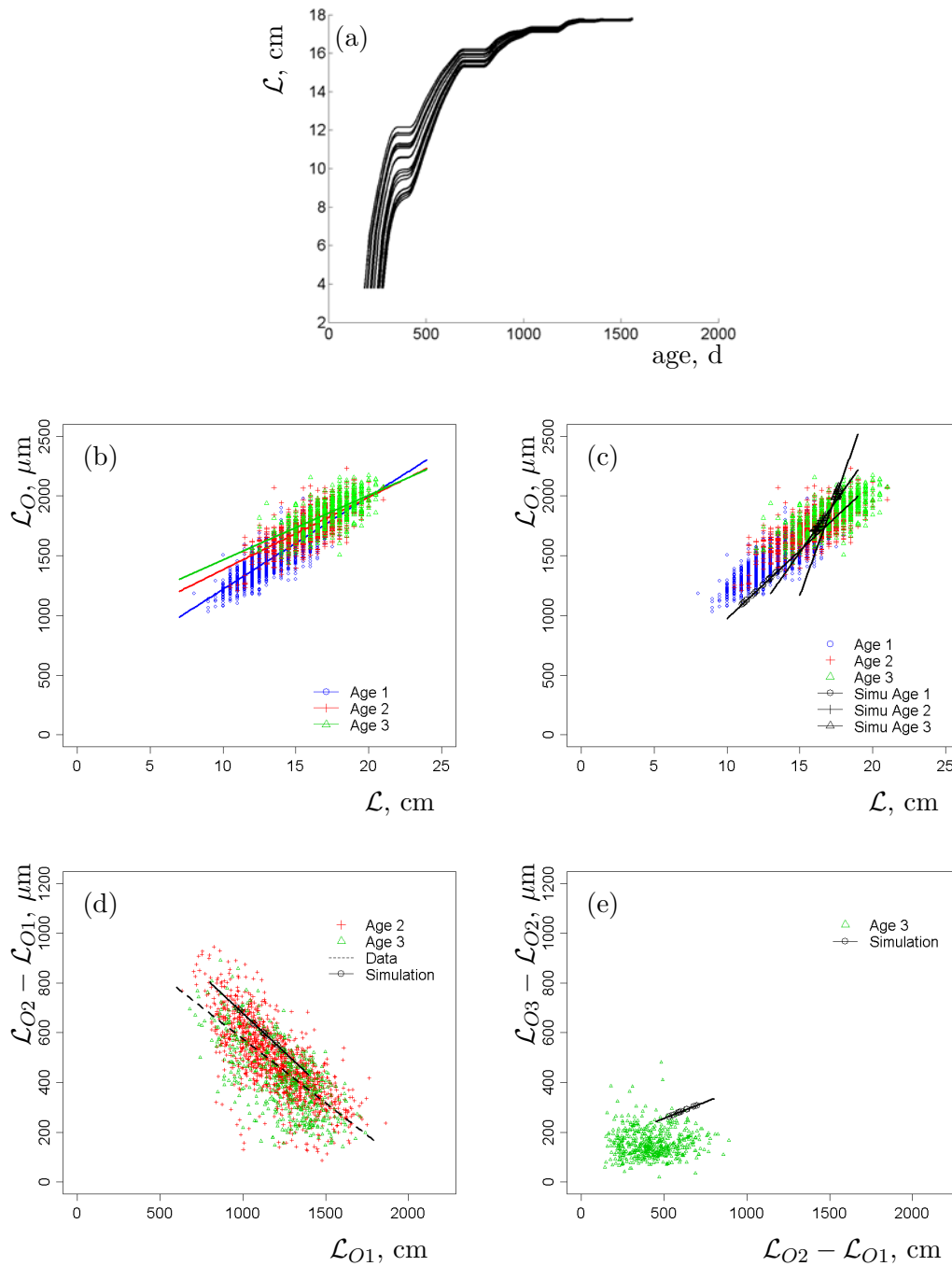


Figure 4.5: Exp. 1: (a) Length as a function of age of 20 individuals hatched between the 1st of April and the 1st of August, Otolith radius \mathcal{L}_O as a function of fish length \mathcal{L} and age (b) in data and (c) in simulation 1, (d) otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$) as a function of otolith growth at age 0 (\mathcal{L}_{O1}) (e) otolith growth at age 2 ($\mathcal{L}_{O3} - \mathcal{L}_{O2}$) as a function of otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$).

growth relationship between Age 0 and Age 1 is opposite to the observed one. In this scenario, the larger the otolith growth at Age 0, the larger the otolith growth at Age 1. It should be noticed however that the simulated data are within the observed variabil-

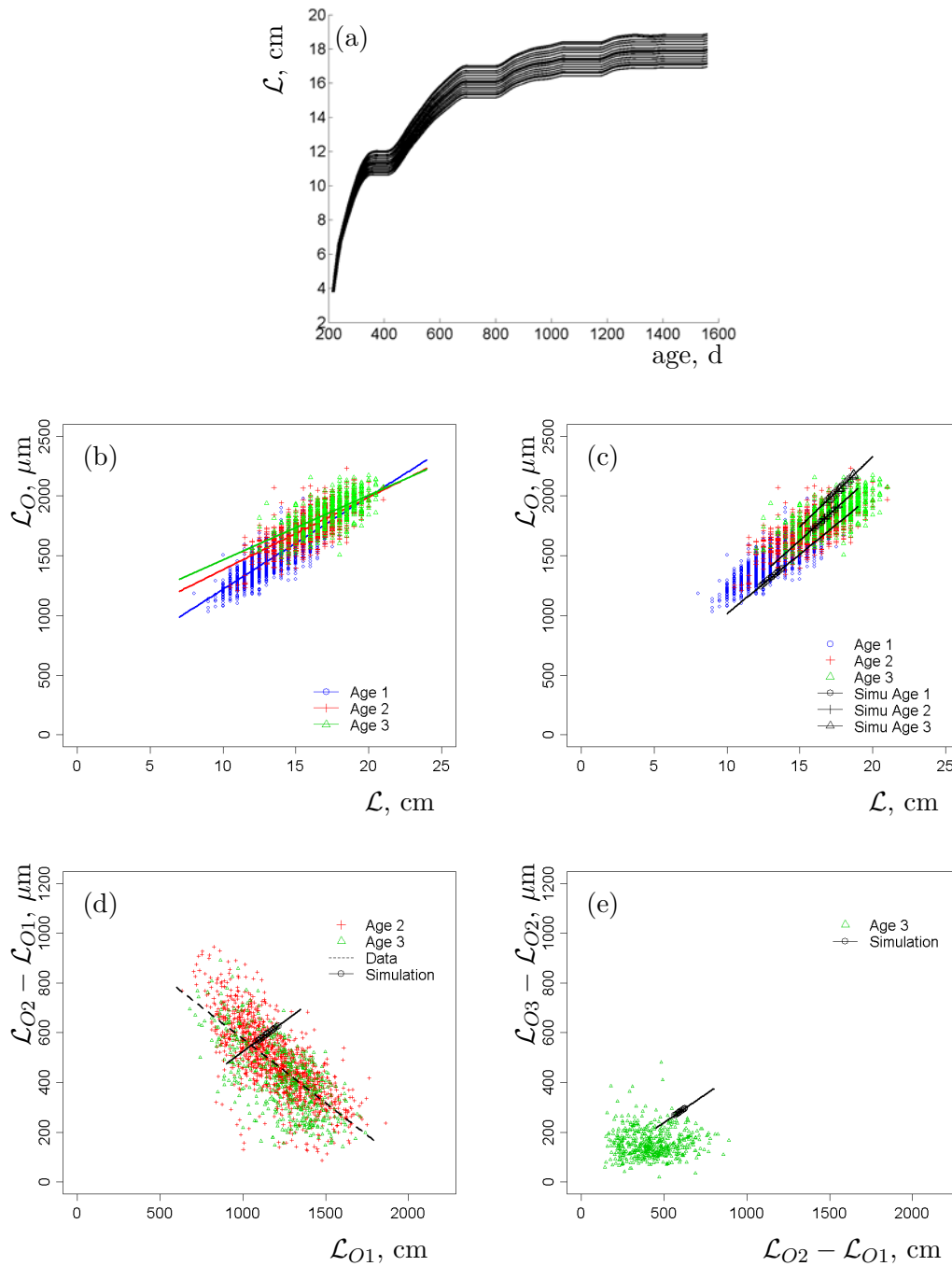


Figure 4.6: Exp. 2: (a) Length as a function of age of 20 individuals hatched the 1st of June, with different saturation constant. Otolith radius \mathcal{L}_O as a function of fish length \mathcal{L} and age (b) in data and (c) in simulation 1, (d) otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$) as a function of otolith growth at age 0 (\mathcal{L}_{O1}) (e) otolith growth at age 2 ($\mathcal{L}_{O3} - \mathcal{L}_{O2}$) as a function of otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$)

ity of the otolith growth relationship between Age 0 and Age 1 (Fig. 4.6d). The same otolith growth relationship as in Exp. 1 is observed between Age 2 and Age 3, although the explanation is different. Here, individuals have different asymptotic lengths. In the

same environment, with different saturation constants, small individuals at Age 2 are the individuals that have small asymptotic lengths ; their growth at Age 3 will be smaller than individuals with a larger asymptotic length.

Exp. 3 is a combination of Exps. 1 and 2, *i.e.* different hatching dates and different values of the saturation constant. With this scenario, we are able to generate overlapping lengths at Age 2 and 3 (Fig. 4.7a), and the observed negative relationship of otolith growth between Age 0 and Age 1 (Fig. 4.6d). It also generates variability around this relationship, that is within the observed variability. For the age-specific FL-OR, the main pattern is well reproduced: slow growing fish have larger otoliths but it should be noticed that the slopes of these age-specific FL-OR relationships are slightly increasing with age which is opposite to the observations. We obtain the same positive otolith growth relationship between Age 2 and Age 3 as in Exps. 1 and 2.

4.3.3 Food history reconstruction

By assuming that opacity as a function of otolith radius is available (Fig. 4.8a), we can reconstruct the assimilated food history of an individual, even during period when food density do not allow growth (Fig. 4.8e). During growing periods, the reconstructed food history overlaps the experienced one. During non growing periods, we are only able to detect the minimum food level that is required for growth. As the fish grows, this minimum food level to maintain growth increases.

This reconstruction required the knowledge of the temperature correction function (Fig. 4.8b). However, the sensitivity of the food reconstruction function to temperature conditions is limited (not shown).

Back-calculation of otolith and body growth (Fig. 4.8c and d, reconstructed) shows a perfect match with simulated otolith and body growth (Fig. 4.8c and d, experienced), even during no growth periods.

4.4 Discussion

4.4.1 Otolith growth pattern of Bay of Biscay anchovy

With our model, we were able to reproduce the annual otolith growth and opacity pattern of the Bay of Biscay, using average seasonal temperature and food cycles and assuming that individuals hatch at different dates during the spawning season: the smaller the growth at age 0, the higher the growth at age 1.

Using this model, we can detect the start and the end of the translucent zones and hence, have more information on seasonal growth. The potential of the model to reconstruct food history might help to infer ecosystem dynamics (when does the fish resume or cease growth).

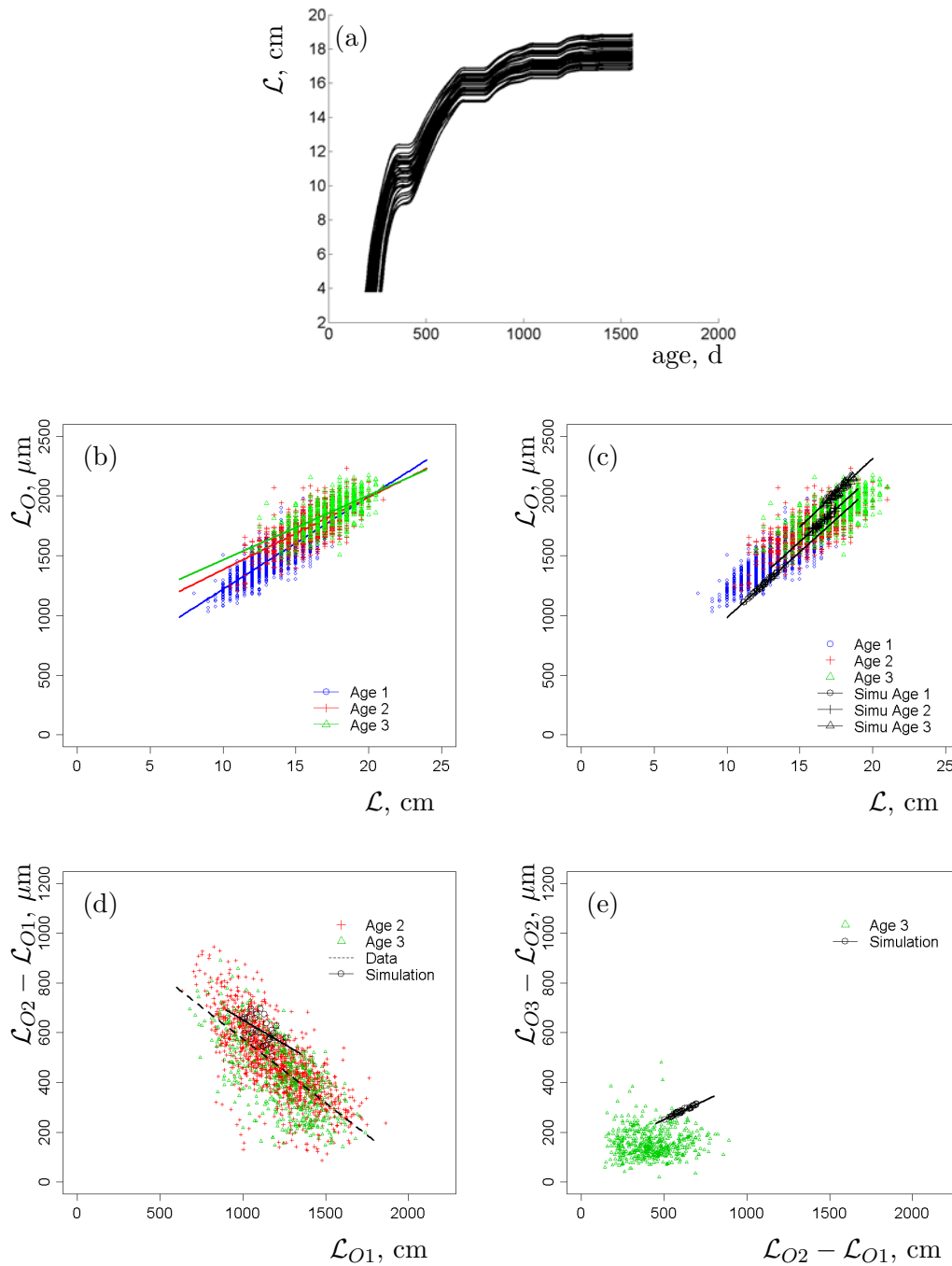


Figure 4.7: Exp. 3: (a) Length as a function of age of 40 individuals hatched between the 1st of April and the 1st of August, with different saturation constant (observed lengths at age will be plotted). Otolith radius \mathcal{L}_O as a function of fish length \mathcal{L} and age (b) in data and (c) in simulation 1, (d) otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$) as a function of otolith growth at age 0 (\mathcal{L}_{O1}) (e) otolith growth at age 2 ($\mathcal{L}_{O3} - \mathcal{L}_{O2}$) as a function of otolith growth at age 1 ($\mathcal{L}_{O2} - \mathcal{L}_{O1}$)

We can reproduce some of the observed variability in the otolith radius - fish length relationship by assuming different environmental conditions, but we only reproduced part

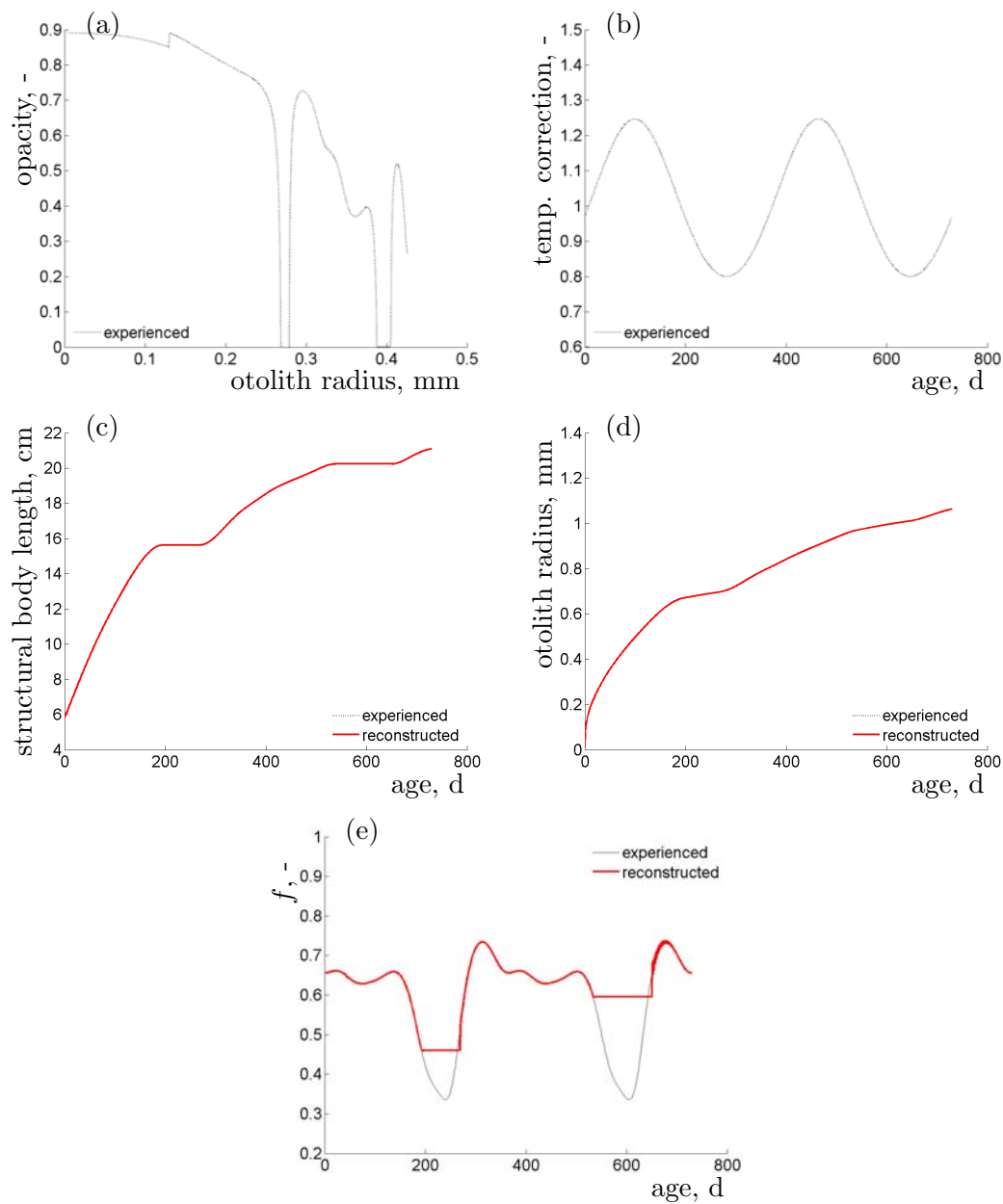


Figure 4.8: (a) Opacity as a function of otolith radius, (b) temperature correction factor, (c) body length, (d) otolith radius and (e) scaled functional response f as a function of age (age counted since first feeding). Experienced and reconstructed curves in figures (c) and (d) are overlaid.

of this variability. Environmental conditions might be more variable than the ones we considered.

Our model explains why Age 3 individuals have larger otoliths than Age 1 fish of the same length: during winter conditions, the fish might not grow while there is still contribution from the dissipation flux, hence the otolith still grows during winter. According to the age of the fish, the FL-OR relationship changes. However, we do not explain why the

slope of the FL - OR relationship varies according to age. It might be due to size selective mortality. We might not observe large Age 2 and Age 3 individuals.

The observed variability in the otolith growth pattern is the results of different individual properties (captured by individual parameter values in our model) and life histories (experienced temperature and food conditions in our model). We suggest that testing different scenarios is one of the promising way to disentangle these different sources of variability. These scenarios should provide patterns consistent with all the observations (observed mean and variability) and hence define constraints on the possible sources of variability among individuals. Such studies can provide a better understanding of the effect of environmental conditions on life history traits.

4.4.2 Link otolith formation - fish metabolism

By assuming that not only growth but also dissipation contributes to the growth of an otolith, we successfully reproduced the decoupling between somatic and otolith growth with slow growing fishes having larger otolith. Our main assumption in the present work is that we can link otolith formation to the metabolism of the fish by modelling otolith as a product in the context of DEB theory. This assumption is fully consistent with the studies of Wright (1991) and Yamamoto *et al.* (1998) that showed a close correlation between otolith growth and specific rates of standard oxygen consumption. Oxygen consumption can be similarly modeled as a product in the context of the DEB theory.

Hussy and Mosegaard (2004) already introduced the contribution of maintenance processes to the growth of an otolith in their bioenergetic model of otolith growth. We consider here the contribution from all the fluxes that dissipate .

Compared to the model of Hussy and Mosegaard (2004), we did not resolve our model into proteins and CaCO_3 . These authors developed a model that has been applied to cod larvae. Here, our model is focused on otolith macrostructures like annual rings. The contribution of proteins and CaCO_3 to the opacity of an otolith seems to be not yet resolved at this scale. However, applied to the formation of the microincrements, the parameterisation of the opacity might be greatly improved. To set opacity equal to zero during no growth period is obviously not realistic but it simplifies the model as we could not compare the outputs of our model with opacity measurements on otoliths of adult anchovy.

We did not consider contribution from assimilation to reduce the number of parameters to estimate. No contribution from assimilation is a special case of our model. Starvation experiments on juvenile or adult fish might help to evaluate the contribution of assimilation. These juvenile and adult fishes have more reserve than larvae for instance and can handle starvation conditions for some longer time than larvae, without modifying the dynamics of the reserve. If the otolith growth and opacity of starved individuals differ from individuals in non-limiting conditions before the decrease of the fish growth rate, assimilation will then contribute to the formation of an otolith. However, Oyadomari and

Auer (2007) showed that feeding frequency did not have incidence on the prominence of subdaily marks in larvae ciscoes *Coregonus artedii*, which might indicate that assimilation contributes little to otolith formation.

Otterlei *et al.* (2002) report temperature effects on otolith growth. Cod larvae reared at higher temperatures had larger otolith radius for the same fish length. We did not consider such a temperature effect on otolith formation. We first tested the link between otolith formation and fish metabolism. This temperature effect might be explained by a specific effect on CaCO_3 precipitation - its solubility decreases with an increase in temperature in non biological systems. Furthermore, Hussy *et al.* (2004) showed that temperature had an effect on opacity. Higher temperatures lead to a decrease in opacity, which is consistent with precipitation of CaCO_3 . Including such a temperature effect in the otolith model would enable the test of assumptions to explain the formation of false rings and spawning checks, as well as the otolith pattern of tropical fishes (translucent zones during growing periods).

4.4.3 Food history reconstruction

The present study showed the potential of our model not only for the back-calculation of fish length but also for the reconstruction of individual food history. Although the model did not reproduce to what extent the conditions were limiting, we were able to reconstruct non-growing periods and evaluate the duration of the food-limited periods. Moreover, we can give an upper boundary of food density that leads to starvation, which increases with the length of the fish. This was possible because of the explicit modeling of a reserve compartment, which is one of the main features of DEB theory.

To reconstruct food history, we assumed that opacity as a function of otolith radius, parameter values, and temperature conditions were available as well as the way otolith radius relates to otolith volume since birth. As mouth opening can be often detected by a specific check, it seems reasonable to start food reconstruction since birth. However, it might not be easy to relate otolith radius to volume through ontogeny, as otolith shape usually changes to the species specific shape at metamorphosis.

We assumed that T_1 and the 11 parameters T_A , L_b , L_p , κ , κ_R , g , v , k_M , v_{OD} , v_{OG} and δ_S are known. Given $O(t_c)$, $L_O(t_c)$, $L(t_c)$ and $e(t_c)$, where t_c is the time at capture, we might try to find $f(t_c)$, $c_T(t_c)$ and work our way backwards in time. This scheme, however, turns out to be hopelessly unstable, to the extent that it is useless. A stable scheme is to start from birth. Feeding starts at birth, so opacity at birth has no information about the food level. So we have to assume that between the first and the second data point food density is constant, and changes linearly in time since then at rates that we reconstruct from opacity data. A continuation method for this change from one data point to the next one turns out to be satisfactory, except when growth is resumed after starvation. For these points we need a more robust method. We do not integrate over time, but over the

otolith length, which is possible because otolith length increases strictly monotonously in time (contrary to body length).

A weak component of our reconstruction method is the required knowledge about the temperature trajectory during the lifetime of the fish. It might be possible to reconstruct temperature conditions using elemental and isotopic concentrations as chemical fingerprints or natural tags of water bodies (Elsdon and Gillanders, 2002). Temperature (and salinity) conditions seem to significantly affect ratios Strontium (Sr):Calcium (Ca) and Barium (Ba):Ca as well as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ (Elsdon and Gillanders, 2002).

We do not reconstruct food density but the scaled functional response. It represents the assimilated food. By comparing it with potential food sources, it can help to study size-dependent food selection. This model can be used as a tool to test environmental scenarios on otolith formation, that can be next experimentally tested. Reconstructing individual life history in terms of environmental conditions from otoliths might greatly improve our understanding of ecosystem dynamics as it can provide information on trophic interactions. It can also be used for other calcified tissues like dentin or molluscs shells.

Acknowledgments

Financial support of the French Institute for the Exploitation of the Sea (Ifremer) and the CLPMEM of Saint-Gilles-Croix-de-Vie and La Turballe is gratefully acknowledged. We thank Jacques Massé and all the participants of the PELGAS surveys for data collection. The members of the Research Group AquaDEB (<http://www.ifremer.fr/aquadeb>) are gratefully acknowledged for the stimulating discussions and useful comments. We also acknowledge Steven Campana for helpful discussions.

Bibliography

- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5): 407–418.
- Campana, S.E., Valentin, A., Sévigny, J.-M., and Power, D. 2007. Tracking seasonal migrations of redfish (*Sebastes spp.*) in and around the Gulf of St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**: 6–18.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2002. Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**(11): 1796–1808.
- Fablet, R., Daverat, F., and De Pontual, H. 2007. Unsupervised Bayesian reconstruction of individual life histories from otolith signatures: case study of Sr:Ca transects of European eel (*Anguilla anguilla*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**(1): 152–165.
- Hussy, K., and Mosegaard, H. 2004. Atlantic cod (*Gadus morhua*) growth and otolith accretion characteristics modelled in a bioenergetics context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**(6): 1021–1031.
- Hussy, K., Mosegaard, H., and Jessen, F. 2004. Effect of age and temperature on amino acid composition and the content of different protein types of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**(6): 1012–1020.
- Irigoiien, X., Fiksen, O., Cotano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., and Motos, L. 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74**: 132–148.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization; a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **356**: 331–349.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 117–140.
- Nisbet, R. M., Muller, E. B., Lika, K., and Kooijman, S.A.L.M. 2000. From molecules to ecosystems through Dynamic Energy Budget models. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 913–926.
- Otterlei, E., Folkvord, A., and Nyhammer, G. 2002. Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **59**(4): 851–860.

- Oyadomari, J.K., and Auer, N.N. 2007. Influence of rearing temperature and feeding regime on otolith increment deposition in larval ciscoes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **136**(3): 766–777.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Grellier, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. a. Environmental effect of von Bertalanffy parameters: the use of bioenergetics to model anchovy growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. b. Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Marine Ecology Progress Series*.
- Petitgas, P., and Grellier, P. 2003. Size selective processes for anchovy in Biscay, 2000-2002: recruitment, adult survival and spawning. *ICES CM*, **2003/N:07**: 11 pp.
- Ré, P. 1996. Anchovy spawning in the Mira estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 141–153.
- Regner, S. 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 167–177.
- Schirripa, M.J., and Goodyear, C.P. 1997. Simulation of alternative assumptions of fish otolith-somatic growth with a bioenergetics model. *Ecological Modelling*, **102**(2-3): 209–223.
- van der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56**: 85–102.
- Wright, P.J. 1991. Calcium binding by soluble matrix of the otoliths of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology*, **38**: 625–627.
- Yamamoto, T, Ueda, H, and Higashi, S. 1998. Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in masu salmon. *Journal of Fish Biology*, **52**(2): 281–290.

Appendix 4.1: Equations of the DEB model

The dynamics of the standard state variables are described by three ordinary differential equations:

$$\frac{d}{dt}E = p_A - p_C \quad (4.1)$$

$$\frac{d}{dt}V = \frac{p_G}{[E_G]} = \frac{\kappa p_C - p_M}{[E_G]} \quad (4.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}E_R &= 0 \quad \text{if } V > V_p \\ &= (1 - \kappa)p_C - p_J \quad \text{else} \end{aligned} \quad (4.3)$$

where p_A ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) is the assimilation rate, p_C ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the utilisation rate (or catabolic flux), p_G ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the energy flux allocated to growth, p_M ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the maintenance rate, p_J ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the maturity maintenance rate, κ (-) the fraction of the utilisation rate spent on maintenance plus growth and $[E_G]$ the volume-specific costs of structure ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$).

$$p_A = \{p_{Am}\} \times f \times V^{2/3} \quad (4.4)$$

$$p_M = [p_M] \times V \quad (4.5)$$

$$p_J = \frac{1 - \kappa}{\kappa} \times [p_M] \times V \quad (4.6)$$

$$p_R = (1 - \kappa) \times p_C - p_J \quad (4.7)$$

$$p_G = \kappa \times p_C - p_M \quad (4.8)$$

$$p_C = [E] \times \frac{v \times V^{2/3} + k_M \times V}{1 + \kappa[E]/[E_G]} \quad (4.9)$$

$$(4.10)$$

and f (-) the scaled functional response is given by $f = X/(X + K)$

The definition of the dissipation flux (see Appendix 4.2) is given by:

$$p_D = p_M + p_J + (1 - \kappa_R) \times p_R \quad \text{with } \kappa_R = 0 \quad \text{if } L < L_p \quad (4.11)$$

with $1 - \kappa_R$ (-) the specific costs for egg production from reserve.

Temperature All physiological rates depend on body temperature. For a species-specific range of temperatures, the model considers a temperature effect given by

$$p(T) = \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) p(T_1) \quad (4.12)$$

where T (K) is the absolute temperature, T_1 (K) a chosen reference temperature, T_A (K) the Arrhenius temperature, p ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) a physiological rate. We can also use more elaborate methods to relate physiological rates to temperatures that take deviations from the

Arrhenius relationship into account at the high and low boundaries of the environmental temperature range (Kooijman, 2000). Physiological experiments for a large range of temperatures are then required.

DEB theory is based on the assumption that in constant environmental conditions, the reserve density $[E] = E/V$ ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$) is constant, which stands for the *weak homeostasis* assumption. The change in reserve density is given by:

$$\frac{d}{dt}[E] = \frac{\{p_{Am}\}}{V^{1/3}} \left(f - \frac{[E]}{[E_m]} \right) \quad (4.13)$$

We scaled the reserve density by $[E_m]$ ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$) the maximum reserve density and the reproduction energy buffer by $\{p_{Am}\}$ ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) the maximum surface-area specific assimilation rate energy dimension at a reference temperature. We consider the volumetric length $L = V^{1/3}$. The change in scaled reserve density $e = [E]/[E_m]$, volumetric length, and scaled reproduction energy buffer $U_R = E_R/\{p_{Am}\}$ are given by:

$$\frac{d}{dt}e = (f - e)v/L \quad (4.14)$$

$$\frac{d}{dt}L = \frac{v e - L/L_m}{3 e + g} \quad (4.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}U_R &= 0 \quad \text{if } L < L_p \quad (4.16) \\ &= (1 - \kappa) \left(eL^2 \frac{g + L/L_m}{g + e} - \frac{L^3}{L_m} \right) \quad \text{if } L \geq L_p \quad \text{and } \kappa p_C/\{p_{Am}\} > p_M/\{p_{Am}\} \\ &= (1 - \kappa) \left(eL^2 \frac{g + L/L_m}{g + e} - \frac{L^3}{L_m} \right) - \frac{\kappa L^3}{L_m} \quad \text{otherwise} \end{aligned}$$

Appendix 4.2: Equations of the otolith model

Otolith growth

We formalise the assumptions given in Tab. 4.1.

A1 : The saccular epithelium surrounding the otolith, is isomorphic with the fish and hence delineates a volume that is a constant proportion of the structural volume of the individual.

$$V_S = \frac{V}{\delta_S} \quad (4.17)$$

with V_S the volume delineated by the saccular epithelium (cm^3) and δ_S a proportionality constant (-).

A2 : The volume of the fluid (endolymph) that contains the otolith material (dissolved material) is equal to the volume delineated by the saccular epithelium reduced by the volume of the otolith (precipitated material).

$$V_F = V_S - V_O \quad (4.18)$$

with V_F the volume of the fluid (F stands for fluid) that contains the otolith material (cm^3) and V_O the volume of the otolith (cm^3) (Fig. 4.9).

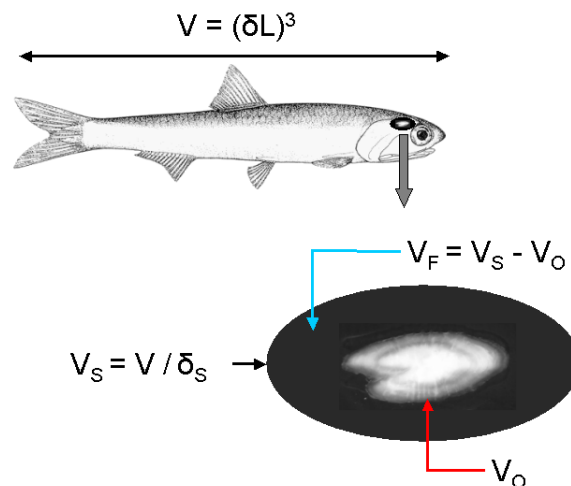


Figure 4.9: Definition of the saccular epithelium (V_S), the fluid (endolymph) that contains the otolith (dissolved) material V_F and the otolith V_O

A3: The mass (in moles) of the otolith material is a product. Its formation is a weighted sum of the three basic powers of the DEB theory, namely assimilation, growth and dissipation.

A4: The use of otolith material is proportional to its concentration within the saccular epithelium.

The change in mass of the otolith material is given by:

$$\frac{d}{dt}M_F = \frac{p_A}{\mu_{FA}} + \frac{p_G}{\mu_{FG}} + \frac{p_D}{\mu_{FD}} - \theta \frac{M_F}{V_F} \quad (4.19)$$

with M_F the mass (mol) of otolith material in the fluid, p_A ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the assimilation rate, p_D ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the dissipation rate, p_G ($\text{J}\cdot\text{d}^{-1}$) the energy flux allocated to growth, μ_{FA} , μ_{FG} and μ_{FD} the coupling coefficients for otolith material production ($\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$). The proportionality constant θ ($\text{cm}^3\cdot\text{d}^{-1}$) quantifies the specific utilisation rate of otolith material.

A5: The fraction that precipitates on the otolith equals the volume of the fluid relative to the volume delineated by the saccular epithelium; the rest is excreted into the environment.

We set w^p and w^e the fractions of utilised otolith material that precipitates and that is exported respectively ($w^p + w^e = 1$).

$$w^p = \frac{V_F}{V_S} = 1 - \frac{V_O}{V_S} \quad (4.20)$$

Hence, if $V_O = V_S$, there is no precipitation.

A6: The change in volume of the otolith is proportional to the amount of material that is precipitated.

$$\frac{d}{dt}V_O = \frac{1}{[M_O]} \times w^p \times \theta \times \frac{M_F}{V_F} \quad (4.21)$$

with $[M_O]$ the volume-specific otolith mass ($\text{mol}\times\text{cm}^{-3}$), that is assumed to be constant.

A7: The mass of material in the endolymph changes in pseudo-steady state.

$$\frac{d}{dt}M_F = 0 \quad (4.22)$$

Hence, Eq. 4.21 becomes

$$\frac{d}{dt}V_O = \frac{1}{[M_O]} \left(1 - \frac{\delta_S V_O}{V}\right) \sum_i \frac{p_i}{\mu_{Fi}} \quad \text{for } i = A, G, D \quad (4.23)$$

Thereafter, we convert otolith volume V_O to otolith volumetric length $L_O = V_O^{1/3}$ (cm) in order to compare predictions to data. We relate the otolith radius \mathcal{L}_O (cm) to its volumetric length L_O as follows:

$$\mathcal{L}_O = \frac{L_O}{\delta_O} \quad (4.24)$$

with δ_O the otolith shape coefficient (-).

We removed energy dimension by dividing fluxes and parameters by $\{p_{Am}\}$ (at a reference temperature). This scaling reduces the number of parameters to estimate. Eq. 4.23 becomes:

$$\frac{d}{dt}L_O = \frac{1}{3L_O^2} \left(1 - \frac{\delta_S L_O^3}{L^3}\right) \left(\sum_i v_{Oi} \frac{p_i}{\{p_{Am}\}}\right) \quad \text{for } i = A, G, D \quad (4.25)$$

with $v_{Oi} = \{p_{Am}\}/([M_O]\mu_{Fi})$ the modified coupling coefficients ($\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$).

Otolith opacity

Opacity is given by:

$$O(t) = \frac{v_{OA} \frac{p_A}{\{p_{Am}\}} + v_{OG} \frac{p_G}{\{p_{Am}\}}}{\sum_i v_{Oi} \frac{p_i}{\{p_{Am}\}}} \quad \text{for } i = A, G, D \quad (4.26)$$

The human eye recognizes the band boundaries as maximum changes in color. Color change (in otolith length) is given by:

$$\frac{dO}{dL_O} = \frac{dO}{dt} \frac{dt}{dL_O} = \frac{\sum_k v_{Ok} \frac{d}{dt} \frac{p_k}{\{p_{Am}\}} - O \sum_i v_{Oi} \frac{d}{dt} \frac{p_i}{\{p_{Am}\}}}{\sum_i v_{Oi} \frac{p_i}{\{p_{Am}\}} \frac{d}{dt} L_O} \quad \text{for } i = A, D, G; \quad k = A, G \quad (4.27)$$

Parameters

Therefore, we need to estimate 5 parameters for the otolith growth and opacity model: v_{OA} , v_{OG} , v_{OD} , δ_S and δ_O .

Chapter 5

Resolving environmental effect on stage transitions in anchovy early life history using DEB theory

Résumé détaillé

La métamorphose marque la fin d'une période critique du cycle de vie d'un poisson. Le taux de survie pendant la phase larvaire est faible. Il peut être de 0,04 % dans le cas de la morue à 0,006 % pour l'anchois américain (*Anchoa mitchilli*; Houde (1987)). La prédiction de ce changement de stade en fonction de l'environnement vécu peut s'avérer utile pour les modèles de recrutement. L'âge et la longueur à la métamorphose sont des traits d'histoire de vie variables au sein d'une même population. Le travail de Benoit *et al.* (2000) montre que l'âge à la métamorphose peut être considéré comme le temps nécessaire pour atteindre une certaine taille, caractéristique de la métamorphose. Cependant, la variabilité observée de l'âge à la métamorphose est beaucoup plus grande que la variabilité de la taille à la métamorphose.

Nous avons choisi d'étendre le modèle bioénergétique développé au chapitre 3 à la phase larvaire pour tester la capacité de la théorie DEB à reproduire l'ensemble du cycle de vie et en particulier la variabilité observée de l'âge à la métamorphose.

La structure du modèle est ici modifiée par rapport à celle décrite au chapitre 3. Un nouveau stade est introduit : le stade larvaire ou juvénile I. Ce stade correspond en effet au stade juvénile du modèle DEB standard puisque l'individu se nourrit mais ne se reproduit pas. Sa spécificité tient dans la forme de la courbe de croissance, qui doit décrire une exponentielle. Certaines hypothèses peuvent être avancées pour expliquer un tel schéma de croissance. Nous testons dans ce travail l'hypothèse d'une croissance larvaire non isomorphe pour reproduire son caractère exponentiel. Une nouvelle variable d'état est également considérée : l'investissement en réserve pour le développement de l'individu, aussi dénommée maturité. Lorsque la variable maturité atteint un certain seuil, l'individu change de phase. Les coûts de maintenance de la maturité sont alors rapportés au stade de maturité de l'individu et non plus au volume structurel de l'individu. Lorsque l'individu atteint le stade adulte, la quantité de réserve investie dans le développement est alors stockée et utilisée pour la reproduction. La dynamique de la variable maturité est donc la même que celle de l'énergie allouée à la reproduction. La différence étant dans le statut de ces variables. L'une, la maturité, est considérée comme de l'information. L'énergie pour l'acquérir est dissipée et ne peut être remobilisée. L'autre, la réserve allouée à la reproduction, contribue au poids de l'individu et peut être utilisée lorsque les coûts de maintenance ne peuvent être payés à partir de la réserve à l'âge adulte.

Les transitions de stade se font à volume structurel fixé. Ainsi, le modèle est équivalent au modèle du chapitre 3 si l'on considère que les deux paramètres décrivant l'investissement vers la maintenance somatique k_M et vers la maturité k_J sont égaux. On peut également supprimer cette contrainte : la longueur qui correspond à un changement de stade n'est plus fixée. Des simulations sont faites pour évaluer la variabilité de la longueur à la métamorphose que l'on peut générer en fonction de différentes valeurs de k_J et de l'environnement.

Ce modèle est appliqué à l'anchois du golfe de Gascogne. Nous avons utilisé des données de croissance de l'otolithe pour établir l'âge à la métamorphose. Le modèle de croissance otolithaire développé au chapitre 4 est ici utilisé pour faire le lien entre simulations et observations. Ces données de croissance dans l'otolithe ont été collectées en automne 1999 et 2003. L'âge en jours des individus, depuis l'ouverture de la bouche, est donné ainsi que la taille de l'otolithe tous les 5 jours ; l'ouverture de la bouche est marquée dans l'otolithe par un sillon caractéristique. Le taux de croissance établi tous les 5 jours est utilisé pour déterminer l'âge à la métamorphose.

L'effet de l'environnement est pris en compte en utilisant les sorties du modèle 3D hydro-biogéochimique en 1999 et en 2003. La température de l'eau dans les couches de surface (0 - 20 m) dans le sud du golfe de Gascogne est en constante augmentation pendant la saison de ponte. Les individus nés tard dans la saison expérimentent une température plus élevée que les individus nés tôt dans la saison. L'âge à la métamorphose est significativement corrélé à la date d'ouverture de la bouche des individus. Plus l'individu est né tard dans la saison, plus la métamorphose a lieu rapidement. En terme de taille de l'otolithe à la métamorphose, la corrélation est moins forte. Le modèle reproduit bien la relation entre date d'ouverture de la bouche et âge à la métamorphose.

Nous avons travaillé sur la prédiction de l'âge et de la longueur à la métamorphose. La même structure de modèle peut être utilisée pour travailler sur la variabilité d'autres traits d'histoire de vie utilisés en dynamique de population : l'âge et la taille à la maturité. Ici, il s'agira de l'âge et de la taille à la puberté (qui précède l'âge et la taille à la première reproduction).

Resolving environmental effect on stage transition in anchovy early life history using DEB theory

Laure Pecquerie¹, Pierre Petitgas¹, Patrick Grellier¹ and Sebastiaan A.L.M. Kooijman². *Ecological Modelling* (In prep).

¹Ifremer, Department Écologie et Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

²Department of Theoretical Biology
Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands

Abstract We evaluate the effect of temperature and food conditions on stage transition by modelling explicitly the energy allocation to development as a state variable of an individual fish. We extend DEB theory to resolve variability of age and size at metamorphosis in the Bay of Biscay anchovy population. We introduce an additional stage that encompasses the post-larval stage (feeding larvae) and we formulate specific assumptions to reproduce the exponential part of a Gompertz model on the basis of physiological processes. We found significant correlation between the age and the length of metamorphosis. We showed that when food or temperature levels increase, age at metamorphosis decrease. The impact of these environmental variations on length and otolith radius at metamorphosis depends on individual bioenergetic characteristics. The model enables us to understand the links between age, length and otolith radius at metamorphosis according to food and temperature levels. These results have been confirmed using survey data that have been carried out in the Bay of Biscay during two contrasted years in terms of food and temperature conditions (1999 – 2003). The observed patterns are: the age and the otolith radius at metamorphosis decrease over the spawning period, the age and the otolith radius at metamorphosis are larger in 2003 than in 1999. We formulated environmental scenarios to test different hypotheses that could reproduced this observed patterns of age, length and otolith radius at metamorphosis. We show that these patterns could be found when temperature and food levels increase over the larval period and when temperature and food conditions correspond to environmental observations, *i.e.* temperature lower and food conditions higher in 1999 than in 2003. Hence, our model captures the observed patterns in otoliths of individual fish spawned at different dates during the spawning season. A single model can thus reproduce the growth of an individual from larva to adult but keeping continuity between Gompertz and van Bertalanffy models. This non species-specific model can provide useful insights to better understand the variability of age and length at stage transitions.

5.1 Introduction

Within a fish population, stage transitions occur at varying ages and sizes among individuals, mainly due to their different life histories (Benoit *et al.*, 2000). These life history traits are key parameters of population dynamic studies. Aiming at introducing envi-

ronmental variability in population dynamics studies, it is thus of critical importance to better understand the effects of environmental conditions on stage transitions and include these mechanisms in predictive tools.

In particular, metamorphosis marks the end of a critical period; survival probability during the larval stage is low. According to the 'stage duration' hypothesis of Houde (1989), the faster developing individuals benefit from a higher survival probability. Understanding the factors determining developmental rate and the timing of metamorphosis at the individual level is thus crucial to predict the recruitment of a specific fish population, as selective mechanisms affecting recruitment will ultimately operate at that level (Benoit and Pepin, 1999).

The review of Benoit *et al.* (2000) on the variability of metamorphic ages and lengths in marine fish species showed that metamorphic age for a given species largely reflects the time required to reach a specific metamorphic length. Thus, the largest observed variability concerns metamorphic age. Temperature effect on the timing of metamorphosis in controlled conditions is well established; age at metamorphosis decreases exponentially with increasing temperature. Some authors have shown how metamorphic lengths varies according to metamorphic ages in controlled conditions. For starry flounder *Platichthys stellatus*, Policansky (1982) showed that metamorphic length was inversely correlated to metamorphic age. The opposite pattern was observed for winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* by Chambers and Leggett (1987). These observations indicate species-specific pattern for how metamorphic length varies according to metamorphic age.

Few studies describe how metamorphic length varies according to food conditions, mainly due to the fact that experiments at low food levels are difficult to implement. Studies that adopt a modelling approach consider metamorphic length as a target length. Hence, assumptions on the effect of life histories on length at stage transition cannot be tested. For instance, it prevents the extension of the model to the study of variability of length at puberty, for which a larger variability of lengths might be observed.

To understand and predict the effect of both temperature and food conditions on both age and size at stage transitions, we chose a modelling approach. We developed a bioenergetic model based on the Dynamic Energy Budget (DEB) theory (Kooijman, 2000) for metabolic organization. This general theory is based on first principles and has been applied to a large range of species from bacteria to plants and animals such as fish (*e.g.* Kooijman, 2000; van der Veer *et al.*, 2003). We developed our model in this context as species comparisons can be performed on the basis of parameter values.

To allow variability in lengths at metamorphosis, we explicitly consider in this study the energy allocated to development as one of the three state variables that characterize an individual, the two other state variables in a standard DEB model being reserve and structure. As reserve hardly contributes to the measured length in most fish species, structure is quantified by fish length. DEB theory states that stage transitions occur when the energy allocated to development reaches pre-defined thresholds. If two DEB parameters are equal, namely the maturity and the somatic maintenance rate coefficients,

stage transition occurs not only at a fixed maturity level, but also at a fixed amount of structure. This assumption is made for the sake of simplicity as it reduces the number of state variables. It is used in most bioenergetic studies based on DEB theory (*e.g.* van der Veer *et al.*, 2001; Pouvreau *et al.*, 2006; van der Veer *et al.*, 2006; Pecquerie *et al.*, In prep. a). By quantifying the state of maturity (or development) of an individual, we refrain from this assumption and length at metamorphosis will depend on the life history of the individual.

We also extend the standard DEB model by introducing a new stage: the juvenile I stage. As not all animal species experiences a larval stage, metamorphosis is not considered in the standard DEB model. Although the von Bertalanffy growth equation, that is based on physiological assumptions, is the most commonly used descriptor of indeterminate growth (Charnov, 1993), it has been often stated that this equation does not describe larval fish growth. Empirical models like the Gompertz model have been subsequently used (*e.g.* Regner, 1996). These models reflect the exponential pattern of growth during part of the larval stage but little attention has been paid to the underlying mechanisms. In the context of the DEB theory, the growth of an individual follows a von Bertalanffy equation only if *i*) it is an isomorph, *ii*) living in constant environmental conditions, *iii*) with constant surface-area specific searching capabilities for food (Kooijman, 2000; Kooijman *et al.*, Subm.; Pecquerie *et al.*, In prep. a). To capture the specific growth pattern of a larvae and this exponential pattern in particular, we assume that the growth of an individual departs from isomorphic growth during the larval stage. The significance for bioenergetics is that food intake is linked to surface area in DEB theory. It has been described for instance for some gadoids species for which gape length grows more rapidly than standard length (Rowlands *et al.*, 2006).

We applied our model to the Bay of Biscay anchovy population *Engraulis encrasicolus* for which a DEB model has been developed for the juvenile and adult stage (see Pecquerie *et al.*, In prep. c). We simulate the growth and development of individuals spawned at different dates during the spawning season in a seasonal environment and compare the resulting timing of metamorphosis with the one estimated from juvenile otolith data collected in the field. By testing different environmental scenarios and selecting the one that leads to the observed pattern, we can infer the environmental conditions that allowed larvae survival to the juvenile stage.

Our objective is to present a method that can be applied to evaluate development quantitatively. Unlike transition to adult stage, individual life histories at the scale of a larvae are more easily accessible for experiments, sampling and modelling studies. Therefore, we develop a model that focuses on the larval stage to be able to compare model predictions to data. To our knowledge, this study constitutes the first attempt to predict both metamorphic age and length of an individual fish according its environmental conditions on the basis of mechanistic processes. This model however is not specific neither to a stage transition nor to a species and can thus be applied to numerous fish species. It can also be used to study the variability of age and size at puberty which are fundamental life history traits in population dynamic studies.

5.2 Material and method

5.2.1 Model description

5.2.1.1 Standard DEB model

The standard DEB model (Kooijman, 2000, 2001; Nisbet *et al.*, 2000) describes the rate at which the organism assimilates and utilizes energy for maintenance, growth, development or reproduction, as a function of the state of the organism and its environment (*i.e.* food density and temperature). It assumes that assimilation and maintenance are dependent on surface area and structural body volume, respectively. The standard DEB model deals with isomorphs, *i.e.* individuals that do not change in shape during growth. This makes that surface area is proportional to volume to the power $2/3$. The model further assumes that the assimilated products first enter a reserve pool, from which they are allocated to maintenance, growth, development or reproduction. This model is based on the κ -rule which states that a fixed fraction κ is allocated to somatic maintenance and growth, with priority for maintenance while $1 - \kappa$ is allocated to development or reproduction at the adult stage, and maturity maintenance. An introduction can be found in van der Meer (2006), with an emphasis on parameter estimation. The notation and symbols are presented in Appendix A.

State variables An individual is described by three state variables: the structural volume V (cm^3), the reserve energy E (J) and the energy investment into maturity E_H (J) (Fig. 5.1). The energy investment into maturation has a status of information (as does memory for instance); it does not contribute to the weight of the individual and cannot be remobilised to pay maintenance. In comparison with the model developed for the juvenile

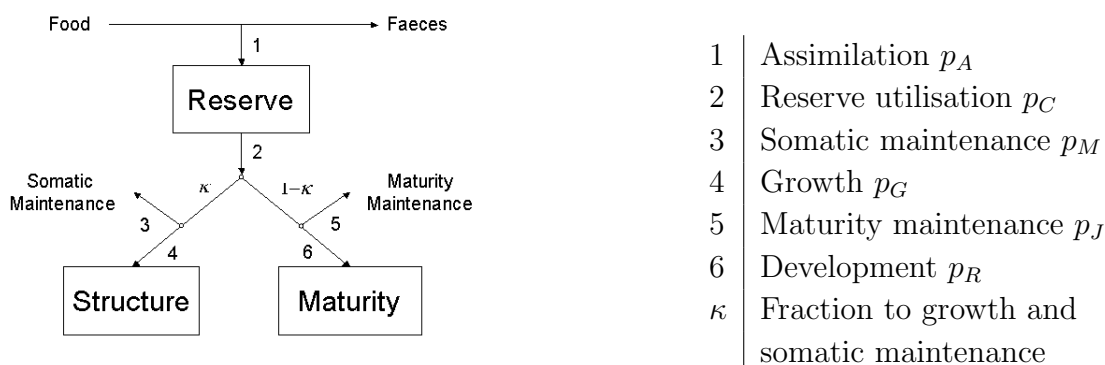


Figure 5.1: Energy fluxes through an individual at the larval stage following DEB theory

and adult stages (Pecquerie *et al.*, In prep. c), we do not consider the reproduction energy buffer E_R and we introduce a new state variable that quantifies the state of development of an individual. We refrain from the assumption that the somatic maintenance rate

coefficient k_M is equal to the maturity maintenance rate coefficient k_J . This assumption would have resulted in a fixed structural volume at stage transition and the consideration of the state of maturity of the individual would not have been necessary. Here, variability of structural volume at stage transition can be generated according to the value of k_J and the food history of the individuals.

Dynamics Figure 5.1 presents a scheme of energy fluxes through a juvenile individual, as delineated by the standard DEB model. The rate-parameters depend on temperature (see Eq. 5.10 in Appendix 5.1), but are constant otherwise. The transition between stages occurs when the cumulated energy invested into maturity E_H exceeds certain thresholds : E_{Hb} for the transition between the embryo and the juvenile stage and E_{Hp} for the juvenile-adult transition. The subscripts b and p refer to birth and puberty, respectively. At birth, the individual switches on feeding. At puberty, allocation to development is redirected to reproduction. Hence, the dynamics of E_H during the juvenile phase is the same as the dynamics of E_R during the adult stage, except when somatic maintenance cannot be paid from reserve. At the adult stage, the individual can pay maintenance from the reproduction buffer (Pecquerie *et al.*, In prep. c) but a juvenile cannot pay maintenance from E_H .

5.2.1.2 Larval stage

This section presents the specific assumptions made for the larval stage. In the context of DEB theory, a yolk-sac larvae is still an embryo and a post-larvae is a juvenile as it feeds but not reproduces. To study metamorphosis, we introduce a new stage and hence a new stage transition: the juvenile I stage that starts at the initiation of feeding and lasts until metamorphosis. Then follows the juvenile II stage until puberty, which corresponds to the juvenile stage of the standard DEB model. We here assume that the individual changes in shape during the juvenile I stage such that surface area is proportional to structural volume; a defining property of V1-morphs (see Discussion section). Since assimilation is coupled to surface area, this has the effect that the individual is growing exponentially during this stage, very similar to the initial growth of the Gompertz model, but now with a smooth transition to von Bertalanffy growth after metamorphosis. The numerical implementation of these changes in shape is made using a correction factor \mathcal{M} that is applied to parameters linked to a surface-area, namely $\{p_{Am}\}$ and v (See Appendix 5.1). This factor has the value 1 in the case of isomorphy.

5.2.1.3 Otolith growth

Early life history of fish collected in the field is recorded in their otolith. Hence it is of crucial importance to understand the link between the physiology of the individual and the formation of the otolith to be able to interpret the observed pattern in terms of conditions experienced by the individual.

To model the growth of the volume of an otolith (here a sagitta), we used the same assumptions as in Pecquerie *et al.* (In prep. b). An otolith is assumed to be a product and its formation results from the weighted sum of the three characteristic fluxes of the DEB theory: assimilation, growth and dissipation. Dissipation consists of somatic and maturity maintenance, maturation and reproduction overheads (not relevant for larvae). We assume no contribution from the assimilation process for simplicity's sake.

During the larval stage, the shape of otolith is close to a disk and does not have the characteristic shape of the species unlike the juvenile and the adult stages. At metamorphosis, an aggregation of different primordia to the sagittae can occur. Therefore, we used a specific otolith shape coefficient to convert otolith volume into length for the juvenile I stage and we assume that the otolith acquires its characteristic shape at metamorphosis.

5.2.2 Application to the Bay of Biscay anchovy

5.2.2.1 Data

In 1999, monthly egg and larval surveys were undertaken by Ifremer with R/V *Gwen Drez* and R/V *Thalia* from May to July on a major spawning ground of anchovy *Engraulis encrasicolus* off Gironde estuary. Larvae were sampled with vertically integrated towed hauls at 2 knots mounted with a 315 μm mesh (Allain *et al.*, 2003). Larvae were also collected off the Gironde estuary during Microdyn surveys with R/V *Gwen Drez* in June 2004. Standard length (*SL*) (nearest mm) of 201 larvae were measured (Tab. 5.3, Appendix 5.2).

Juvenile anchovy data were collected in 1999 and 2003. In September 1999, an acoustic survey targeting juvenile anchovy was jointly conducted by Ifremer and AZTI as part of the European project JUVESU with the R/V *Gwen Drez*. Juveniles were sampled at sea surface (0-20 m) using a mid-water pelagic trawl mounted with a 4 cm mesh in the codend and hauled at 3-4 knots. The SE Biscay, the Spanish coast and the continental shelf off Gironde were sampled, as potential nursery grounds for anchovy (Uriarte *et al.*, 1996). The same protocol was applied during the JUVAGA survey conducted by Ifremer in October 2003 on board R/V *Thalassa*. Total length (*TL*) and standard length (nearest mm) and weight (g) of 356 individuals were measured (Tab. 5.4, Appendix 5.2).

To evaluate age in days of both larvae and juveniles, otolith daily rings were numbered following a protocol described in Allain *et al.* (2003). The daily formation of otolith increments has been validated by Cermeño *et al.* (2003). Age is counted from the time of mouth opening. According to the sampling date, we determined the date at mouth opening for each individual. Otolith increments were also measured by periods of 5 days. These data are not meant to describe the entire larval and juvenile population but provide useful information on the potential life histories of individuals that survived the larval stage.

5.2.2.2 Determination of age and otolith radius at metamorphosis

As we sampled juveniles, we did not directly observed their metamorphosis. We determined age and otolith radius at metamorphosis from the growth pattern in their sagittae. The purpose of this study was then to evaluate the possibility to predict length at metamorphosis (that was not observed) from these metamorphic traits and the date at hatching. Most individuals presented a maximum otolith growth rate and we defined this maximum as the timing of metamorphosis. Such otolith growth pattern was also linked to metamorphosis for *E. japonicus* (Takahashi and Watanabe, 2004). We measured the growth rate of 125 and 68 otoliths in 1999 and 2003, respectively. Fig.5.2 shows the growth rate and the age at metamorphosis of 3 individuals for which there was only one maximum. The method we used to evaluate age at metamorphosis is further described in Appendix 5.3.

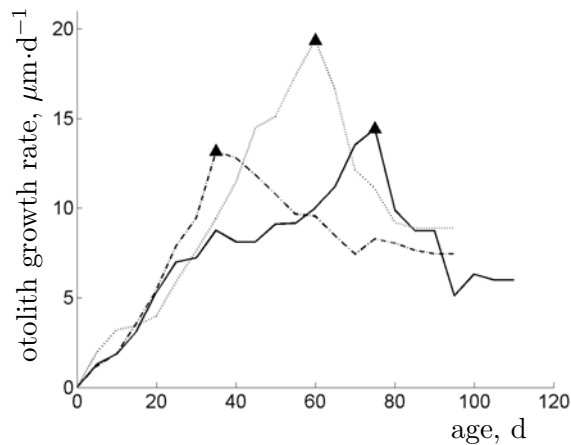


Figure 5.2: *Engraulis encrasicolus*. Otolith growth rate measured every 5 days for 3 individuals. Triangles indicate the age at metamorphosis. Age is counted since mouth opening.

5.2.2.3 Scaled state variables

As for the juvenile and adult anchovy DEB model, we work with scaled state variables to reduce the number of parameters to estimate. The state variables we considered are the following: e the scaled reserve density ($e = [E]/[Em]$), with $[Em] = \{p_{Am}\}/v$ a constant, L the volumetric length ($L = \delta\mathcal{L}$), with δ the shape correction function (see Appendix 5.1) and \mathcal{L} the standard length and U_H the scaled maturity ($= E_H/\{p_{Am}\}$), with $\{p_{Am}\}$ at constant temperature and maturity state.

5.2.2.4 Initial conditions

We set initial conditions at birth, which is defined by the time at first feeding. Hence, age at metamorphosis will be counted from time at mouth opening. At birth, the scaled maturity is equal to U_{Hb} . We determine the scaled reserve density according to the food

conditions at birth, assuming that they are not different from food conditions at spawning. DEB theory assumes that the scaled reserve density of an individual at birth is equal to the scaled reserve density of the mother at spawning. We calculate volumetric length at birth L_b using the routine `iget_pars` of DEBtool designed for Matlab software: <http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/debtool>. We modified this routine to calculate the initial otolith length L_{Ob} using equations given in Pecquerie *et al.* (In prep. b).

5.2.2.5 Temperature conditions

We assumed that the individual larvae and juveniles are located in the 0-20 m layer. Hence, we used the temperature conditions of this layer constructed from the 3D hydrodynamical model MARS3D applied to the Bay of Biscay continental shelf (Pecquerie *et al.*, In prep. c). As the south-east corner of the Bay of Biscay is the main spawning ground of the Bay of Biscay anchovy population (Motos *et al.*, 1996), we used the average temperature conditions of the continental shelf, South of the latitude 46°N.

5.2.2.6 Parameter estimation

Ré (1996) gave a standard length of approximately 5 mm at first feeding (= birth in the DEB context) at an age of 5.5 days since fertilization, and a length at metamorphosis (completion of metamorphosis) of 35-40 mm at an age of 60 days at 19.5°C.

We used the routine `iget_pars` of DEBtool to obtain age and length at birth a_b and L_b . We compared age and length at birth and at metamorphosis given by Ré (1996) to the ones given by the `iget_pars` routine and our model at 19.5°C and for $f = 0.85$, the scaled functional response, in the parameter estimation procedure. We used a simplex method. Parameter values are given in Tab. 5.1.

5.2.3 Simulation design

We want to evaluate the ability of the model *i)* to reproduce an average age and size at metamorphosis that is consistent with the observations and *ii)* to evaluate the possible environmental scenarios that lead the observations made in 1999 and 2003.

5.2.3.1 Constant conditions

We first simulate the growth in length and the otolith growth of one individual during the larval stage in constant food and temperature conditions ($k_J = k_M$) and compare them with information available in the literature. Temperature is set to 21.3°C to compare with the curve given by Regner (1996) and $f = 0.8$.

Table 5.1: Parameter values. Rates are given at the reference temperature $T_1 = 286$ K (= 13°C).

| Symbol | Value | Units | Reference |
|-------------------|-----------|--------------------|--------------------------------------|
| <i>Parameters</i> | | | |
| T_A | 9800 | K | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. c) |
| X_K | 110 | | calib. |
| k_M | 0.015 | d ⁻¹ | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. c) |
| k_J | see Exps. | d ⁻¹ | |
| g | 6 | - | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. c) |
| v | 0.033 | cm·d ⁻¹ | calib. |
| κ | 0.65 | - | |
| δ_b | 0.2 | - | Ifremer surveys |
| δ_{Ob} | 1 | - | calib. |
| δ_S | 20 | | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| v_{OD} | 1.186E-05 | cm d ⁻¹ | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| v_{OG} | 1.105E-04 | cm d ⁻¹ | Pecquerie <i>et al.</i> (In prep. b) |
| U_{Hb} | 0.004 | d·cm ² | calib. |
| U_{Hj} | 8 | d·cm ² | calib. |

5.2.3.2 Different temperature and food levels

We want to evaluate the effect of *i*) food, *ii*) temperature and *iii*) the value of k_J relatively to k_M on age at metamorphosis a_j , length at metamorphosis \mathcal{L}_j and otolith radius at metamorphosis \mathcal{L}_{Oj} , a_j and \mathcal{L}_{Oj} being the observations and \mathcal{L}_j the quantity we would like to evaluate.

We first evaluate the effect of egg initial reserve according to the value of k_J relatively to k_M . We make use of the general observation that length at hatching is positively correlated with egg size (*e.g.* Nissling *et al.*, 1998). For Japanese anchovy, Imai and Tanaka (1998) described that the length three days after hatching was positively correlated with length at hatching. We assume that egg size is related to the amount of reserve available for the individual and hence we can assume that length at first feeding is positively correlated to the amount of reserve in the egg. We aim at reproducing this pattern with our model.

5.2.3.3 Environmental scenarios

After evaluating the properties and the sensibility of our model to k_J values, we perform different experiments that correspond to different environmental scenarios to reproduce the general pattern we observe in the data as well as the differences between 1999 and 2003. The day of the year at first feeding is normally distributed in all our simulations. Distribution parameters were determined according to the distribution of the day of the year at first feeding observed in the data ($\mu_{99} = 163$, $\mu_{03} = 171$, $\sigma = 16$). The initial reserve in the egg is uniformly distributed as observed in the data. We use the tempera-

ture conditions constructed from the outputs of the 3D hydrodynamical model MARS3D (Lazure and Jégou, 1998; Planque *et al.*, 2004). Three different scenarios are formulated for the scaled functional response: *i*) constant, *ii*) constant but with different levels between years, *iii*) increasing as the season progresses.

5.3 Results

5.3.1 Model properties

5.3.1.1 Embryonic growth

The length at first feeding increases with the amount of initial reserve in the egg if $k_J < k_M$ (not shown but see Fig. 5.4c for the length at metamorphosis).

5.3.1.2 Larval and otolith growth

By assuming that the shape correction function that relates volumetric length (our state variable) to physical length (our observation) is a linear function of the volumetric length of the individual, we obtain a growth curve that is closer to the curve given by Regner (1996) at 21.3°C than with a constant shape correction factor (Fig. 5.3a). The curve we obtain for the otolith radius - standard length relationship has a similar shape to the curve given by Takasuka and Aoki (2006) for *Engraulis japonicus* ($\mathcal{L} = 1.531 \times \mathcal{L}_O^{0.543}$) with standard length being larger for the same otolith size for *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay (Fig. 5.3b). Indeed, we found a significant relationship between otolith radius and standard length: $\mathcal{L} = 1.717 \times \mathcal{L}_O^{0.541}$ ($n = 593, r^2 = 0.96, p < 10^{-6}$). It corresponds to an individual that first grows in length and progressively in height and width. We also present the outputs of the model if the shape correction function is assumed to be a constant (Fig. 5.3a and b).

5.3.1.3 Temperature and food effect on metamorphic traits

In constant temperature conditions, the age at metamorphosis will decrease with increasing food levels (food is kept constant during the whole larval stage and different food levels were tested) (Fig. 5.4a). The way the length at metamorphosis vary depends on food levels according to the value of k_J relatively to k_M . If $k_J < k_M$, the length at metamorphosis increases as the food level increases (Fig. 5.4c). The higher the food level, the lower the effect on the length at metamorphosis. The otolith radius at metamorphosis also varies according to the food conditions, even if $k_J = k_M$ (Fig. 5.4e). For this particular value of k_J , the otolith radius at metamorphosis will decrease as the food levels increase; this pattern will depend on the different contributions associated with growth and dissipation. Therefore, the relationship between age and otolith radius at metamorphosis will depend

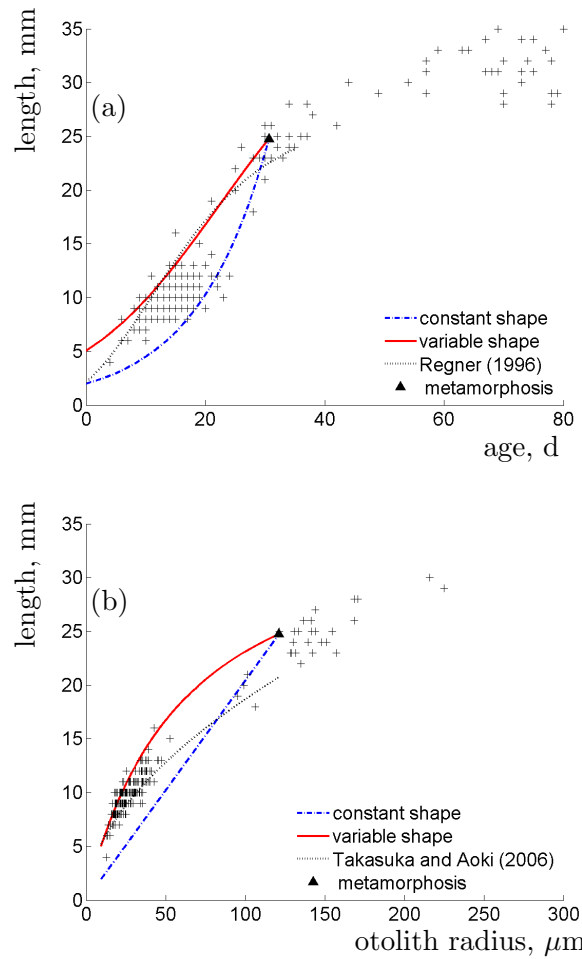


Figure 5.3: *Engraulis encrasicolus*. (a) Standard length (SL, solid red line) as a function of age (counted from mouth opening) until metamorphosis and (b) otolith radius - standard length relationship at $T = 21.3^\circ\text{C}$ and $f = 0.8$, the scaled functional response. The shape correction function is a linear function of volumetric length. Standard length with constant conversion between volumetric length and physical length is also presented (a,b, dashed blue line). The Gompertz equation given by Regner (1996) at 21.3°C (a, dotted line) and the otolith radius - standard length relationship given by Takasuka and Aoki (2006) (b, dotted line) are used to compare to our model outputs. Data (crosses) collected in 1999 and 2004 during Ifremer surveys are shown.

on both food conditions and the value of k_J relatively to k_M (Fig. 5.4g). A positive relationship between age at metamorphosis and otolith radius at metamorphosis can be produced if k_J values are close to or higher than k_M and if slower developing individuals have experienced lower food conditions.

In constant food conditions, the age at metamorphosis will decrease with increasing temperature levels (temperature is kept constant during the whole larval stage and different temperature levels were tested) (Fig. 5.4b). The length and the otolith radius at metamorphosis in constant food conditions do not vary, independently of the value of k_J (Fig. 5.4d

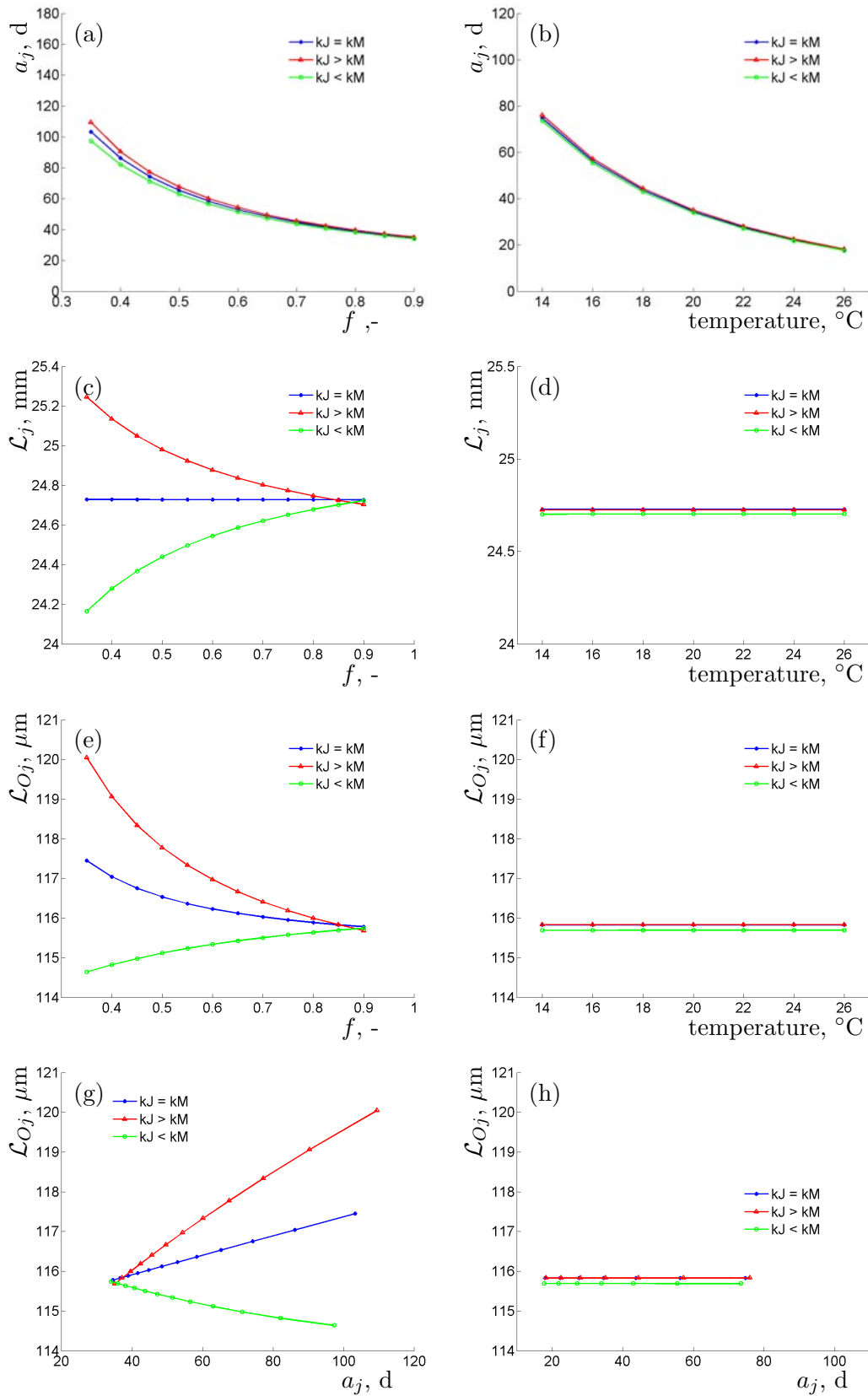


Figure 5.4: Metamorphic age, a_j , otolith radius, \mathcal{L}_{Oj} and length, \mathcal{L}_j , according to food (a, c, e) and temperature levels (b, d, f) for different values of the maturity maintenance coefficient k_J and resulting metamorphic age-otolith radius relationships in constant temperature (g) and constant food conditions (h).

and f). Hence, there is no relationship between otolith radius and age at metamorphosis in constant food conditions (Fig. 5.4h).

5.3.2 Data analysis

We found no relationship between the otolith radius \mathcal{L}_{Ob} and the date at first feeding (Fig. 5.5a). However we found that otolith radius in 2003 was significantly larger in average than in 1999 (Fig. 5.5a). We did not find any relationship between the otolith radius at first feeding and the subsequent otolith radius at metamorphosis (Fig. 5.5b).

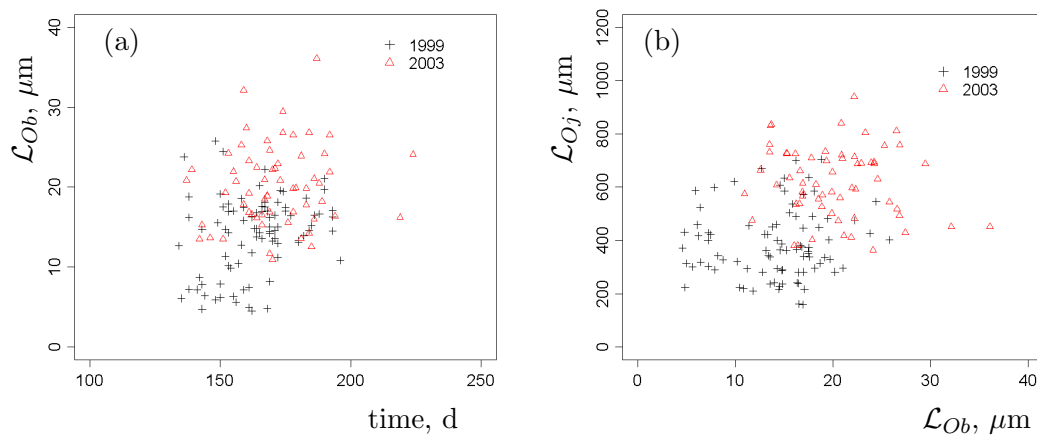


Figure 5.5: *Engraulis encrasicolus*. (a) Otolith radius at first feeding \mathcal{L}_{Ob} as function of date at first feeding and (b) otolith radius at metamorphosis \mathcal{L}_{Oj} vs otolith radius at first feeding

We observe a significant inverse relationship between the age at metamorphosis and the date at first feeding with the age at metamorphosis being higher in average in 2003 than in 1999 (Fig. 5.6a). The interaction between the day at first feeding and the year is not significant.

We also observe a significant inverse relationship between the otolith radius at metamorphosis and the date at first feeding, with the otolith radius being larger in average in 2003 than in 1999 (Fig. 5.6b). The interaction between the day at first feeding and the year is not significant.

Hence, we found a significant positive relationship between the metamorphic age and the otolith radius at metamorphosis, with as previously stated the otolith radius being larger in 2003 than in 1999 (Fig. 5.6c).

5.3.3 Environmental scenarios

According to the properties of our model, we formulated environmental scenarios to explain the general patterns and the differences we found between 1999 and 2003. The results of the different environmental scenarios given in are summarized in Tab. 5.2.

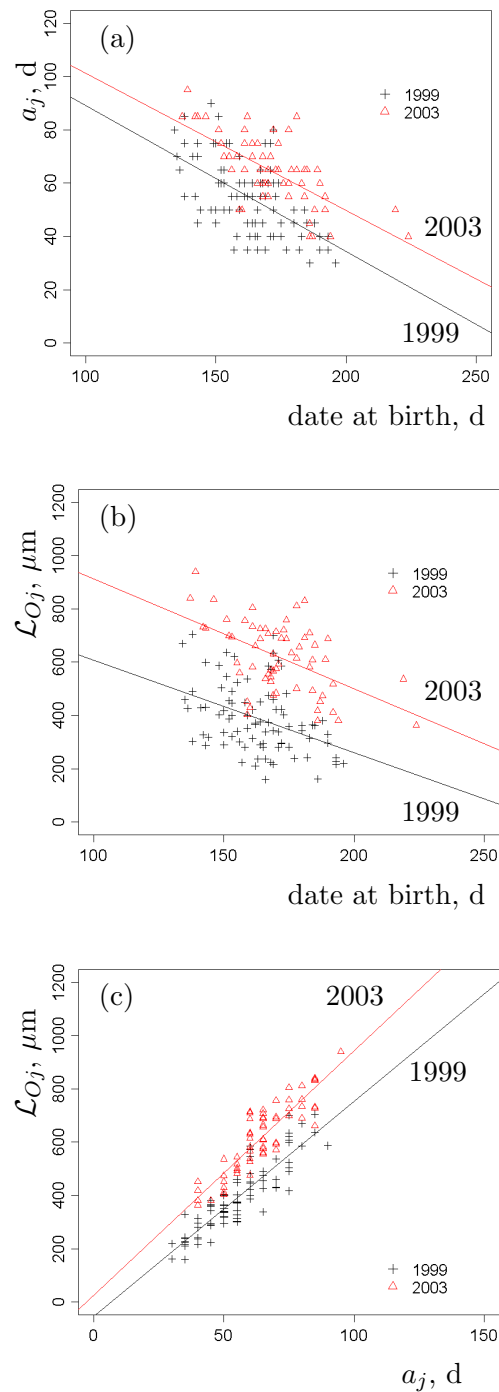


Figure 5.6: *Engraulis encrasicolus*. (a) Age at metamorphosis a_j and (b) Otolith radius at metamorphosis \mathcal{L}_{O_j} as functions of the date at first feeding (= date at birth in the DEB context)

Experiment 1 We considered average temperature conditions in the South of the Bay of Biscay in 1999 and 2003 respectively and same constant scaled functional response f (Fig. 5.7a and b). We obtained an inverse relationship between date at first feeding and age at metamorphosis but we found a higher average age at metamorphosis in 1999,

Table 5.2: Comparisons of model outputs to data, according to different environmental scenarios (experiments). Each scenario corresponds to the previous scenario + a new condition on temperature (T), food condition (f) or parameter value for k_M . We evaluated which environmental scenario leads to the observed pattern (Fig 5.6). We wanted to obtain the general pattern of age at metamorphosis a_j and otolith radius at metamorphosis \mathcal{L}_{Oj} as a function of data at first feeding (decreasing functions). We also wanted to obtain the relative value of the 2003 intercepts of the linear relationships $a_j(t)$ and $\mathcal{L}_{Oj}(t)$ compared to 1999 ($a_j = \alpha_{aj}t + \beta_{aj}$, $\mathcal{L}_{Oj} = \alpha_{Oj}t + \beta_{Oj}$). When we obtained it, a “ \checkmark ” is given, otherwise a “ \times ” is given to the corresponding environmental scenario.

| | Scenarios | $a_j(t) \searrow$ | $\mathcal{L}_{Oj} \searrow$ | $\beta_{aj}^{03} > \beta_{aj}^{99}$ | $\beta_{Oj}^{03} > \beta_{Oj}^{99}$ |
|--------|--------------------------------|-------------------|-----------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| Exp. 1 | $T(t) \nearrow$ | \checkmark | \times | \times | \times |
| | $+\bar{T}_{03} > \bar{T}_{99}$ | \checkmark | \times | \times | \times |
| Exp. 2 | $+\bar{f}_{03} < \bar{f}_{99}$ | \checkmark | \times | \checkmark | |
| Exp. 3 | $+k_M > k_J > 0.85k_M$ | \checkmark | \times | \checkmark | \checkmark |
| | $+f(t) \nearrow$ | \checkmark | \checkmark | \checkmark | \checkmark |

independently of the value of k_J (Fig. 5.7c). The otolith radius at metamorphosis is independent of the date at first feeding and the age at metamorphosis (Fig. 5.7d)

Experiment 2 We used the same temperature conditions as in Exp.1 and we also assumed that average scaled functional responses f were higher in 1999 (but constant; Fig. 5.8a and b). The inverse relationship between date at first feeding and age at metamorphosis is conserved with an average age at metamorphosis higher in 2003 than in 1999 (Fig. 5.8c). In these conditions, otolith radius at metamorphosis does not vary in time both in 1999 and 2003, but otolith radius at metamorphosis in 2003 is larger, if k_J is larger than $0.85k_M$ (Fig. 5.8d).

Experiment 3 We used the same conditions as in Exp.2 except that we assumed an increasing scaled functional response during the larval stage, both in 1999 and 2003 and $k_J = 0.95k_M$ (Fig. 5.9a and b). We obtained an inverse relationship between otolith radius at metamorphosis and date at first feeding (Fig. 5.9d). It should be noticed however that the simulated range of otolith radius is not comparable with the observed one. The inverse relationship between age at metamorphosis is conserved (Fig. 5.9c).

5.4 Discussion

As larval fish life histories are relatively restricted in space and time, how metamorphic traits vary among individuals might help us to infer environmental conditions that allow larval survival. To do so, clear trends in the evolution of metamorphic traits should be identified during the period when larvae can be found. We were able to identify such

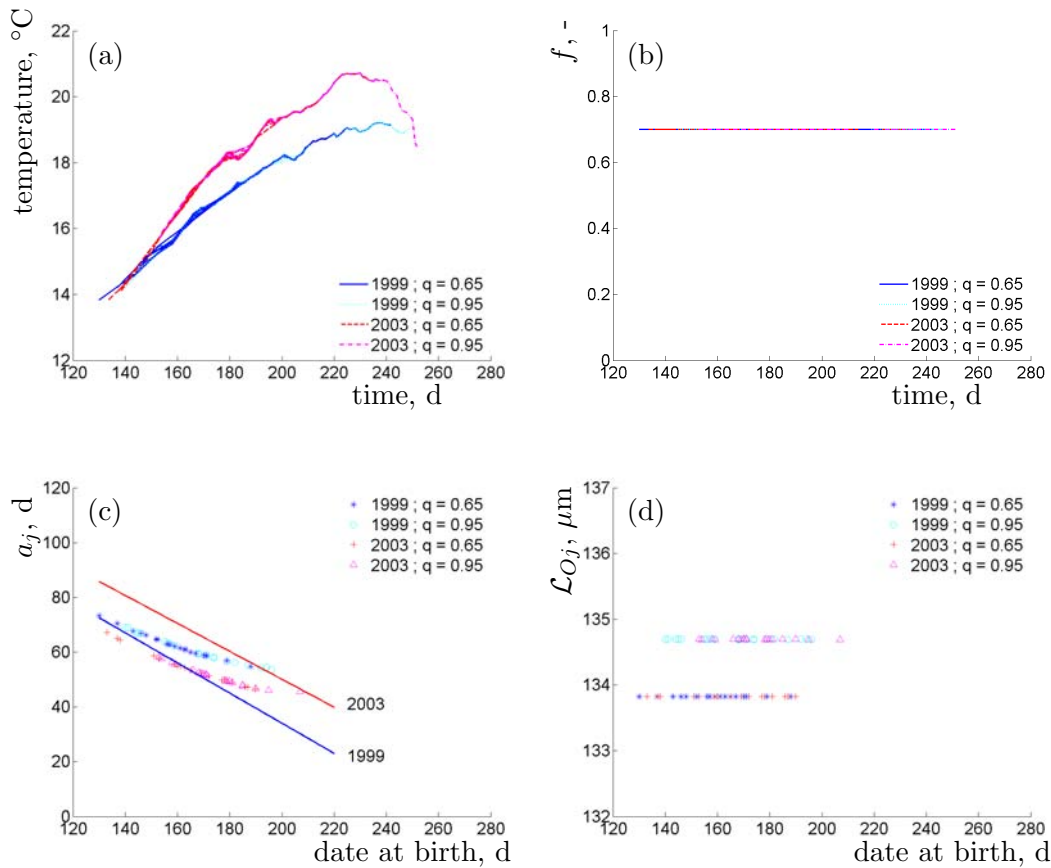


Figure 5.7: Exp. 1: (a) temperature, (b) scaled functional response f , (c) age at metamorphosis a_j and (d) otolith radius at metamorphosis, \mathcal{L}_{Oj} , as functions of the date at first feeding. The different scaled functional response are overlaid in fig. (b)

clear trends in both age and otolith radius at metamorphosis for individuals of the Bay of Biscay anchovy population in 1999 and 2003. Hence, we developed a model that allowed us to test different environmental scenarios that could lead to the observed metamorphic age and otolith radius patterns. We attempted in particular to disentangle temperature from food effect.

5.4.1 Environmental conditions for anchovy larvae in the Bay of Biscay

In the Bay of Biscay, we showed that anchovy eggs that were spawned late in the season - and that survived until the juvenile stage - metamorphose at an earlier age, both in 1999 and 2003. Our model captured well this pattern if we assumed an increase of the temperature as the season progresses, which is a reasonable assumption during spring-summer conditions. By comparing the two sampled years 1999 and 2003, we also found that individuals that started feeding on the same day metamorphosed earlier in 1999, although temperature conditions were warmer in 2003. We were also able to explain such

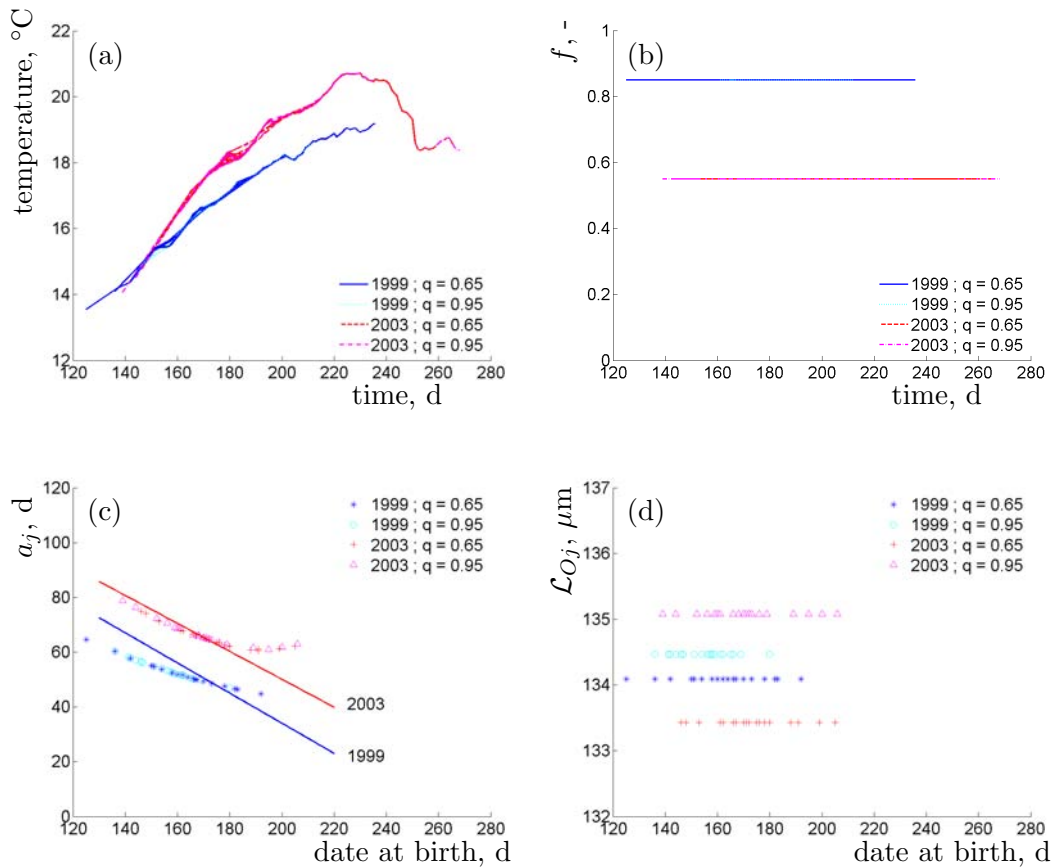


Figure 5.8: Exp. 2: (a) temperature, (b) scaled functional response f , (c) age and (d) otolith radius at metamorphosis as functions of the date at first feeding

a pattern by assuming that average scaled functional response in 1999 was sufficiently high to compensate the higher temperature in 2003.

Lower scaled functional responses refer to three non-exclusive possible food conditions: *i*) food density, *ii*) food quality is lower for the whole population, *iii*) the individuals that survived until the juvenile stage in 1999 found better food conditions than in 2003. The recruitment estimation at Age 0 was higher in 1999 (22 620 billions individuals) compared to 2003 (7 370 billions individuals; ICES, 2006). It might be consistent with lower food density and/or quality in 2003 during the period when larvae can be found; compared to 1999, it might have enhanced larval mortality, either because of starvation or predation ('size selective mortality assumption'; low food conditions correspond to slow growth rates).

Analysing otolith data, we also showed that for the Bay of Biscay anchovy, otolith radius at metamorphosis decreases as the season progresses. And when comparing individuals that started feeding on the same day, otolith radius at metamorphosis were larger in 2003 than in 1999. To explain such a pattern and reconstruct length at metamorphosis, we refrained from the assumption that the otolith radius - fish length relationship is fixed and we took into account the fact that this relationship depends on the life history of the

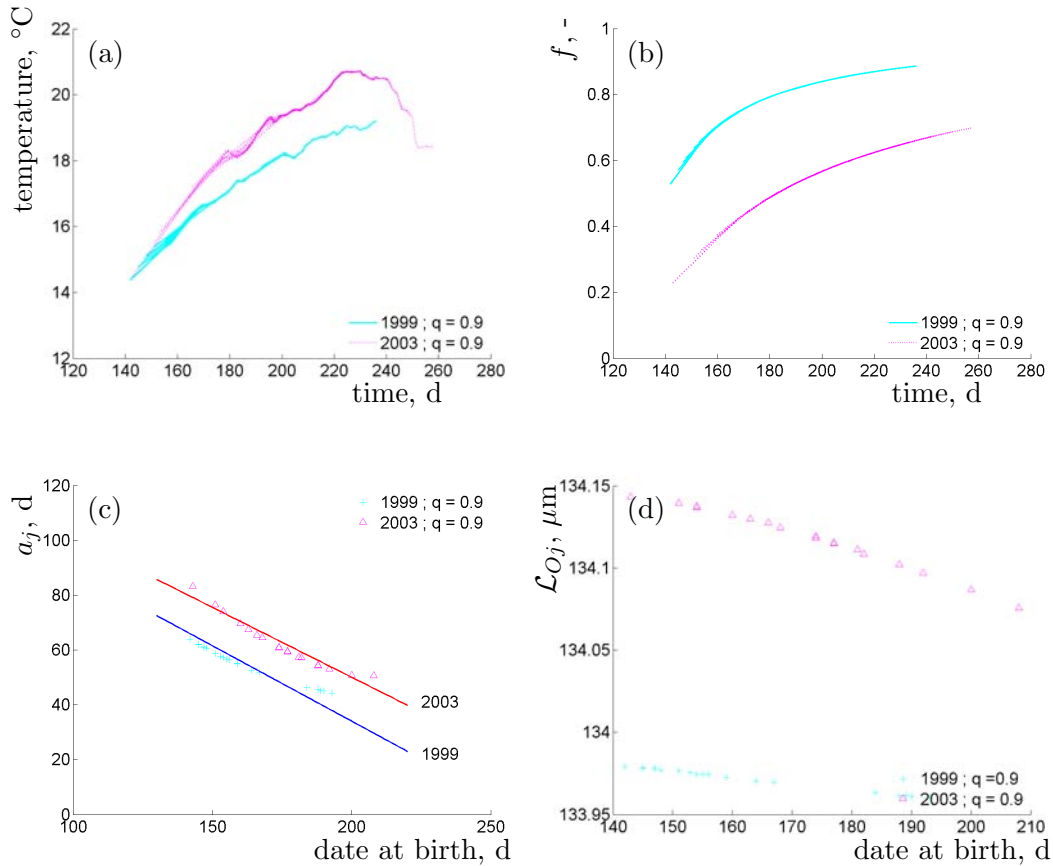


Figure 5.9: Exp. 3: (a) temperature, (b) scaled functional response f , (c) age and (d) otolith radius at metamorphosis as functions of the date at first feeding

fish (*e.g.* Hussey and Mosegaard, 2004). Patterns observed in the otolith might not reflect patterns in length but if we are able to *i)* describe environmental conditions that result in observed otolith patterns and *ii)* predict the link between otolith radius and fish length in these conditions, we are able to predict the patterns in length.

Assuming that average conditions of food experienced by the individuals sampled in 2003 were lower than in 1999, a larger otolith size in 2003 can only be obtained for values of the maturity maintenance rate coefficient that range between $0.85k_M$ and k_M . Therefore, a decrease in otolith radius at metamorphosis as the season progresses can only be reproduced by our model if food conditions improved (in quantity and/or in quality) during the season, both in 1999 and 2003, for the individuals that survived until the juvenile stage. These results do not necessarily imply that food conditions have improved for the whole larval population. Studies of the planktonic food web dynamics of the southern Bay of Biscay continental shelf are mainly focused on the late winter - late spring period (*e.g.* Labry *et al.*, 2001; Marquis *et al.*, 2007). Hence, information available for the summer period is scarce. As half of the individuals that were sampled hatched in summer, it is difficult to relate our results to food conditions for larvae. However, Marquis *et al.* (2007) described that regeneration was the main process in late spring, which might still be the

case in summer as water enrichment is limited (the thermocline is well established). This is not in favor of an improvement of the food density or quality and another scenario might explain why we found a higher scaled functional response as the season progresses: the individuals hatched late in the season experience a higher temperature, hence the maintenance costs are higher. If the individuals do not find enough food to compensate these maintenance costs, they might suffer from starvation and we do not observe them at the juvenile stage.

Although we were able to reproduce the observed pattern with our model, it should be noticed that the variation of otolith radius we obtained as the season progresses is small. This variation relies on parameter values. We used parameters that were calibrated for the juvenile and adult stages. A new parameter estimation procedure should now be performed and take into account the information we obtained in this study on the larval stage.

We were not able to reproduce a larger otolith radius at first feeding for individuals hatched in 2003. This might be explained by a specific temperature effect on otolith as reported by Otterlei *et al.* (2002). These authors found that otolith radii of cod larvae reared at high temperatures and *ad libitum* were larger for the same standard length. A higher average temperature in 2003 might thus explain larger otolith radii both at first feeding and at metamorphosis. Such a specific temperature effect on otolith growth will lead to a higher difference in scaled functional response both between 1999 and 2003 and between the beginning and the end of the larval period which is still consistent with our environmental scenario.

5.4.2 Anchovy larval and otolith growth

To study the effect of life history on metamorphic traits, we extended the standard DEB model in two ways: *i)* to capture specific features of the larval stage, we introduced a new stage with specific assumptions on morphology and *ii)* we linked otolith growth to the metabolism of the fish as we evaluate metamorphic traits from otolith data.

To introduce a new stage, we required one single parameter only, the cumulated energy investment into maturity at metamorphosis E_{H_j} , and we still have a smooth transition to the von Bertalanffy growth typical of the adult stage. This should be emphasized as an important feature of our model structure. This continuity argument cannot be applied to the combination of the Gompertz and the von Bertalanffy models for instance. The transition from a Gompertz model to a von Bertalanffy model at the upper limit (in age or lengths) of the validity of the Gompertz equation is not smooth and thus, hardly provides insights on mechanisms underlying such a pattern.

We assumed that larval growth was not isomorphic to explain the exponential pattern of the early growth of a larvae. Another assumption based on behavior and improvement of the larvae ability to catch food could be tested. This assumption is usually used in early life history individual-based models, but we do not have sufficient data to test for realism.

In our application on anchovy data, we considered otolith growth rate data to evaluate age and size at metamorphosis. Our aim was to test the ability of our model to reproduce the variability of observed age and size at metamorphosis. We next discuss some of our assumptions and results.

Otoliths that are larger for the same fish length are found for individuals with a slower growth rate. This observed pattern was well captured by our model when applied to juvenile and adult (Pecquerie *et al.*, In prep. b). It is also the case for the larval stage. The otolith radius - fish length relationship is not linear during the larval stage in our data, as opposed to the juvenile and adult stage (Pecquerie *et al.*, In prep. b). The relationship between body length and otolith radius also changed from allometric in the larval stage to linear in the juvenile stage in *E. japonicus* (Takahashi *et al.*, 2001) but also in other small pelagic species such as *Clupea harengus* (Moksness and Fossum, 1992) and *Sardinops melanostictus* (Watanabe and Kuroki, 1997). Our model shows that it might be due to the way physical length relates to volume. The pattern we observed is consistent with the assumption that the fish first grows in length and then in height and width in a smooth way. The way physical length relates to volume does not affect the growth of the otolith.

Concerning the timing of metamorphosis, we assumed that the peak in the otolith growth rate is characteristic of anchovy metamorphosis. It has been suggested for two anchovy species as well. For *E. mordax*, the peak of increment width occurs at 80 d and ca. 40 mm SL (Takahashi *et al.*, 1989), which is approximately the age and length at metamorphosis reported by Hunter (1976) (35 mm SL and 70d). For *E. japonicus*, Takahashi and Watanabe (2004) also related the mean age at the peak of increment width (53d) with the mean age of the Gu-1 stage (Guanine 1) associated with the end of the metamorphosing stage. This decrease of otolith growth rate has been observed for sardine off California (Takahashi and Checkley, 2007) and two myctophidae species, *Symbolophorus californiensis* and *Ceratoscopelus warmingii* (Takagi *et al.*, 2006). It has been related to the onset of metamorphosis and it has been related to a change in habitat (Tomas and Panfili, 2000). We are not aware of any shift in habitat or in diet at metamorphosis that can explain such a decrease in the otolith growth rate. For this reason, we considered physiological processes such as the V1-morphy during the larval stage. However, we need more information for anchovy.

Experimental studies should be performed to evaluate if the otolith growth rate decreases at metamorphosis in controlled conditions. Experimental studies at different food levels need to be performed to estimate the maturity maintenance coefficient k_J . The lowest food density should be close to the half saturation constant value or lower because at larger food densities, the scaled functional response f hardly varies. We would like to stress here the importance of size measurement to relate model outputs to data: *i*) the assumption of isomorphy should be (un)validated first and *ii*) the size we measure should not have contribution from reserve. Weight (referred as dry, wet weight or mass) for instance, has contribution from reserve (Kooijman, 2000). Hence, weight at metamorphosis in conditions *ad libitum* will have a higher contribution from reserve compared to natural conditions. Because the variability of length at metamorphosis is limited, it might

be then difficult to identify the effect of food conditions on the amount of structure at metamorphosis and hence to access to a reliable estimate of the maturity maintenance coefficient k_J .

5.4.3 Age and length at stage transition

Using our model and different food conditions experienced by the individuals, we are able to generate different lengths at metamorphosis. The coefficient of variation is small, which is consistent with the fact that age at metamorphosis corresponds to the time required to reach a given metamorphic length (Benoit *et al.*, 2000). The variation in the amount of structure (length) at stage transition increases from birth to metamorphosis and to puberty, since it increases with the values of the different maturity thresholds. Hence, a larger variability in the length at metamorphosis in the data would require a larger difference between E_{Hb} and E_{Hj} .

Furthermore, this model property of an increasing variability in the amount of structure at metamorphosis with an increasing difference between E_{Hb} and E_{Hj} is consistent with the findings of Benoit *et al.* (2000) who found a strong relationship between mean metamorphic age and length and their associated variability when comparing different species. These findings support the ability of DEB theory to capture general patterns at the individual and species level. van der Veer *et al.* (2003) showed that body size scaling relationships hardly apply when considering length at birth for flatfishes, which means that the maturity threshold at birth E_{Hb} is relatively constant among related fish species and does not covary with the species maximum length. If we assume that body size scaling relationship apply for the maturity threshold at metamorphosis E_{Hj} , the difference between E_{Hb} and E_{Hj} will thus covary with cubed maximum length and hence, the variability of length at metamorphosis will increase with mean metamorphic length.

The tracking of larval fish individual is possible by using of Lagrangian simulations of 3D hydrodynamic models (*e.g.* Hinckley *et al.*, 1996; Allain *et al.*, 2003). We suggest to implement our model in these recruitment studies to study larval survival according to growth and development. The present work focused on general trends. By using biophysical models, individual life histories can be generated and used to study the observed variability among individuals and better understand the factors that determine survival at the individual level.

Few models are able to capture main features of the different stages through ontogenesis. In the present work, we used a single model structure throughout ontogeny, which should be emphasized. Parameter values should also reproduce the growth pattern of the adult which gives more constraints to estimate physiological parameters that cannot directly be measured (Kooijman *et al.* (Subm.) and see `get_pars` routines of the `Debtool` software that is freely down-loadable at <http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/>. A single model structure can provide useful insights to better understand the variability of age and length at stage transitions.

Acknowledgments

Financial support of the French Institute for the Exploitation of the Sea (Ifremer) and the CLPMEM of Saint-Gilles-Croix-de-Vie and La Turballe is gratefully acknowledged. Larvae data were collected during the surveys Plagia and Microdyn, partly supported by the PNEC in a joint collaboration between Ifremer and the University of La Rochelle. The juvenile survey JUVESU was partly supported by the EU project JUVESU in a joint collaboration between Ifremer and AZTI. The juvenile survey JUVAGA was supported by Ifremer project FOREVAR affiliated to GLOBEC. The members of the Research Group AquaDEB (<http://www.ifremer.fr/aquadeb>) are gratefully acknowledged for the stimulating discussions and useful comments.

Bibliography

- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5): 407–418.
- Benoit, H.P., and Pepin, P. 1999. Individual variability in growth rate and the timing of metamorphosis in yellowtail flounder, *Pleuronectes ferrugineus*. *Marine Ecology Progress Series*, **184**: 231–244.
- Benoit, H.P., Pepin, P., and Brown, J.A. 2000. Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**(4): 856–869.
- Cermeño, P, Uriarte, A, de Murguía, AM, and Morales-Nin, B. 2003. Validation of daily increment formation in otolith of juvenile and adult European anchovy. *Journal of Fish Biology*, **62**: 679–691.
- Chambers, R.C., and Leggett, W.C. 1987. Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44**: 1936–1947.
- Charnov, E. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, New York.
- Hinckley, S., Hermann, A.J., and Megrey, B.A. 1996. Development of a spatially explicit, individual-based model of marine fish early life history. *Marine Ecology Progress Series*, **139**: 47–68.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, **2**: 17–29.
- Houde, E.D. 1989. Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology*, **35**(Suppl. A): 29–38.

- Hunter, J.R. 1976. Culture and growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae. *Fisheries Bulletin*, **74**: 8188.
- Hussy, K., and Mosegaard, H. 2004. Atlantic cod (*Gadus morhua*) growth and otolith accretion characteristics modelled in a bioenergetics context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**(6): 1021–1031.
- ICES. 2006. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy (WGMHSA).5-14 September 2006, Galway, Ireland. *ICES CM 2006/ACFM:36.*, 402–511.
- Imai, C., and Tanaka, S. 1998. Effect of egg size on the survival potential in first-feeding larvae of Japanese anchovy. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **64**(1): 8–15.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization; a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **356**: 331–349.
- Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., Pecquerie, L., van der Meer, J., and Jager, T. Subm. The estimation of Dynamic Energy Budget parameters, a practical guide. *Functional Ecology*.
- Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Lazure, P., Froidefond, J.M., Jegou, A.M., and Sautour, B. 2001. Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **212**: 117–130.
- Lazure, P., and Jégou, A.-M. 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay bay continental shelf. *Oceanologica Acta*, **21**(2): 165–177.
- Marquis, E., Niquil, N., Delmas, D., Hartmann, H.J., Bonnet, D., Carlotti, F., Herbland, A., Labry, C., Sautour, B., Laborde, P., Vezina, A., and Dupuy, C. 2007. Inverse analysis of the planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development on the continental shelf of the Bay of Biscay, French coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **73**: 223–235.
- Moksness, E., and Fossum, P. 1992. Daily growth rate and hatching date distribution of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **49**: 217–221.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 117–140.
- Nisbet, R. M., Muller, E. B., Lika, K., and Kooijman, S.A.L.M. 2000. From molecules to ecosystems through Dynamic Energy Budget models. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 913–926.
- Nissling, A., Larsson, R., Vallin, L., and Frohnlund, K. 1998. Assessment of egg and larval viability in cod, *Gadus morhua*: methods and results from an experimental study. *Fisheries Research*, **38**(2): 169–186.

- Otterlei, E., Folkvord, A., and Nyhammer, G. 2002. Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **59**(4): 851–860.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Grellier, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. a. Environmental effect on von Bertalanffy parameters: the use of bioenergetics to model anchovy growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Grellier, P., Fablet, R., Alunno-Bruscia, M., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. b. Interpreting the otolith in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: application to the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. c. Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Marine Ecology Progress Series*.
- Planque, B., Lazure, P., and Jégou, A. M. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research*, **28**: 41–52.
- Policansky, D. 1982. Influence of age, size and temperature on metamorphosis in the starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**: 514–517.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., and Alunno-Bruscia, M. 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, **56**(2): 156–167.
- Ré, P. 1996. Anchovy spawning in the Mira estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 141–153.
- Regner, S. 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 167–177.
- Rowlands, W.L., Dickey-Collas, M., Geffen, A.J., and Nash, R.D.M. 2006. Gape morphology of cod *Gadus morhua* L., haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) and whiting *Merlangius merlangus* (L.) through metamorphosis from larvae to juveniles in the western Irish Sea. *Journal of Fish Biology*, **69**(5): 1379–1395.
- Takagi, K., Yatsu, A., Moku, M., and Sassa, C. 2006. Age and growth of lanternfishes, *Symbolophorus californiensis* and *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae), in the Kuroshio-Oyashio Transition Zone. *Ichthyological Research*, **53**(3): 281–289.
- Takahashi, M., and Checkley, D.M. Jr. 2007. Selection for fast development and growth for late larval and early juvenile Pacific sardine, *Sardinops sagax*, in the California Current region. *NAFO Symposium, Reproductive and Recruitment Processes of Exploited Marine Fish Stocks, 1-3 October 2007, Lisboa*, Abstract.

- Takahashi, M., and Watanabe, Y. 2004. Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Marine Ecology Progress Series*, **266**: 227–238.
- Takahashi, M., Watanabe, Y., Kinoshita, T., and Watanabe, C. 1989. Growth during larval and juvenile stages of the northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the California Current during 1980–84. *Fisheries Bulletin*, **87**: 645652.
- Takahashi, M., Watanabe, Y., Kinoshita, T., and Watanabe, C. 2001. Growth of larval and early juvenile Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the Kuroshio-Oyashio transition region. *Fisheries Oceanography*, **10**: 235–247.
- Takasuka, A., and Aoki, I. 2006. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography*, **15**(2): 139–149.
- Tomas, J., and Panfili, J. 2000. Otolith microstructure examination and growth patterns of *Vinciguerria nimbaria* (Photichthyidae) in the tropical Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, **46**(1-3): 131–145.
- Uriarte, A., Prouzet, P., and Villamor, B. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 237–255.
- van der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, **56**: 85–102.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., and van der Meer, J. 2001. Intra- and interspecific comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research*, **45**: 303–320.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., Leggett, W.C., and van der Meer, J. 2003. Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory): implications for recruitment. *Journal of Sea Research*, **50**: 255–270.
- van der Veer, H.W., Cardoso, J.F.M.F., and van der Meer, J. 2006. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research*, **56**(2): 107–124.
- Watanabe, Y., and Kuroki, T. 1997. Asymptotic growth trajectories of larval sardine *Sardinops melanostictus* in the coastal waters off western Japan. *Marine Biology*, **127**: 369–378.

Appendix 5.1: Model equations

Isomorphy

Changes in scaled reserve density e (-), volumetric length L (cm) and scaled maturity U_H ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}$) are given by:

$$\frac{d}{dt}e = \frac{v}{L}(f - e) \quad (5.1)$$

$$\frac{d}{dt}L = \frac{v}{3} \frac{e - L/L_m}{e + g} \quad (5.2)$$

$$\frac{d}{dt}U_H = (1 - \kappa) \frac{eL^2}{e + g} \left(g + \frac{L}{L_m} \right) - k_J U_H \quad (5.3)$$

with v the energy conductance ($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$), $f = X/(X + X_K)$ the scaled functional response (-), X the food density, X_K the saturation constant, L_m the maximum volumetric length ($=v/(k_M g)$)(cm), g the investment ratio (-), k_M the somatic maintenance rate coefficient (d^{-1}), κ the fraction allocated to growth and somatic maintenance (-), k_J the maturity maintenance rate coefficient (d^{-1}).

If the individual cannot pay (somatic and/or maturity) maintenance costs, it dies. We did not implement the possibility for the individual to pay maintenance costs from structure because no information was available.

V1-morphy

In this study, we assume that the individual grows as a V1-morph during the juvenile I stage (fish post-larvae). DEB theory assumes that food uptake is proportional to a surface-area S and that maintenance is proportional to structural volume V . However, the theory does not state how S surface-area relates to V . For isomorphs, $S \propto V^{2/3}$, by definition. For V1-morphs, $S \propto V^1$. As we use the same set of equations (with food uptake proportional to $V^{2/3}$) for isomorphs and V1-morphs, we applied a shape correction function $\mathcal{M}(V)$ to the parameters that are linked to a per unit of surface-area process to take into account the change in surface-area according to the change in volume during the V1-morph stage. Hence, parameters $\{p_{Am}\}$, v ($= \{p_{Am}\}/[E_m]$, with $[E_m]$ the maximum reserve density ($\text{J} \cdot \text{cm}^{-3}$) and L_m ($= \kappa \{p_{Am}\}/[p_M]$, with $[p_M]$ the volume-specific somatic maintenance rate ($\text{J} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$)) are corrected by $\mathcal{M}(U_H)$, which is defined as follows:

$$\mathcal{M} = \left(\frac{U_H}{U_{Hd}} \right)^{1/3} \quad (5.4)$$

with U_{Hd} a reference (scaled) state of maturity for which isomorph and V1-morph have the same surface-area. Here, we chose U_{Hb} the scaled state of maturity at birth as the

reference maturity state and hence, for the all life cycle of the individual, \mathcal{M} is defined as follows:

$$\begin{aligned} \mathcal{M} &= 1 \quad \text{if } U_H < U_{Hb} \\ &= \frac{U_H}{U_{Hb}} \quad \text{if } U_{Hb} \leq U_H < U_{Hj} \\ &= \frac{U_{Hj}}{U_{Hb}} \quad \text{otherwise} \end{aligned} \tag{5.5}$$

Hence, changes in scaled reserve density, volumetric length and scaled maturity of a V1-morph are given by:

$$\frac{d}{dt}e = \frac{\mathcal{M}v}{L}(f - e) \tag{5.6}$$

$$\frac{d}{dt}L = \frac{\mathcal{M}v}{3} \frac{e - L/(\mathcal{M}L_m)}{e + g} \tag{5.7}$$

$$\frac{d}{dt}U_H = \mathcal{M}(1 - \kappa) \frac{eL^2}{e + g} \left(g + \frac{L}{\mathcal{M}L_m} \right) - k_J U_H \tag{5.8}$$

To convert volumetric length L into physical length \mathcal{L} , we assumed that the fish first grows in length and then in height and width. Hence we used a shape correction function that is a linear function of the volumetric length L :

$$\delta(L) = \delta_b + (L - L_b)/L_\delta \tag{5.9}$$

with δ_b (-) the shape coefficient at birth and L_δ (cm) a constant.

It should be noticed that if $U_{Hj} = U_{Hb}$, the individual becomes isomorphic and the standard DEB model applies.

Temperature All physiological rates depend on body temperature. For a species-specific range of temperatures, the model considers a temperature effect given by:

$$p(T) = \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) p(T_1) \tag{5.10}$$

where T (K) is the absolute temperature, T_1 (K) a chosen reference temperature, T_A (K) the Arrhenius temperature, p (J·d⁻¹) a physiological rate. We can also use more elaborate methods to relate physiological rates to temperatures that take deviations from the Arrhenius relationship into account at the high and low boundaries of the environmental temperature range (Kooijman, 2000). Physiological experiments for a large range of temperatures are then required.

Otolith growth

Equations of the otolith module are the same as in (Pecquerie *et al.*, In prep. b)

$$\frac{d}{dt}L_O = \frac{1}{3L_O^2} \left(1 - \frac{L_O^3}{\alpha L^3}\right) \left(\sum_i v_{Oi} \frac{p_i}{\{p_{Am}\}}\right) \quad \text{for } i = A, D, G \quad (5.11)$$

$$\mathcal{L}_O = \frac{L_O}{\delta_{Ob}} \quad (5.12)$$

with L_O the otolith volumetric length (cm), δ_{Ob} the otolith shape coefficient during the larval stage (-) and \mathcal{L}_O the otolith radius (cm).

Appendix 5.2: Data description

Table 5.3: Description of anchovy larvae data collected during the surveys Plagia and Microdyn in 1999 and 2004 respectively. Total number of individuals (n) and standard length (SL in mm) range are given per trawl haul.

| Survey | Station | Date | Lat | Lon | n | SL |
|----------|------------|------------|------|------|-------|-------|
| PLAG99-3 | 10 | 27/05/1999 | 45.3 | -1.9 | 18 | 9-13 |
| | 11 | 27/05/1999 | 45.5 | -2.0 | 4 | 9-12 |
| | 12 | 27/05/1999 | 45.6 | -1.8 | 5 | 11-13 |
| | 3 | 26/05/1999 | 45.1 | -1.9 | 15 | 9-12 |
| | 4 | 26/05/1999 | 45.1 | -1.7 | 7 | 9-12 |
| | 9 | 27/05/1999 | 45.4 | -1.6 | 9 | 10-16 |
| PLAG99-4 | 13 | 24/06/1999 | 45.6 | -1.8 | 2 | 8-8 |
| | 15 | 25/06/1999 | 45.7 | -2.2 | 5 | 6-11 |
| | 16 | 25/06/1999 | 45.8 | -1.9 | 4 | 8-10 |
| | 5 | 23/06/1999 | 45.1 | -1.7 | 3 | 7-8 |
| | 6 | 23/06/1999 | 45.1 | -1.9 | 5 | 9-10 |
| | 8 | 23/06/1999 | 45.4 | -1.7 | 1 | 15-15 |
| PLAG99-5 | 1 | 12/07/1999 | 45.9 | -1.4 | 1 | 4-4 |
| | 14 | 14/07/1999 | 45.5 | -2.0 | 3 | 9-13 |
| | 15 | 15/07/1999 | 45.8 | -1.9 | 2 | 8-9 |
| | 2 | 12/07/1999 | 45.9 | -1.6 | 4 | 6-11 |
| | 4 | 13/07/1999 | 45.2 | -1.4 | 1 | 13-13 |
| | 5 | 13/07/1999 | 45.2 | -1.7 | 5 | 7-12 |
| | 6 | 13/07/1999 | 45.1 | -1.9 | 1 | 11-11 |
| | 7 | 13/07/1999 | 45.3 | -1.9 | 1 | 11-11 |
| MICR04-3 | 8 | 13/07/1999 | 45.4 | -1.7 | 5 | 7-12 |
| | C03 | 09/06/2004 | 45.1 | -1.3 | 3 | 8-9 |
| | C04 | 09/06/2004 | 45.1 | -2.2 | 15 | 10-14 |
| | C05 | 09/06/2004 | 45.1 | -2.2 | 3 | 9-10 |
| | C06 | 09/06/2004 | 45.0 | -2.1 | 15 | 9-12 |
| | C08 | 09/06/2004 | 45.1 | -1.4 | 8 | 6-10 |
| | C10 | 09/06/2004 | 45.1 | -1.3 | 9 | 6-9 |
| | C12 | 09/06/2004 | 45.1 | -1.2 | 2 | 8-9 |
| | C14 | 10/06/2004 | 45.2 | -1.4 | 5 | 7-9 |
| | C15 | 10/06/2004 | 45.2 | -1.5 | 4 | 7-9 |
| | C16 | 10/06/2004 | 45.3 | -1.5 | 10 | 7-11 |
| | C17 | 10/06/2004 | 45.4 | -1.3 | 6 | 8-12 |
| C18 | 10/06/2004 | 45.2 | -1.2 | 1 | 10-10 | |
| C19 | 11/06/2004 | 45.3 | -1.3 | 19 | 9-12 | |

Table 5.4: Description of anchovy juvenile data collected during the Juvesu and Juvaga surveys in 1999 and 2003 respectively. Total number of individuals (n) and total length (TL in mm) range are given per trawl haul.

| Survey | Station | Date | Lat | Lon | n | TL |
|--------|------------|------------|------|------|---------|---------|
| JUVE99 | T06 | 08/09/1999 | 44.0 | -4.4 | 11 | 34 - 40 |
| | T07 | 09/09/1999 | 43.8 | -3.5 | 20 | 55 - 81 |
| | T08 | 09/09/1999 | 44.0 | -3.6 | 20 | 33 - 75 |
| | T09 | 10/09/1999 | 43.6 | -2.6 | 14 | 35 - 47 |
| | T10 | 10/09/1999 | 44.0 | -2.7 | 12 | 33 - 46 |
| | T11 | 11/09/1999 | 43.8 | -2.2 | 20 | 75 - 91 |
| | T12 | 11/09/1999 | 43.9 | -2.3 | 20 | 58 - 70 |
| | T13 | 15/09/1999 | 45.4 | -2.8 | 25 | 55 - 82 |
| | T14 | 15/09/1999 | 45.4 | -3.1 | 22 | 44 - 54 |
| | T17 | 17/09/1999 | 45.6 | -2.9 | 28 | 21 - 34 |
| JUVA03 | Ch07 | 10/10/2003 | 44.1 | -2.4 | 6 | 66 - 91 |
| | Ch10 | 11/10/2003 | 45.3 | -1.4 | 10 | 72 -106 |
| | Ch11 | 11/10/2003 | 45.3 | -1.6 | 21 | 57 -119 |
| | Ch12 | 11/10/2003 | 45.6 | -1.5 | 22 | 75 -100 |
| | Ch15 | 12/10/2003 | 46.2 | -3.3 | 20 | 90 -142 |
| | Ch17 | 13/10/2003 | 46.8 | -3.1 | 15 | 103-135 |
| | Ch18 | 13/10/2003 | 47.2 | -3.0 | 15 | 97 -126 |
| | Ch19 | 13/10/2003 | 46.9 | -2.8 | 15 | 102-130 |
| | Ch21 | 14/10/2003 | 46.4 | -3.5 | 15 | 103-131 |
| | Ch23 | 14/10/2003 | 46.9 | -3.8 | 10 | 121-141 |
| Ch25 | 15/10/2003 | 47.5 | -3.8 | 15 | 106-136 | |

Appendix 5.3: Determination of age at metamorphosis from otolith growth rates

Age at metamorphosis is set at the age the otolith growth rate is maximum (Fig. 5.10 a). If two maximums are detected within $1 \mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$ range and with less than 20 days in between, we considered age at metamorphosis at the mid-range of these maximums (Fig. 5.10 b). Otherwise, individuals are not considered (Fig. 5.10 c).

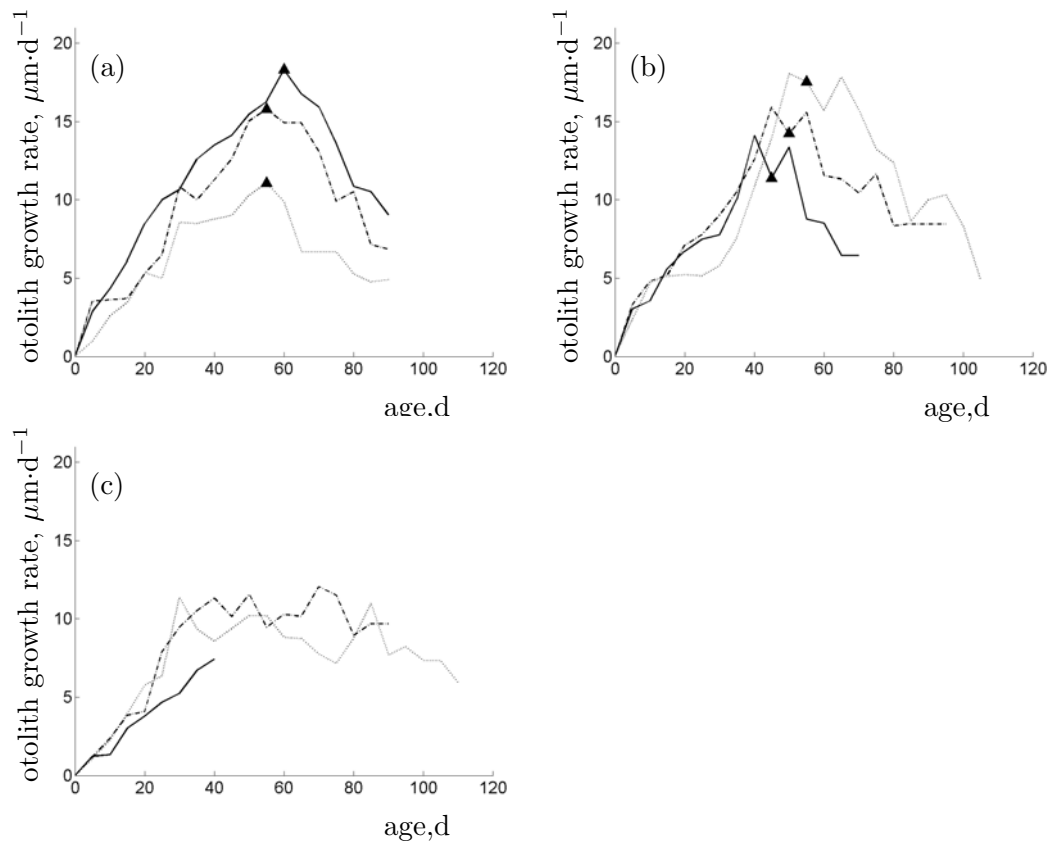


Figure 5.10: *Engraulis encrasicolus*. Otolith growth rate of individuals for which age at metamorphosis is set (a) at maximum growth rate, (b) between the two maximums and (c) is not determined because metamorphosis has not yet occurred or because the two maximums are too far apart in time. Triangles indicate age at metamorphosis when determined. Age is counted since mouth opening.

Chapitre 6

De l'individu à la population : prise en compte d'une variabilité inter-annuelle et spatiale de l'environnement

Detailed abstract

The Bay of Biscay anchovy population is characterised by a high inter-individual variability of lengths at age. In this chapter, we study the possible causes of this inter-individual variability and its effects on the different phases of the reproduction period. We chose to study in a chronological way the different reproduction phases from the start of the reproduction season to the end of the larval period, which can be considered as the time we evaluate the success of the reproduction.

We address four questions: *i)* Which are the factors that generate a delay of the start of the spawning season between large and small individuals? *ii)* What is the effect of the environmental variability on the peak and the duration of the spawning season of a population that is structured in length? *iii)* Are we able to identify the factors that generate a movement of part of the population toward the North at the end of spring? and finally *iv)* which are the different sources of variability that can be considered to explain the observed variability of growth and development during the larval stage? To study these questions, we plan different experiments with the model we developed in the previous chapters.

In the first part of this chapter, we formulate two assumptions to explain that small individuals start to spawn later in the season than large individuals: *i)* the large individuals are located in an area where the surface temperature reaches the spawning threshold earlier than in the area where the small ones are and *ii)* the small individuals reach the adult stage after the date the surface temperature reaches the spawning threshold (Exp. 1). Although we found a small delay between the Adour and the Gironde areas where the large and the small individuals are located respectively, it was not sufficient to explain the observed patterns (Fig. 6.1 and 6.2, Tab. 6.1). We also found that all the individuals reach the adult stage before spring (Fig. 6.3 and Fig. 6.5) even if we generate different life histories among individuals (Fig. 6.4). Therefore, to generate a delay between large and small individuals, further development of the model should be made to take into account the vitellogenesis process.

In the second part of this chapter, we evaluate the effect of the inter-annual variability of the environmental conditions on the peak and the duration of the spawning season. We distinguish the conditions during and before the spawning season (Exp. 2, Fig. 6.8) to evaluate the inter-annual variability of the contribution of the two periods. At the population scale, we did not find an annual effect of the conditions during the spawning season. In contrast, the effect of the variability of the conditions before the spawning season is substantial on the peak and the duration of the spawning season (Fig. 6.7). At the individual level, the variability of the number of batches of eggs per season for individuals that have the same length in May (Ifremer surveys) is also substantial which reveals the importance of taking into account the individual life histories if we want to predict the spawning pattern of this population. The spatial variability of the environmental conditions can also lead to differences in spawning seasons (Exp. 3, Fig. 6.11) ; it should

be taken into account to predict the spawning pattern of the population but to do so we need to guide the movement of the individuals.

In the third part of this chapter, we test two different assumptions to explain the movement toward the North of the Bay of Biscay : *i*) the individuals move to the North because the conditions in the South are limiting (Exp. 4) and *ii*) the individuals move to the North because conditions in the North are favorable to growth and further reproduction (Exp. 5). We first established the limiting food density according to the length of the individual (Fig. 6.12). We show that this limiting food density increases exponentially with the length of the fish. We then evaluated the first date at which an individual cannot pay maintenance costs from the reserve in the Adour and Gironde areas (Fig. 6.13) and found that conditions can be limiting for more than 70 % of the population during summer. Large individuals are supposed to migrate earlier. However, we were not able to identify an effect on growth and reproduction for the individuals that migrate to the North in summer. We might not consider the correct food conditions during this period and we need further information on their trophic conditions during autumn (Fig. 6.14).

Finally, we study the effect of different sources of variability among individuals on the growth, development and survival of early life stages. The objective of this study is to identify the processes that should be considered in a bio-physical model of early life history stages to predict recruitment. We considered the effect of the spawning date (Exp. 6), of a maternal effect (Exp. 7) and of a certain genetic variability (Exp. 8) on the individuals that survived the larval stage. Our reference simulation is a population of individuals that are spawned at different dates in the season and that experiment stochastic environmental conditions (built according to the seasonal cycle used in the previous chapters; Fig. 6.15). The variability of the date at metamorphosis is lower than the variability of the date at birth of the individuals that survived the larval stage. It might counterbalance the effect of a late spawning date. However, when the temperature is high, the variability of the food conditions increases the mortality (late spawning date). We then determined the duration a larvae can survive without food since the time at mouth opening (Fig. 6.17). Our results are consistent with the literature. However, we were not able to detect an effect of the initial scaled reserve density on the survival and growth of the population we considered (Fig. 6.18). The temporal scale of our food conditions is not adapted to the larval stage. We considered genetic variability among individuals as parameterised by the body size scaling relationships of the DEB theory. We found that individuals that have a higher physiological potential (larger maximum length) are more sensitive to the variability of the food conditions (Fig. 6.18) and hence do not survive the larval stage.

The results of this last chapter can be used to develop an individual-based model of population dynamics to study the effect of the environmental variability on the capacity of the population to maintain itself. We study a deterministic effect of the environment on the life history traits of the individuals. Adaptations of the individuals to their environment (that here includes competitors and predators) should be studied and we suggest to use our model as a reference to compare individuals strategies.

6.1 Introduction

La population d'anchois du golfe de Gascogne est caractérisée par une forte variabilité inter-individuelle de la croissance au sein d'une même classe d'âge (Pecquerie *et al.*, In prep.a et b). La prise en compte d'une certaine variabilité environnementale, donnée par le modèle d'environnement, nous permet-elle de comprendre et de reproduire la variabilité observée à l'échelle de la population ? Nous avons cherché dans ce chapitre à prendre en compte certaines des composantes de la variabilité pour déterminer leur effet potentiel sur la capacité de la population à se renouveler.

Dans ce chapitre, nous avons choisi d'aborder quatre questions qui traitent de façon chronologique les différentes phases de la reproduction, du début de la saison de reproduction de la population d'adultes jusqu'à la croissance et le développement des larves issues de cette reproduction :

- Quels sont les déterminants du décalage du début de la ponte entre petits et grands individus ?
- Quel est l'effet de la variabilité environnementale sur le pic de ponte d'une population structurée en taille ?
- Peut-on identifier les déterminants du déplacement d'une partie de la population vers le nord du golfe de Gascogne à la fin du printemps ?
- Quelles sont les différentes sources de variabilité qui peuvent être envisagées pour expliquer la variabilité observée de la croissance et du développement pendant la phase larvaire ?

Différentes hypothèses sont envisagées pour traiter ces questions. Un plan d'expériences est développé pour tester ces hypothèses. Il s'agit de traduire ces hypothèses par différents scénarios que l'on simule avec le modèle développé dans les chapitres précédents. Ce modèle bioénergétique a été calibré à partir de conditions moyennes de l'environnement, pour reproduire la croissance, le développement et la reproduction d'un individu moyen de la population. La prise en compte d'une certaine variabilité environnementale, donnée par le modèle d'environnement nous permet-elle de comprendre et de reproduire la variabilité observée à l'échelle de la population ?

6.2 Début de la saison de reproduction

L'anchois du golfe de Gascogne se reproduit dans la partie sud-est du Golfe au printemps principalement. Le début de la ponte en avril est marqué par la reproduction des individus les plus grands (Motos *et al.*, 1996). En mai, tous les individus sont en reproduction (Campagnes PEL.). Reproduire ce décalage d'un mois entre petits et grands individus serait un élément de validation des processus considérés dans le modèle.

Le déclenchement de la ponte dans le modèle se fait lorsqu'un individu - adulte - se trouve dans une zone où la température de surface (0-20m) atteint une valeur seuil (Pecquerie *et al.*, In prep.c). Les conditions considérées étant les mêmes quelle que soit la taille

de l'individu, l'ensemble des individus débute l'allocation d'énergie vers un lot d'œufs le même jour (Pecquerie *et al.*, In prep. c). Cette allocation d'énergie étant rapide (entre 3 et 5 jours), le début de la ponte est le même pour tous les individus.

Pour expliquer ce décalage entre petits et grands individus, nous considérons deux hypothèses : *i*) les individus les plus grands sont situés dans une zone où la température de surface est plus élevée que la zone où se trouvent les petits individus et *ii*) les individus les plus petits atteignent leur puberté après la date à laquelle la température de surface atteint la valeur seuil de déclenchement de la ponte (Exp.1; Tab.6.8, Annexe 6.1). Il s'agit dans un premier temps d'évaluer la température de surface des zones où se trouvent les individus au début du printemps. Dans un second temps, la simulation du développement des individus dans un environnement variable permettra d'évaluer la date à laquelle l'ensemble des individus d'une même cohorte a atteint le stade adulte (Exp. 1).

6.2.1 Répartition des individus en fonction de leur taille

Si les individus atteignent tous le stade adulte avant le début du printemps, seule une différence de température peut expliquer ce décalage de début de ponte entre petits et grands dans notre modèle. Ainsi, la saison de reproduction débute lorsque la température de la couche d'eau 0-20 m atteint un certain seuil, ici de 14°C comme indiqué par Motos *et al.* (1996). En début de saison de reproduction, les individus les plus grands se trouvent dans le Sud et au niveau des accores du plateau (Zone du Fer à Cheval) (Motos *et al.*, 1996), tandis que les individus les plus petits sont concentrés à la côte, au niveau de la Gironde principalement. Cette différence de répartition des individus pourrait être à l'origine du décalage de début de ponte entre petits et grands individus. Les zones des pa-

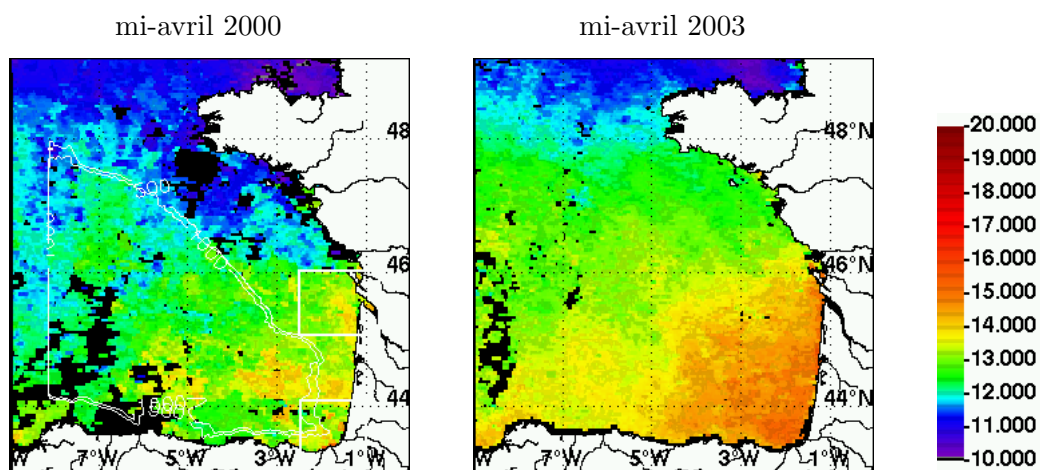


FIG. 6.1: Température de surface (°C) du golfe de Gascogne à la mi-avril (moyenne sur 15 jours) en 2000 (panel gauche) et en 2003 (panel droit). Il y a peu de décalage entre la zone Adour (44°N) et la zone Gironde (46°N) (Tab. 6.1).

naches de l'Adour et de la Gironde sont comparées (Fig. 6.1). On évalue la date à laquelle la température de surface de ces deux zones atteint la valeur de 14°C dans le modèle

MARS3D pour la période 2000-2003. La couche 0-20 m est prise comme température de surface car il s'agit de la zone où les œufs et larves sont observés. Afin d'évaluer si la différence de température de surface entre zones, donnée par le modèle MARS3D, correspond aux observations, cette température est ensuite comparée aux données satellites de température de surface fournies par la NOAA (National Oceanographic and Atmospheric Administration) aux États-Unis. Ces données, traitées au laboratoire PELAGOS (département DYNECO, Ifremer Brest), sont moyennées sur une période de 15 jours.

TAB. 6.1: Dates auxquelles les zones Adour et Gironde atteignent la température seuil de 14°C (déclenchement de la ponte) dans le modèle MARS3D (couche 0-20m).

| | Adour | Gironde | Écart (j) |
|------|--------|---------|-----------|
| 2000 | 05-mai | 12-mai | + 7 |
| 2001 | 14-mai | 21-mai | + 7 |
| 2002 | 26-avr | 19-mai | + 23 |
| 2003 | 11-mai | 16-mai | + 5 |

Les différences de dates auxquelles la température dépasse le seuil le 14°C dans la zone Adour et la zone Gironde sont faibles, de l'ordre de la semaine, excepté en 2002 où le décalage est supérieur à 20 j (Tab. 6.1). Ces différences ne nous semblent pas suffisantes pour expliquer le décalage de début de ponte entre petits et grands individus. Un décalage moyen d'une vingtaine de jours aurait pu expliquer ce décalage. Il est cependant à noter que la date à laquelle la température de surface atteint la valeur de 14°C présente une certaine variabilité inter-annuelle (Fig. 6.1 et Tab. 6.1). En 2002, la saison de reproduction donnée par le modèle sera plus précoce pour les individus situés dans la zone Adour par exemple.

La comparaison avec les données satellites montre des différences importantes avec la température que nous utilisons dans nos simulations pour les périodes printanières et estivales (Fig. 6.2). La différence la plus grande entre les sorties MARS3D et les données de la NOAA est de 4°C au pic de température en 2003, dans la zone Adour. En ce qui concerne la température seuil de 14°C, la température que nous utilisons pour la zone Adour par exemple présente des décalages compris entre +9 et +24 j selon les années (Tab. 6.2). Cependant, les écarts entre zones pour une année donnée sont faibles. Il est à noter par ailleurs que la température seuil de début de ponte donnée par Motos *et al.* (1996) correspond d'après les données satellites à un début de ponte entre la fin avril et le début mai en fonction des années. Les auteurs mentionnent même un début de ponte en avril. Il faut une température seuil légèrement plus faible dans le modèle pour déclencher un début de ponte entre la fin-mars et le début du mois d'avril.

Ces différences entre données satellites et sorties du modèle MARS3D peuvent s'expliquer de deux façons. La différence de température peut être due en premier lieu au fait que l'on moyenne la température donnée par le modèle MARS3D sur la couche 0-20m. Pendant les périodes printanière et estivale, la stratification de la colonne d'eau se met en place. D'après les profils de température établis par Motos *et al.* (1996), la thermocline se situe

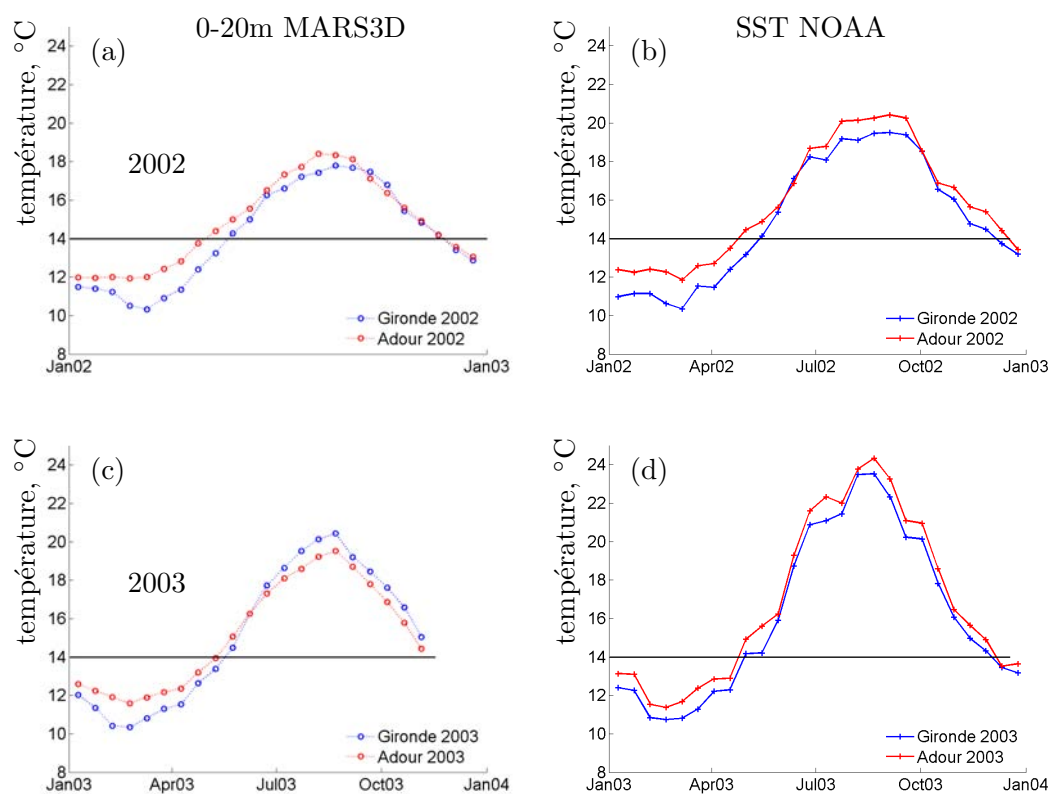


FIG. 6.2: Température de la couche 0-20m donnée par le modèle MARS3D (a et c) et température de surface moyennée sur 15 jours obtenue à partir des données satellite NOAA (b et d) en 2002 (a et b) et 2003 (c et d) dans la zone des panaches de l'Adour et de la Gironde (voir Fig. 6.1).

TAB. 6.2: Écarts (j) entre le modèle MARS3D (couche 0-20m) et la SST des données satellites à la date à laquelle les zones Adour et Gironde atteignent la température seuil de 14°C.

| | Adour | Gironde |
|------|-------|---------|
| 2000 | + 9 | + 15 |
| 2001 | +12 | +15 |
| 2002 | + 10 | + 13 |
| 2003 | + 24 | +24 |

à une profondeur comprise entre 10 et 20m selon la localisation de ces profils. Il est donc possible que notre moyenne tienne compte de la température de la couche d'eau, plus froide, présente sous la thermocline en été si cette dernière est peu profonde. Nous avons considéré la température sur la couche 0-20m car les larves et les juvéniles sont observés dans cette tranche d'eau. Il est cependant à noter que la différence est la plus grande les années où la température de surface est la plus élevée (Fig. 6.2 c et d, en 2003). On peut supposer que la colonne d'eau est alors fortement stratifiée et qu'on ne considère pas la couche d'eau qui se trouve sous la thermocline pour le calcul de notre moyenne. On peut

supposer en second lieu que le modèle ne reproduit pas les fortes températures estivales. Ce problème a été mentionné pour l'application Manche du modèle MARS3D. La version du modèle que nous utilisons est celle de 2003 ; la modélisation de la température a depuis été améliorée. Il conviendra donc de comparer la température de la couche 0-5 m de la dernière version du modèle avec ces données satellites pour évaluer la capacité du modèle à restituer les fortes valeurs estivales. Cette comparaison sera importante en particulier pour la modélisation de la croissance et du développement des larves et juvéniles qui se trouvent dans ces habitats de surface en été.

En conclusion, cette analyse montre que lorsque la température de surface s'élève, l'ensemble de la zone de reproduction de l'anchois est concernée. La répartition spatiale des individus en fonction de leur taille peut expliquer un léger décalage du début de la ponte dans notre modèle mais qui ne nous semble pas suffisant au vu des observations (décalage d'un mois). Nous avons cherché à savoir si ce décalage de début de ponte pouvait s'expliquer par un décalage de la date à laquelle les individus atteignent le stade adulte.

6.2.2 Date à la puberté des individus les plus petits (Exp.1)

L'hypothèse testée dans cette partie est celle d'une maturité tardive des individus les plus petits à l'origine du décalage du début de la ponte entre petits et grands individus. S'ils atteignent le stade adulte après le début du printemps, leur saison de reproduction sera décalée par rapport aux individus les plus grands. On cherche alors à évaluer la date à laquelle l'ensemble de la population atteint le stade adulte ; les années 2001 et 2002 sont comparées.

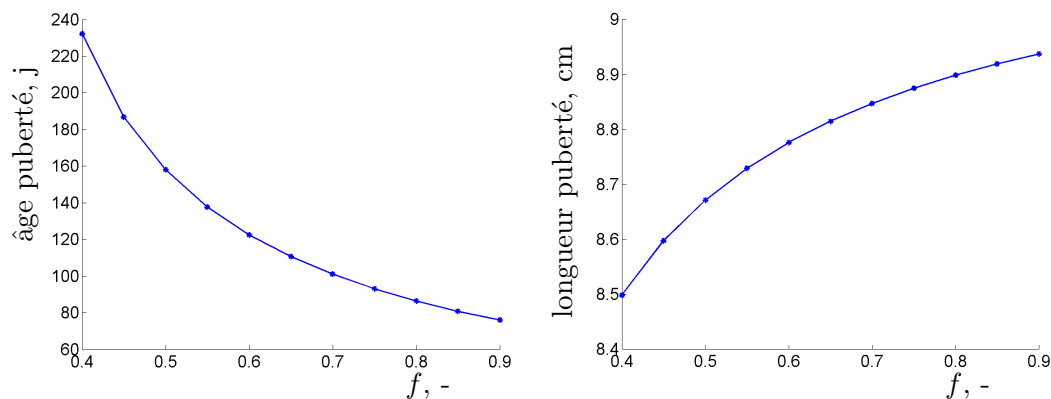


FIG. 6.3: Exp.1 : Variabilité de l'âge et de la taille à la puberté en fonction de la réponse fonctionnelle standardisée $f = X/(X + X_K)$, à 18.5 °C, avec X la densité de nourriture et X_K la constante de saturation.

Pour tester cette hypothèse, la structure du modèle développé pour la phase larvaire est utilisée (Pecquerie *et al.*, In prep. b). Cette structure de modèle ne fixe pas la taille à la puberté. Il faut estimer la valeur de l'énergie investie (standardisée) dans le développement $U_{Hp} = E_{Hp}/\{p_{Am}\}$ qui donne une taille à la puberté d'environ 8-9 cm (Pecquerie *et al.*,

In prep. a). Nous avons calibré ce paramètre en conditions non limitantes de nourriture ($f = 0.9$) et nous avons obtenu $U_{Hp} = 250 \text{ j}\cdot\text{cm}^2$. Nous avons ensuite estimé la variabilité de la longueur et de l'âge à la puberté quand on maintient plusieurs individus dans des conditions constantes de température et différents niveaux de nourriture (11 niveaux ; Fig. 6.3). Puis la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement est prise en compte. Pour cela, on génère différentes histoires de vie. La méthode décrite dans la Tab. 6.3 est employée dans les différentes parties de ce chapitre. On suppose ici que l'individu peut se déplacer dans la zone considérée et qu'il y a autocorrélation entre les valeurs des conditions d'environnement à plusieurs jours d'intervalles. Cette autocorrélation permet en outre d'éviter de trop fortes variations inter-journalières qui sont peu réalistes et qui peuvent se révéler problématiques lors de l'intégration numérique des équations du modèle. La Fig. 6.4 donne un exemple de courbes obtenues à partir de la température moyenne de surface (Fig. 6.4a) et de la production primaire (Fig. 6.4b) en 2002 en Gironde .

TAB. 6.3: Étapes employées pour générer de la variabilité dans les variables forçantes. L'exemple de la température est donné.

1. Définition d'une zone et d'une période pour la simulation
2. Calcul de la moyenne et de l'écart-type de la température dans cette zone, à cette période
3. Ajout d'un bruit blanc autour de la moyenne, qui dépend de l'écart-type de la température à chaque instant t
4. Calcul d'une moyenne mobile avec une fenêtre de 5 jours pour générer de l'autocorrélation

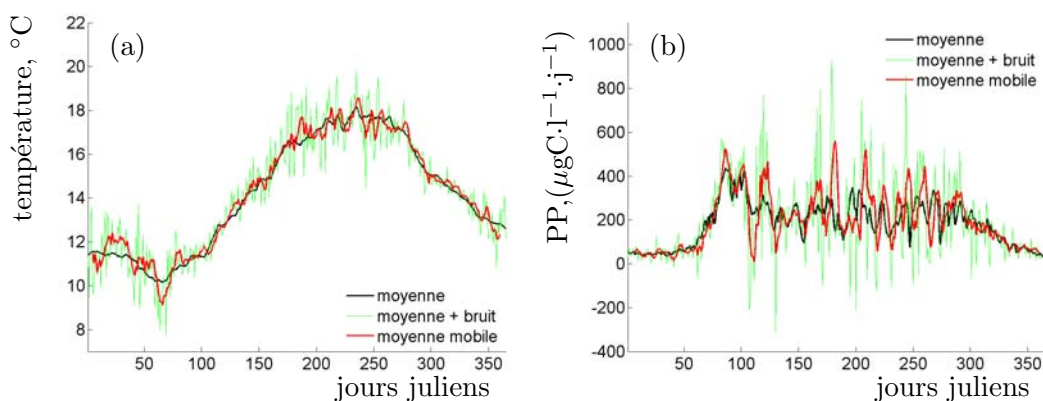


FIG. 6.4: Exemple de construction des variables T_{surf} (température de surface, a) et X (densité de nourriture, b) pour un individu à partir de la température de la couche 0-20m et de la production primaire (PP) de la zone Gironde en 2002, donnée par le modèle biogéochimique couplé au modèle MARS3D (voir Tab. 6.3 et Chap. 1).

A la température de 18.5°C, l'âge auquel un individu atteint le stade adulte varie entre 80 et 240 j et la longueur à la puberté varie entre 8.5 et 9 cm, en fonction des conditions

de nourriture (Fig. 6.3). Dans ces conditions, l'ensemble de la population atteint le stade adulte avant le début du printemps. Dans des conditions saisonnières, en prenant en compte une certaine variabilité des histoires de vie, l'ensemble de la cohorte a atteint le stade adulte à la mi-février en 2001 pour la cohorte 2000 et au 1^{er} janvier en 2003 pour la cohorte 2002 (Fig. 6.5). Il est ici intéressant de noter que les individus qui ne survivent pas jusqu'à la puberté sont issus des pontes tardives et que cette survie est moins importante en 2003 qu'en 2001 (Fig 6.6). De plus, les distributions des dates à la puberté présentent un mode que ce soit en 2001 ou en 2003 tandis que les dates de naissance des individus sont tirées d'une distribution uniforme dans cette expérience. On a ici un effet combiné de la mortalité et des conditions environnementales. Ces aspects seront discutés dans la dernière partie de ce chapitre.

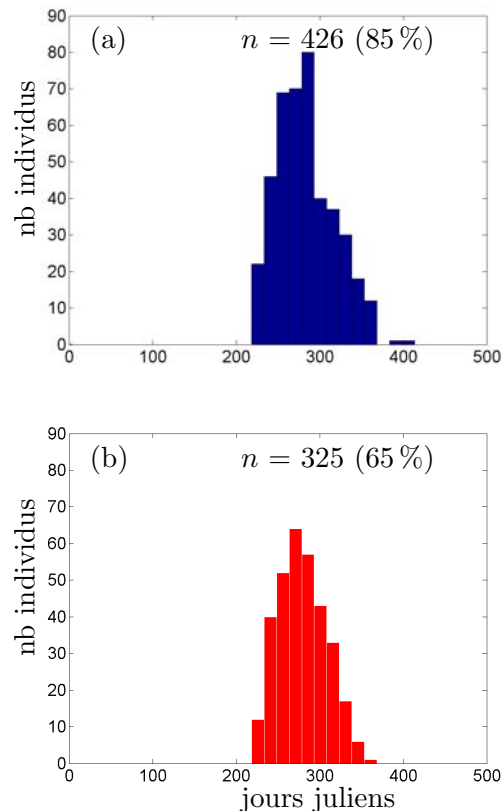


FIG. 6.5: Histogrammes des dates de transition vers la phase adulte pour les cohortes 2001 (a) et 2002 (b). Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'âge 0.

La variabilité obtenue pour la longueur à la puberté est faible (Fig. 6.3). Nous n'avons cependant pas d'information sur la variabilité de cette longueur, étant donné que tous les individus d'un an se reproduisent au moment des campagnes PEL de l'Ifremer. L'étude serait intéressante à réaliser sur des poissons à durée de vie plus longue, pour lesquels la variabilité de la longueur à la maturité est évaluée, comme chez la morue par exemple. Il s'agirait d'une contrainte supplémentaire sur les paramètres¹.

¹Une augmentation de la valeur du paramètre κ , et une diminution du ratio k_M/k_J permettent en particulier d'augmenter cette variabilité de la taille à la puberté

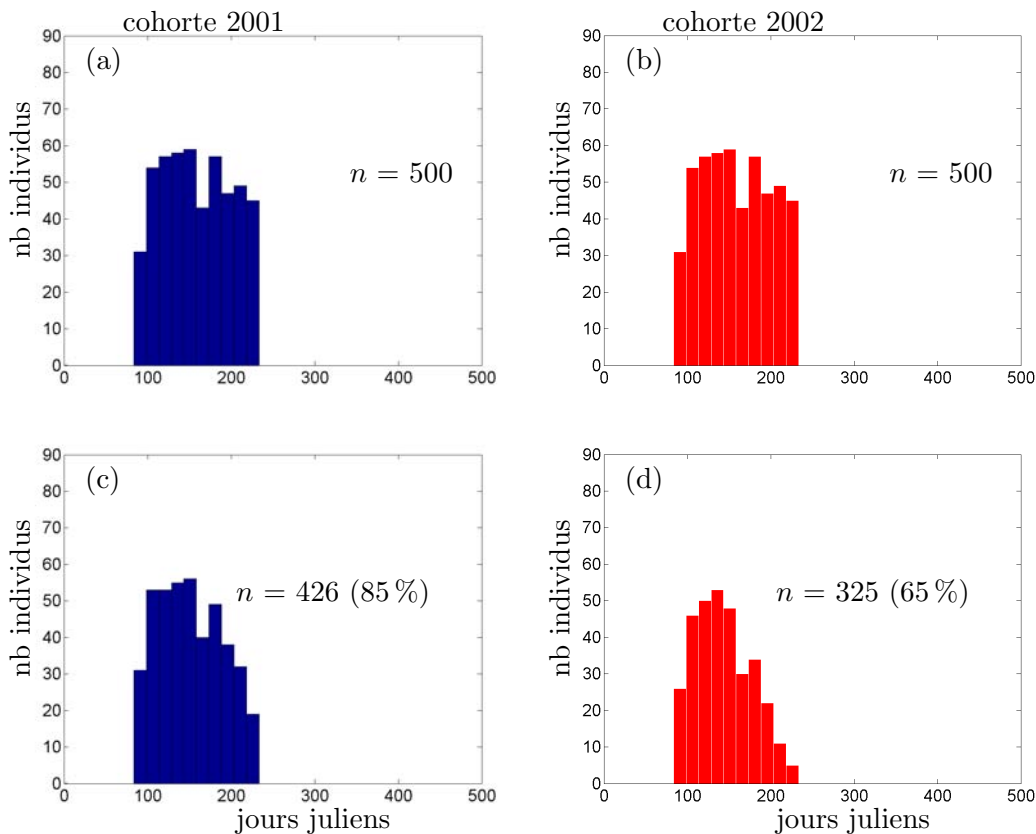


FIG. 6.6: Histogrammes des dates de naissances de la population initiale (a et b) et des individus qui ont survécu jusqu'à la phase adulte (c et d) pour les cohortes 2001 et 2002. Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'âge 0.

Cette étude montre qu'en prenant en compte la variabilité de l'environnement l'ensemble des individus d'une même cohorte atteint le stade adulte avant le printemps. Ce résultat est cohérent avec les observations : l'ensemble des individus se reproduit bien à l'âge 1. Une maturité tardive (à l'échelle du mois) des petits individus ne peut être à l'origine du décalage du début de la ponte entre petits et grands individus. De nouveaux processus doivent être introduits dans le module de reproduction pour modéliser ce décalage de début de saison de reproduction. La modélisation de la vitellogénèse serait une piste à suivre.

6.2.3 Éléments pour une nouvelle modélisation de la ponte par lots

La répartition différente des individus en fonction de leur taille et une maturité tardive des individus les plus petits ne sont pas des éléments suffisants à nos yeux pour expliquer le décalage de ponte entre petits et grands individus. En outre, ce décalage de ponte est observé chez différentes espèces de poissons, que ce soit chez la morue ou le haddock par exemple (Wright *et al.*, 2006), qui ont des stratégies de ponte différentes de l'anchois (fécondité déterminée avant la saison de reproduction). On peut donc raisonnablement

penser que les processus de maturation des œufs sont bien fonction de la longueur des individus, comme c'est le cas dans le module de reproduction que nous avons développé. Mais ces processus sont beaucoup plus lents que ceux considérés dans le modèle. Nous avons en effet calibré l'allocation d'énergie vers un lot d'œufs avec pour objectif de reproduire la périodicité de la ponte tous les 4 jours en moyenne. Si l'on veut reproduire un décalage du début de la ponte entre petits et grands individus, il faut travailler sur l'allocation de l'énergie vers les œufs : la vitellogénèse.

La modélisation de la maturation simultanée, ou légèrement décalée, de plusieurs lots d'œufs peut être envisagée pour reproduire ce décalage de ponte entre petits et grands individus. Il faut alors réduire le flux d'allocation d'énergie vers un lot d'œufs tout en s'assurant que la périodicité de la ponte est bien comprise entre 1 jour (Motos, 1996) et 8-10 jours maximum (Hunter and Leong, 1981). Cela implique un décalage faible entre les différents lots qui mûrissent. Hunter and Leong (1981) indiquent qu'au maximum l'énergie de 3 lots d'œufs est contenue dans la gonade, et que la quantité d'oocytes ayant un diamètre supérieur à 0.1 mm ne pourrait donner lieu qu'à une dizaine de pontes. Ces éléments indiquent qu'entre 3 et 10 lots d'œufs mûrissent en même temps dans la gonade. Nous n'avons cependant pas trouvé d'information sur le temps moyen nécessaire à la formation d'un lot d'œufs (méiose II, vitellogénèse, maturation, hydratation, ovulation), excepté sur la maturation finale de l'oocyte (migration du nucléus et hydratation) qui a lieu en 24h (Motos, 1996). Le modèle pourrait permettre de tester certaines hypothèses quant à la durée de la vitellogénèse.

Conclusions

- Les conditions de température dans la zone Adour et la zone Gironde ne sont pas suffisamment contrastées pour expliquer le décalage du début de ponte des petits individus.
- L'ensemble des individus atteint la puberté avant la fin de l'âge 0 dans nos simulations. Le décalage du début de la saison de reproduction ne peut être expliqué par un retard des individus les plus petits à la puberté.
- Il faut donc modéliser le processus de vitellogénèse pour reproduire ce décalage de début de saison de reproduction.

6.3 Influence des conditions environnementales sur le pic de ponte

Dans cette partie, on s'intéresse au pic de ponte et à la durée de la saison de reproduction d'une population structurée en taille. Un environnement présentant une certaine variabilité inter-annuelle et spatiale influence-t-il la date et l'amplitude du pic de ponte en terme de nombre d'œufs pondus, ainsi que la durée de la saison de reproduction de cette population ? Quelle est la capacité du modèle à générer des fenêtres de ponte qui seront différentes en fonction des années ?

On envisage dans un premier temps la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales (Exp. 2). L'objectif est d'évaluer l'importance de considérer l'histoire de vie des individus pour prédire le nombre de lots pondus dans la saison. On envisage dans un second temps la variabilité spatiale de l'environnement pour des années où les saisons de ponte présentent peu de différences (Exp. 3). La variabilité spatiale est-elle alors à même de générer des différences de saisons de ponte ?

6.3.1 Variabilité inter-annuelle des conditions environnementales (Exp. 2)

Hunter and Leong (1981) pour *E. mordax* et Millán (1999) pour *E. encrasicolus* suggèrent que 2/3 de l'énergie utilisée pour la reproduction est acquise avant la saison de reproduction ; Cubillos *et al.* (2001) suggèrent plutôt que les 2/3 de cette énergie proviennent de l'alimentation pendant la saison de reproduction. On montre que 2/3 de l'énergie investie dans la reproduction est obtenue avant la saison de reproduction en conditions moyennes (Pecquerie *et al.*, In prep. c). Se pose alors la question de la variabilité inter-annuelle de cette quantité. Cette expérience est également l'occasion d'évaluer, en fonction de l'histoire de vie des individus, quelle est la variabilité du nombre de lots pondus pour une classe de taille donnée.

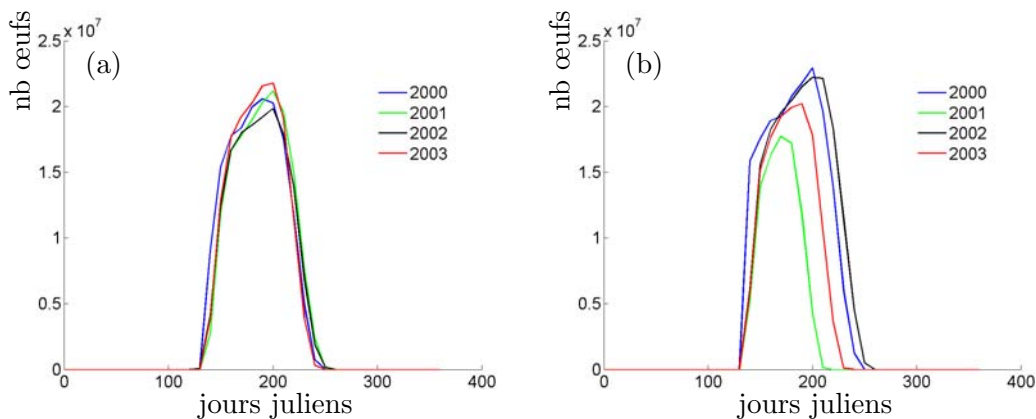


FIG. 6.7: Exp.2 : Variabilité inter-annuelle de la durée et du pic de ponte en fonction des conditions (a) *pendant* la ponte et (b) *avant* la ponte.

L'objectif de cette expérience est de montrer la variabilité inter-annuelle qui peut être générée sur les périodes 1999-2000, 2000-2001, 2001-2002 et 2002-2003 (Exp. 2 ; Tab. 6.9, Annexe 6.1). On s'intéresse séparément aux conditions qui précèdent la saison de reproduction (automne-hiver) et les conditions pendant la saison (printemps-été). On considère alors une population structurée en taille, avec des longueurs comprises entre 8 et 19 cm. Cela correspond à l'ensemble des tailles observées au printemps pendant les campagnes PEL. de l'Ifremer (Fig. 1.6). Par classe de taille, on considère 30 individus. On obtient alors une distribution uniforme des longueurs dans la population. Il ne s'agit pas de représenter

la distribution des individus à l'automne, mais d'évaluer la contribution des différentes classes de taille. Les individus sont dans le sud du golfe de Gascogne (Sud du 46°N).

Dans un premier temps, ils expérimentent les conditions moyennes de la zone sur la période 1999-2003 (Pecquerie *et al.*, In prep. c) jusqu'au 1^{er} mai puis on considère les conditions de 2000, 2001, 2002 et 2003 spécifiquement, pendant la saison de reproduction. Des histoires de vie différentes pendant la saison de ponte sont considérées (Tab. 6.3). Dans un second temps, ce sont les conditions spécifiques de chaque année qui sont considérées pour la période qui précède la ponte et, à partir du 1^{er} mai, on considère la climatologie de la période 1999-2003. Les simulations démarrent au 15 août de l'année qui précède la saison de ponte considérée, les individus n'ont donc pas de réserves dans le compartiment reproduction. On évalue ainsi la variabilité générée par les conditions environnementales *avant et pendant* la saison. On évalue la structure en taille de la population au 15 mai ainsi que la production totale d'œufs par jour. Pour les individus de 14 et 18 cm, on évalue la variabilité inter- et intra-année du nombre de lots pondus.

Variabilité des conditions environnementales pendant la saison de reproduction (Exp. 2.1) La variabilité de la saison de ponte est faible dans cette simulation (Fig. 6.7a). La date du pic est sensiblement la même pour toutes les années, autour du 1^{er} juillet. La forme de l'ogive de ponte est également la même : la quantité d'œufs produits au cours de la saison augmente car les individus continuent de grandir. Il n'y a pas de différence de structure de taille au 1^{er} mai entre les années (ANOVA, $p = 0.87$, $n = 1438$) ; il est trop tôt pour évaluer un effet éventuel sur la croissance. La part de l'énergie acquise avant la saison, pour la reproduction, est sensiblement la même en moyenne chaque année. On évalue la part de l'énergie acquise avant la saison par le ratio de la quantité d'énergie dans le compartiment reproduction avant la première ponte sur la quantité d'énergie investie dans les œufs (on tient compte de la perte d'énergie pour convertir la réserve en réserve pour les œufs). Entre les individus d'une même cohorte, cette part varie cependant entre 60 et 75 %. Les conditions d'environnement rencontrées pendant la saison de ponte sont donc à même de modifier sensiblement, à l'échelle de l'individu, le nombre de lots pondus pendant la saison.

TAB. 6.4: Part de l'énergie investie dans la reproduction qui est acquise avant la saison de reproduction (Exp.2.1).

| | Moyenne | Écart-type | Min | Max |
|------|---------|------------|------|------|
| 2000 | 0.62 | 0.03 | 0.59 | 0.71 |
| 2001 | 0.64 | 0.03 | 0.60 | 0.73 |
| 2002 | 0.65 | 0.08 | 0.59 | 0.72 |
| 2003 | 0.65 | 0.06 | 0.60 | 0.75 |

Variabilité des conditions environnementales avant la saison de reproduction (Exp. 2.2) La variabilité de la saison de ponte est plus importante dans cette simulation

(Fig. 6.7b), en terme de date de pic de ponte et d'amplitude de la ponte. En 2001 par exemple le pic a lieu en mai alors qu'il a lieu en juillet pour les années 2000 et 2002. La production d'œufs est également différente. En 2001, la production d'œufs au pic de ponte est 22% plus faible qu'en 2000 par exemple. On trouve également une différence significative (ANOVA, $p < 0.001$, $n=1437$) entre les moyennes des longueurs au 15 mai des différentes années considérées (au moins une année différente). La différence de moyenne est cependant faible. En outre, la part de l'énergie investie dans la reproduction acquise avant la saison de reproduction ne varie pas en fonction des années (63% en moyenne).

TAB. 6.5: Moyenne des longueurs au 15 mai (Exp. 2.2).

| | Moyenne | Ecart-type |
|------|---------|------------|
| 2000 | 16.5 | 1.4 |
| 2001 | 15.7 | 1.8 |
| 2002 | 16.4 | 1.5 |
| 2003 | 16.1 | 1.6 |

L'un des principaux résultats de cette expérience concerne enfin la variabilité du nombre de lots pondus par classe de taille observée au 15 mai. Nous avons considéré le 15 mai car il s'agit de la date moyenne des campagnes PEL de l'Ifremer. Les populations que nous simulons ont une longueur moyenne plus importante que celles observées pendant les campagnes (Fig. 1.6). Nous simulons une population d'individus âgés de 2 ans au moment de la ponte. On montre ici que le nombre de lots dépend non seulement de la longueur des individus (Pecquerie *et al.*, In prep. c) mais également des années et des histoires de vie des individus d'une même cohorte (Tab. 6.6). Pour un individu de 18 cm au 15 mai par exemple, le nombre de lots pondus dans la saison peut varier entre 15 et 30 lots en fonction des années. La variabilité peut être du même ordre de grandeur au sein d'une même cohorte (2003 par exemple). Cette expérience montre bien l'intérêt de modéliser l'histoire de vie des individus.

TAB. 6.6: Variabilité du nombre de lots pour deux classes de tailles (14 et 18 cm) en fonction des conditions qui précèdent la ponte des années 2000 à 2003.

| | L | Moyenne | Ecart-type |
|------|-----|---------|------------|
| 2000 | 14 | 22.8 | 0.4 |
| 2001 | | 16.1 | 1.5 |
| 2002 | | 23.9 | 0.8 |
| 2003 | | 19.8 | 0.8 |
| 2000 | 18 | 29.4 | 2.8 |
| 2001 | | 14.7 | 3.9 |
| 2002 | | 30.5 | 3.1 |
| 2003 | | 22.1 | 3.7 |

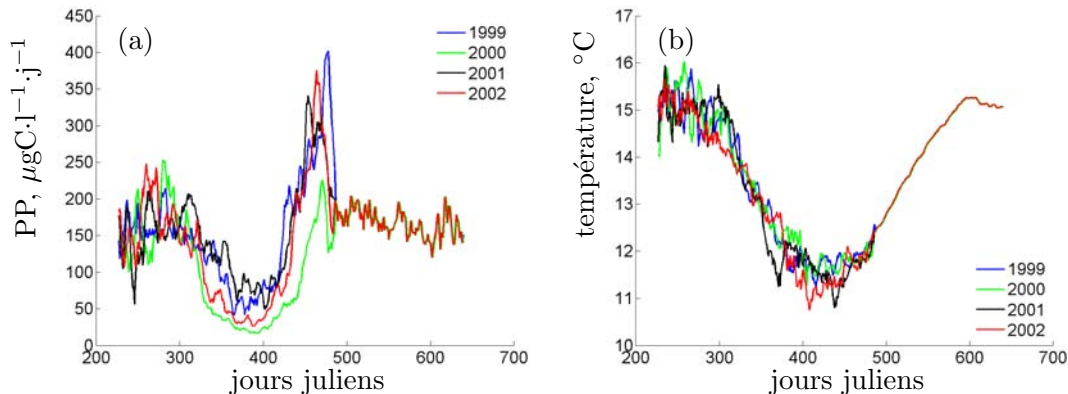


FIG. 6.8: Exemples de variables forçantes utilisées dans l'Exp. 2.2 : (a) Production primaire et (b) Température, pour les 4 périodes considérées : 1999-2000, 2000-2001, 2001-2002 et 2002-2003 avant la saison de reproduction. A partir du 1^{er} mai (j500), la climatologie de la période 1999-2003 est considérée. Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'année qui précède la saison de reproduction que l'on étudie.

L'objectif était ici d'évaluer la variabilité inter-annuelle qui pouvait être générée à partir des sorties du modèle d'environnement. On observe bien des saisons de reproduction différentes lorsque les conditions qui précèdent la ponte sont différentes (Fig 6.7b), avec une saison de ponte plus réduite en 2003 et surtout en 2001 et un pic de ponte plus précoce lors de ces deux années. A l'échelle individuelle, la contribution relative de la saison qui précède la saison de reproduction est toujours la même (Tab. 6.4) ; elle est plus importante en valeur absolue pour les années 2000 et 2002. Ces résultats montrent la capacité du modèle à générer des saisons de reproduction différentes entre les années et montrent l'importance de considérer les conditions qui précèdent la reproduction. Les hivers 2001 et 2003 (notés 2000 et 2002 sur le graphique car les simulations commencent au mois d'août) dans le modèle sont caractérisés par de faibles valeurs de production primaire tard dans la saison (Fig. 6.8). Les individus prélèvent de l'énergie dans le compartiment reproduction, ce qui limite d'autant la saison de reproduction suivante. Les conditions qui précèdent la ponte semblent donc déterminantes pour la saison de reproduction de la population.

6.3.2 Variabilité spatiale des conditions environnementales (Exp. 3)

La répartition spatiale des individus dépend de leur taille pendant la saison de reproduction. L'objectif de cette expérience est ici d'évaluer la variabilité que l'on peut générer si l'on considère une certaine variabilité spatiale de l'environnement (Exp. 3 ; Tab. 6.9, Annexe 6.1). On considère ici les deux années les moins contrastées de l'Exp. 2 et l'on compare quatre zones : Adour, Gironde, Loire et Bretagne Sud, dans la bande 0-100 m. On évalue ainsi la part qui est vraiment due à la structure spatiale de l'environnement.

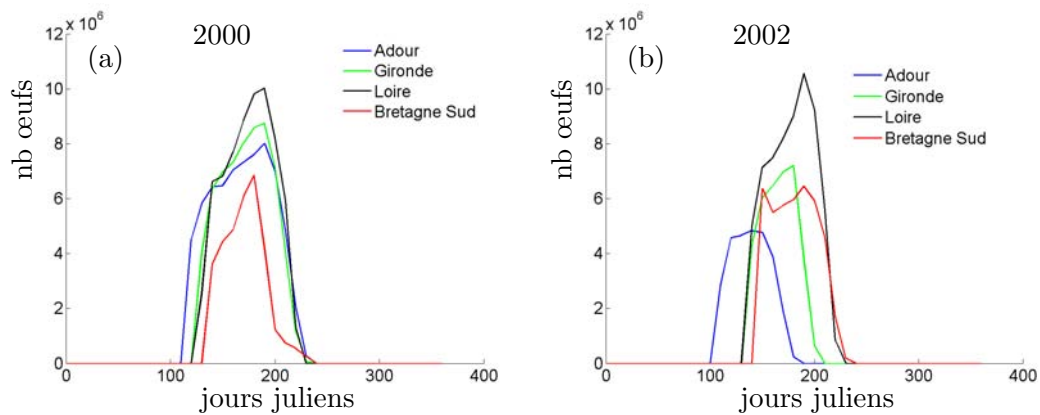


FIG. 6.9: Exp. 3 : Comparaison des saisons de ponte d'individus qui resteraient en Adour, en Gironde, en Loire ou en Bretagne Sud (voir Fig. 6.10) au cours des saisons (a) 1999-2000 et (b) 2001-2002. On compare les saisons de ponte des années 2000 et 2002.

Ces zones sont indiquées sur la carte de la Fig. 6.10. On considère que les individus restent dans ces zones de la fin de la saison de reproduction d'une année n jusqu'à la fin de la saison de reproduction de l'année $n + 1$. Les conditions initiales de la population sont les mêmes que dans l'Exp. 2.

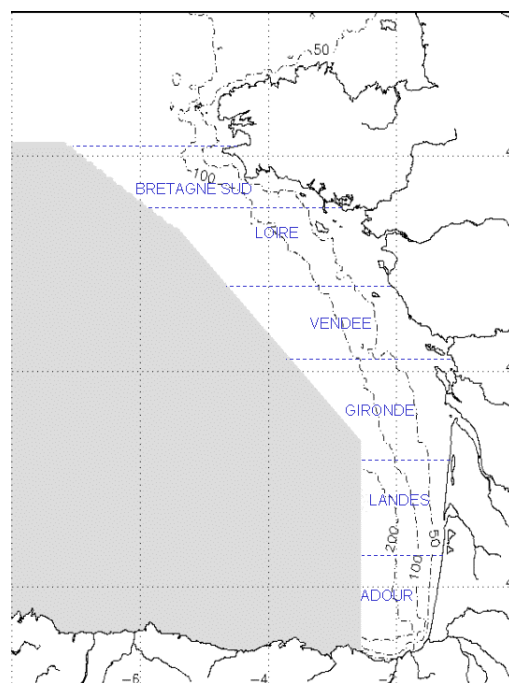


FIG. 6.10: Carte du Golfe de Gascogne. 4 zones considérées dans le cadre de l'Exp. 3, : Adour, Gironde, Loire et Bretagne Sud

La variabilité des saisons de reproduction due à la variabilité spatiale de l'environnement est importante. Des individus qui resteraient toute l'année en Bretagne Sud auraient des saisons de reproduction plus réduites par rapport à des individus qui resteraient en Gironde par exemple. Il est d'ailleurs intéressant de noter que la contribution d'une zone n'est pas forcément la même en fonction des années. En 2000, la saison de reproduction des individus situés dans la zone Adour est comparable à ceux qui se trouvent en Gironde ; elle est beaucoup plus précoce en 2002 et d'amplitude plus faible. Le réchauffement plus précoce de la zone Adour en 2002 est mentionné dans la partie 6.2.1.

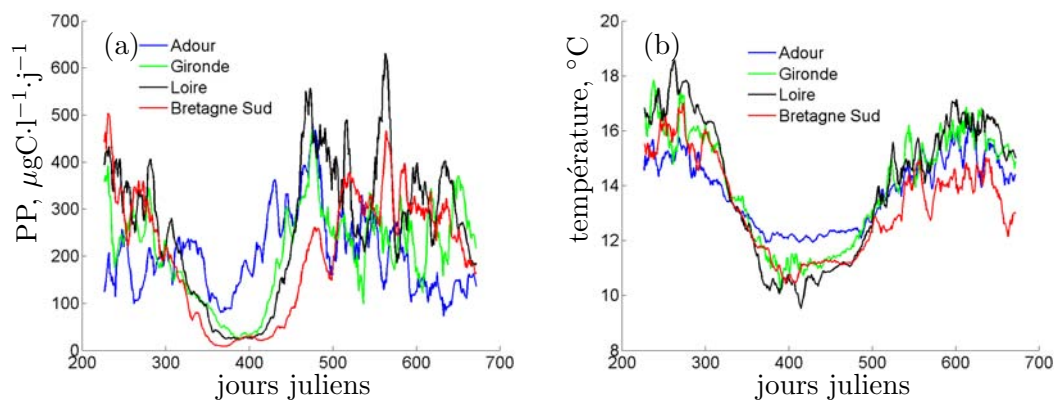


FIG. 6.11: Exemples de variables forçantes utilisées dans l'Exp. 3 : a) Production primaire et b) Température, pour les 4 zones considérées : Adour, Gironde, Loire et Bretagne Sud en 1999-2000. Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'année 1999.

Dans cette expérience, nous avons construit des histoires de vie ayant une variabilité plus importante que dans l'Exp. 2 (Fig. 6.11) car nous nous sommes limités à la bande 0-100m. Cette variabilité montre bien l'importance de la localisation des individus et la nécessité d'un travail sur la construction des histoires de vie des individus en fonction de l'échelle spatiale considérée. En fonction de l'échelle considérée, la prise en compte du déplacement journalier des individus sera nécessaire. Peut-on alors guider ce mouvement à partir d'arguments physiologiques (acquisition et dépenses d'énergie)? Cette question fait l'objet de la partie suivante.

Conclusions

- Les conditions qui précèdent la ponte ont un rôle prépondérant dans la durée et le pic de ponte de la population.
- La durée de l'hiver est le facteur le plus important dans nos simulations.
- La prise en compte de la variabilité spatiale de l'environnement permet bien de générer des histoires de vie et des saisons de reproduction différentes.

6.4 Déplacement des individus vers le nord de la zone

Le déplacement vers le Nord de tout ou partie de la population à la fin de l'été est une caractéristique importante du cycle de vie de l'anchois. On cherche dans cette partie à expliquer ce mouvement et à évaluer les différences entre les saisons de reproduction *i*) d'individus qui resteraient dans le Sud de la zone et *ii*) d'individus qui effectueraient ce déplacement. Ce déplacement est indiqué par les captures de la flottille des chalutiers pélagiques français en fin d'été et en automne (Fig. 1.4). La figure 1.4 montre l'amplitude de ce déplacement en fonction des années (Pecquerie *et al.*, 2004). Il y a cependant des individus qui restent dans le sud de la zone en automne, ils sont observés lors des campagnes pélagiques d'automne (JUVAGA) de l'Ifremer.

On teste alors deux hypothèses : *i*) Les individus sont limités physiologiquement s'ils restent sur zone (Exp.4) et *ii*) Les individus réalisent une croissance plus importante dans le Nord et donc la saison de reproduction suivante est plus importante par rapport à des individus qui seraient restés dans le Sud (Exp.5).

Ce travail a pour objectif de fournir des éléments pour une future modélisation du mouvement des individus. Une limitation physiologique des individus dans le Sud permettrait la modélisation du mouvement selon l'approche de Humston and Ault (2004) : les individus évaluent les conditions de la cellule où ils se trouvent par rapport à une condition optimale et réalisent leur mouvement en fonction de cette évaluation. Dans le cas d'une reproduction optimisée par un déplacement vers le Nord, l'approche de Railsback and Duffy (1999) pourrait être abordée.

6.4.1 Limitation physiologique dans le Sud ? (Exp. 4)

Dans cette partie, nous testons si les individus quittent la zone Sud du golfe de Gascogne parce que les conditions dans cette zone deviennent limitantes au cours de la saison de reproduction. On considère que les conditions environnementales sont le principal facteur du mouvement. On établit dans un premier temps les conditions limitantes de nourriture en fonction de la taille des individus. Puis on établit la date à laquelle un individu puise dans son compartiment reproduction lorsqu'il se trouve dans le sud du golfe de Gascogne, pendant la saison de reproduction.

Définition de la limitation physiologique

D'un point de vue énergétique, les individus sont limités physiologiquement lorsqu'ils ne peuvent plus payer les coûts de maintenance à partir du compartiment réserve. Ils cessent alors leur croissance. L'Eq. 3.15 montre bien que lorsque la densité de réserve e est inférieure ou égale au ratio L/L_m , avec L , la longueur volumétrique et L_m la longueur volumétrique maximum, la croissance cesse. En conditions constantes, on a $e = f$ (hypothèse de la théorie DEB) ; on peut alors établir la densité de nourriture limitante pour une taille donnée $X_{lim} = X_K L / (L_m - L)$ (Fig. 6.12, Exp. 4). Plus l'individu est grand, plus il lui faudra de nourriture pour se maintenir. La mobilisation des réserves est

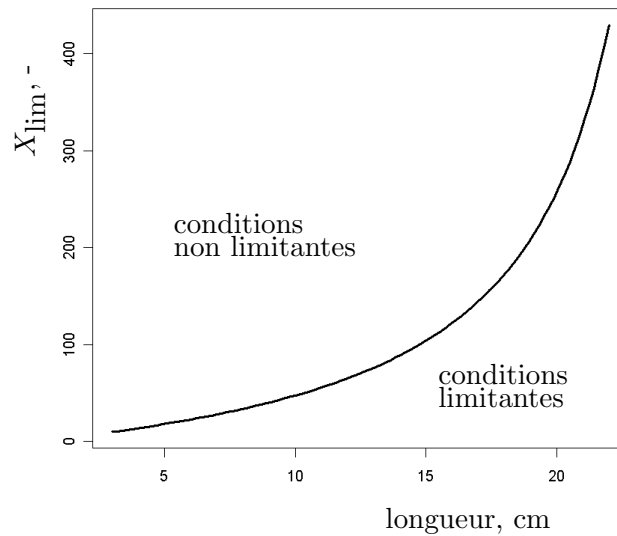


FIG. 6.12: Exp. 4 : Densité de nourriture limitante en fonction de la taille d'un individu. En dessous de ces valeurs, l'individu ne peut payer ses coûts de maintenance à partir du compartiment réserve. La production primaire ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$) est prise ici comme proxy de la densité de nourriture.

inversement proportionnelle à la longueur des individus (Eq. 3.14). Les individus les plus grands résistent donc plus longtemps au jeûne.

Dans notre modèle, nous avons défini qu'en dessous de la valeur limite de nourriture, si l'individu a des réserves dans le compartiment reproduction, il puise dans ces réserves pour payer ses coûts de maintenance (sans que la reproduction ne cesse pour autant). S'il n'a pas de réserve dans le compartiment reproduction (larves, juvéniles ou épuisement des réserves au stade adulte), l'individu meurt. D'autres règles sont possibles en cas de jeûne prolongé ; un individu peut par exemple puiser dans sa structure pour payer les coûts de maintenance, mais nous ne disposons pas d'information pour paramétrer cette utilisation de la structure. Cette possibilité est cependant considérée pour des micro-organismes dans la thèse de C. Tolla (2006).

La Fig. 6.12 montre que le niveau de nourriture minimum en dessous duquel les individus sont limités physiologiquement augmente de manière exponentielle en fonction de la longueur du poisson. Il est à noter que la température n'influe pas sur le niveau de nourriture limitant mais sur le moment où l'individu sera limité physiologiquement. Si son compartiment réserve (E) est élevé et si la température est suffisamment basse, il se peut que l'individu ne soit pas limité physiologiquement, même s'il se trouve dans une zone où les conditions sont limitantes pour sa taille. La température lorsqu'elle s'élève, accélère les flux d'énergie et en particulier les flux de maintenance. Ainsi, lorsqu'un individu passe transitoirement en conditions limitantes de nourriture, la nécessité de puiser de l'énergie dans le compartiment reproduction (qui limitera d'autant sa prochaine saison de reproduction) dépendra de sa réserve (E) et de la température.

Température estivale et taille des individus

Pour expliquer ce mouvement vers le Nord, on s'est posé la question d'une limitation physiologique des individus dans le sud de la zone, en fin de printemps - début d'été. Nous testons ici l'hypothèse suivante : la température estivale devient trop importante par rapport aux conditions de nourriture de la zone qui ne sont plus assez abondantes. Les coûts de maintenance sont plus élevés du fait de l'augmentation de température et les réserves de l'individu sont trop faibles pour payer ces coûts. L'individu est alors limité physiologiquement. Les coûts de maintenance somatique étant proportionnels au volume structural de l'individu, et l'assimilation proportionnelle à la surface de l'individu, cette limitation sera d'autant plus grande que l'individu sera grand.

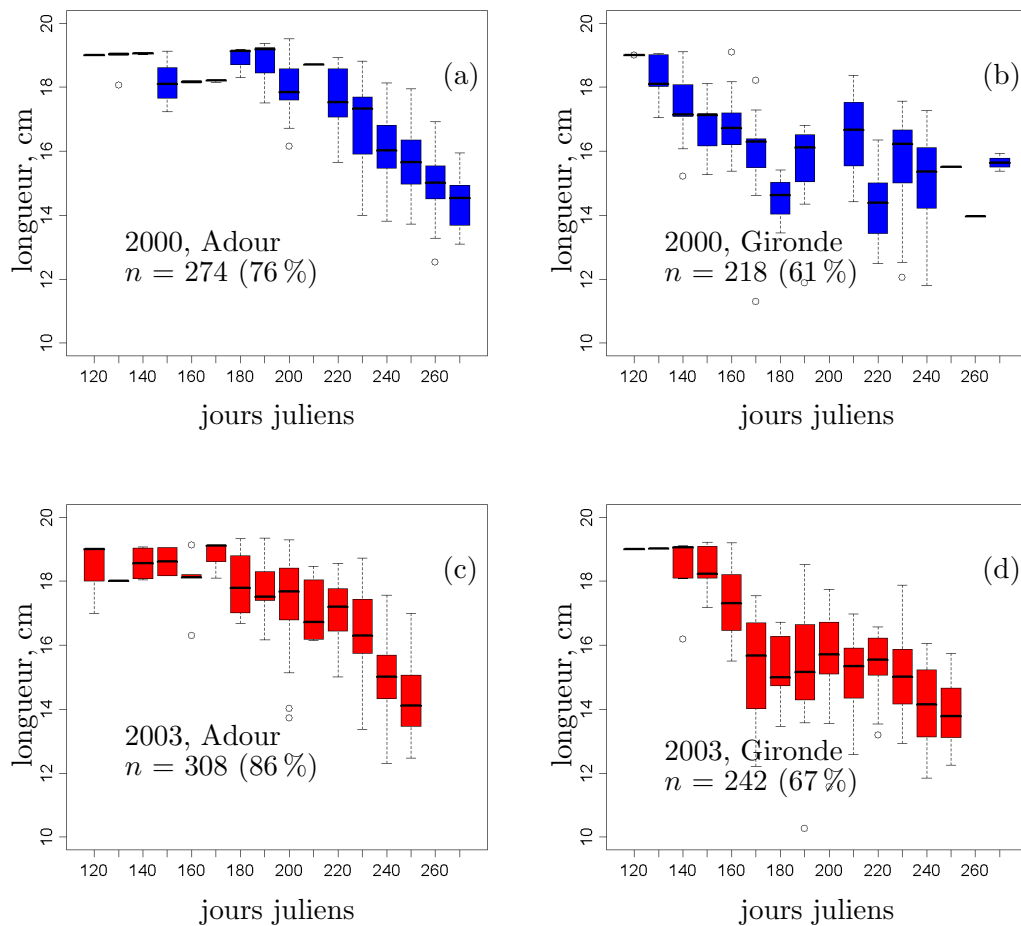


FIG. 6.13: Exp.4 : Taille des individus qui se trouvent limités physiologiquement en fonction de la date pour les zones Adour (a et c) et Gironde (b et d), en 2000 et 2003. Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'âge 1.

On simule alors une population structurée en taille, avec des longueurs comprises entre 8 et 19 cm (Exp. 4; Tab.6.10, Annexe 6.1). Le compartiment reproduction est fonction de la longueur des individus (Pecquerie *et al.*, In prep. c). On utilise la relation suivante : $U_R = 170L^3$, avec L la longueur volumétrique (cm) et U_R les réserves (standardisées) disponibles pour la reproduction ($j \cdot \text{cm}^2$). Cette relation est établie à partir de la simulation

de référence en conditions moyennes (Pecquerie *et al.*, In prep. c). La simulation démarre le 1^{er} mai. On évalue la date et la taille des individus lorsqu'ils puisent pour la première fois dans leur compartiment reproduction pour payer les coûts de maintenance. Les individus se trouvent également répartis entre la zone Adour et la zone Gironde. On considère les conditions des années 2000 et 2003.

Dans cette expérience, le nombre d'individus limités physiologiquement au moins une fois au cours de la saison de reproduction est élevé : 68 % des individus en 2000 et 76 % en 2003. La température élevée en 2003 est à l'origine de cette différence. Au cours de la saison, ce sont bien les individus les plus grands qui sont limités les premiers (Fig 6.13) et la limitation intervient en premier lieu dans la zone Adour, puis dans la zone Gironde. On observe un gradient Sud-Nord de la limitation, indicateur potentiel de la direction du mouvement des individus vers le Nord.

Dans cette partie, nous avons considéré qu'un individu qui se trouve limité physiologiquement se déplace à la recherche d'une zone plus riche en nourriture ou tout du moins plus froide pour limiter ses dépenses énergétiques.

Ces considérations sont à prendre en compte si l'on souhaite modéliser le déplacement d'un individu de manière dynamique. En effet, le compartiment réserve a une certaine 'mémoire' des conditions environnementales où se trouve l'individu. S'il se déplace, le compartiment réserve dépendra des situations antérieures et pas forcément des conditions de la zone où il se trouve, s'il reste peu de temps dans cette zone. Cette 'mémoire' dépend en réalité des paramètres associés à ce compartiment réserve (v en particulier). Dans le cas de l'anchois, la dynamique transitoire de la réserve est très rapide ; ce compartiment est rapidement en équilibre avec les conditions du milieu. La 'mémoire' sera donc de courte durée mais il en serait autrement pour les espèces dont la dynamique de la réserve est plus lente. L'échelle spatiale et temporelle qui est adaptée à cette dynamique est à étudier quand on veut modéliser le déplacement des individus.

6.4.2 Conditions plus favorables au Nord ? (Exp. 5)

On cherche dans cette partie à savoir si le déplacement vers le Nord d'une partie de la population est favorable à la saison de reproduction l'année suivante. Nous avons montré dans la partie précédente que les individus les plus grands quittaient potentiellement le sud du Golfe pour limiter leur dépenses énergétiques. Il peut également s'agir d'une adaptation aux conditions plus favorables du Nord.

On simule deux populations structurées en taille. Les conditions initiales sont les mêmes que dans la partie 6.4.1 (Exp. 5 ; Tab. 6.10 ; Annexe 6.1). La première population reste dans la zone Sud (sud du 46°N), la deuxième se déplace à la fin du printemps vers le Nord, jusqu'en Bretagne Sud et revient dans le sud de la zone à la fin de l'hiver. Le tableau 6.7 donne la localisation par mois des individus. On compare la distribution en taille des deux populations, la durée des deux saisons de reproduction ainsi que la production d'œufs totale dans les deux simulations.

TAB. 6.7: Localisation des individus qui migrent en fonction du mois (Exp. 5). Les zones correspondent à la Fig. 6.10

| Mois | Zone |
|-----------|--------------|
| Mai | Sud |
| Juin | Sud |
| Juillet | Vendée |
| Août | Loire |
| Septembre | Bretagne Sud |
| Octobre | Bretagne Sud |
| Novembre | Loire |
| Décembre | Vendée |
| Janvier | Gironde |
| Février | Landes |
| Mars | Adour |
| Avril | Sud |

Dans nos simulations, la différence de taille au 15 mai est faible entre les individus qui sont restés dans le Sud et les individus qui se sont déplacés vers le Nord en été (Fig. 6.14a et b) ; la taille moyenne des individus qui se sont déplacés vers le Nord est plus faible. L'ogive de ponte est également comparable, avec une production légèrement plus importante pour les individus qui sont restés dans le Sud (Fig. 6.14c). Ce déplacement vers le Nord ne se traduit pas par une reproduction plus importante l'année suivante dans cette simulation.

D'après ces résultats, le déplacement d'une partie des individus vers le Nord ne résulterait pas d'une stratégie des individus pour maximiser leur *fitness* l'année suivante mais d'une limitation en nourriture pendant la saison en cours. Le mouvement des individus pourrait être modélisé selon l'approche de Humston and Ault (2004). On ne peut cependant écarter l'hypothèse de conditions plus favorables au Nord de la zone au vu des résultats de cette expérience. En effet, les résultats de cette simulation dépendent de notre capacité en premier lieu à reproduire la nourriture de l'anchois. Il s'agit d'un poisson zooplanktonophage. La production primaire est ici considérée comme un proxy de la nourriture disponible. Nous connaissons mal la nourriture de l'anchois pendant la période estivale et automnale, et la structure des populations planctoniques à cette période. Cette période est peu étudiée dans le golfe de Gascogne. Cependant, certaines observations des contenus stomacaux pendant les campagnes JUVAGA ont montré que les Euphausiacées et les Mysidacées pouvaient constituer une part importante de son alimentation (observations ponctuelles). La production primaire donnée par le modèle biogéochimique n'est peut être pas un bon indicateur de cette source de nourriture, en particulier dans la zone de la Grande Vasière (partie centrale de la partie Nord du plateau continental). La contribution automnale dans la quantité de réserves qu'un individu peut accumuler dans le compartiment reproduction pourrait être améliorée d'après l'étude du réseau trophique de l'anchois à cette période.

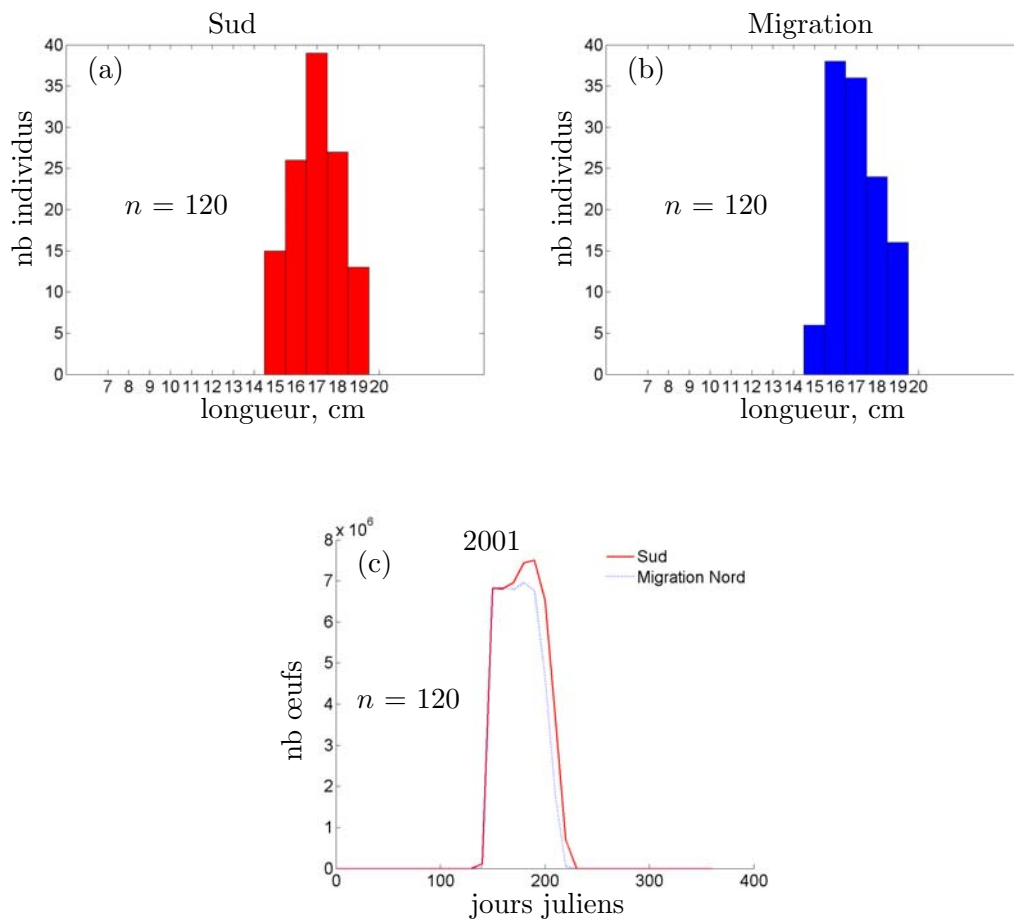


FIG. 6.14: Exp. 5 : Comparaison des histogrammes de longueur des individus (a) qui restent dans le Sud et (b) qui migrent vers le Nord à la fin du printemps au cours de la saison 2000. On compare la structure en taille de la population au mois de mai l'année suivante (2001), ainsi que la production d'œufs totale par jour pendant la saison de reproduction.

Conclusions

- Le mouvement d'une partie de la population vers le Nord peut être dû à une limitation physiologique des individus. Pour payer leur coûts de maintenance, ils seraient amenés à puiser dans le compartiment reproduction s'ils restaient sur zone.
- Cette limitation physiologique dépend de la taille des individus et de la température. Plus ils sont grands et plus la température est élevée, plus la probabilité de limitation physiologique est élevée, ce qui pourrait expliquer le départ des individus les plus grands des zones les plus sud.
- Cependant, nos simulations ne mettent pas en évidence de bénéfice en terme de croissance et de reproduction pour les individus qui se seraient déplacés vers le Nord en été. Pour comprendre le déplacement des individus vers le Nord, il faudra s'intéresser aux conditions trophiques des individus en fin d'été - automne dans la zone Nord données par le modèle biogéochimique.

6.5 Sources de variabilité pendant la phase larvaire

Dans cette dernière partie, on s'intéresse à la croissance et au développement des œufs et larves. Dans ce chapitre, nous avons principalement considéré la phase adulte. L'objectif est de comprendre l'influence des conditions de la reproduction sur la croissance, le développement et la survie des jeunes stades de vie. Le modèle développé pour la phase larvaire (Pecquerie *et al.*, In prep. b) permet d'envisager cette question. Il ne s'agit cependant pas de modéliser des trajectoires réalistes de transport des œufs et larves. L'objectif est d'évaluer l'effet de différentes sources de variabilité inter-individuelle associées à une variabilité des conditions environnementales sur la métamorphose. Nous avons considéré trois sources de variabilité : *i*) un étalement des pontes (Exp. 6), *ii*) un effet maternel sur la quantité initiale de réserves dans l'œuf (Exp. 7) et *iii*) une certaine variabilité génétique (Exp. 8), qui se traduisent par une variabilité des paramètres du modèle entre les individus. On cherche à évaluer l'impact potentiel de ces processus sur la variabilité observée de la durée de la phase larvaire pour *in fine* guider le choix des processus à prendre en compte dans un modèle de transport des œufs et larves dont la croissance et le développement reposeraient sur une modélisation bioénergétique.

6.5.1 Étalement des pontes (Exp. 6)

Pecquerie *et al.* (In prep. b) montrent que l'âge à la métamorphose diminue en fonction de la date de naissance des individus et que cette observation peut être expliquée par les conditions de température qui augmentent au cours de la saison.

On se donne une simulation de référence en considérant la croissance et le développement de 200 individus dans la zone Gironde (Exp.6; Tab.6.11, Annexe 6.1), en 1999 et 2003, qui sont les deux années pour lesquelles nous disposons de données sur les juvéniles. On prend en compte une certaine stochasticité des conditions environnementales (Tab.6.3). On considère une distribution normale des dates de naissance des individus. On évalue alors quelle est l'ogive de métamorphose (nombre d'individus par jour qui atteignent la métamorphose), l'âge à la métamorphose en fonction de la date de naissance et le nombre de survivants.

Dans cette expérience, la fin de la saison de ponte semble être moins favorable à la survie des individus en 2003 (Fig.6.15). La forme de l'ogive de métamorphose présente une variabilité moins importante que celle de l'ogive de ponte, en 1999 (Fig. 6.15c et e) et en 2003 (Fig. 6.15 d et f) . En ce qui concerne l'âge à la métamorphose en fonction de la date de naissance des individus, on génère bien plus de variabilité que dans les simulations du Chap. 5, en considérant des histoires de vie différentes (Fig. 6.16a et b). La simulation de 1999 donne des âges à la métamorphose qui sont plus grands que les observations pour les individus issus de pontes tardives et qui sont comparables aux données de 2003.

A l'échelle de la population, ces résultats indiquent que la saisonnalité des conditions environnementales vécues par les œufs et larves (élévation de la température) entraîne une

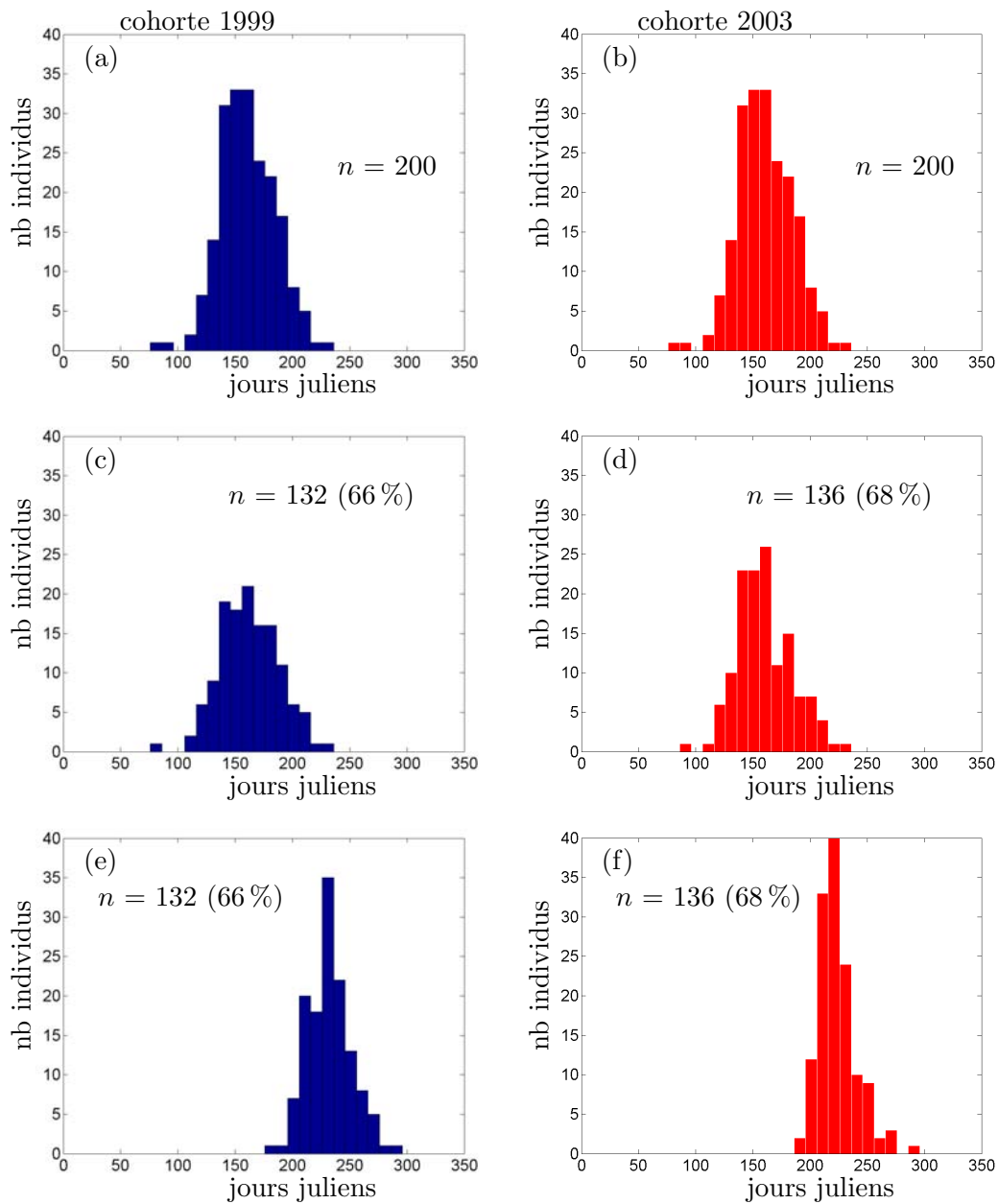


FIG. 6.15: Exp.6 : Histogrammes des dates de naissances de la population initiale (a et b), des dates de naissances des individus qui ont survécu jusqu'à la métamorphose (c et d) et dates de métamorphose (e et f) pour les cohortes 1999 et 2003. Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'âge 0.

réduction de la variabilité de la date à laquelle les individus atteignent la métamorphose par rapport à la variabilité des dates de ponte. Si l'on suppose que plus la durée de cette phase larvaire est courte, plus la survie est importante (Houde, 1987), l'effet d'un étalement des pontes ne défavorise pas les individus issus de pontes tardives. Cette expérience semble également indiquer que lorsque les conditions de nourriture sont variables, une température élevée peut entraîner une mortalité plus importante des pontes tardives (conditions de 2003). Ces résultats sont comparables à l'Exp.4 sur la limitation physiologique des individus. Les larves n'ont pas la possibilité de puiser de l'énergie dans

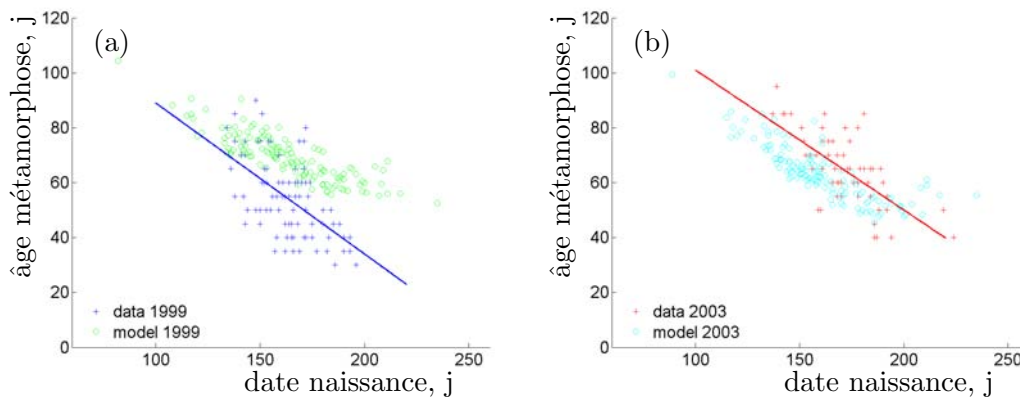


FIG. 6.16: Exp.6 : Âge à la métamorphose en fonction de la date de naissance (a) en 1999 et (b) en 2003. Les données Ifremer des campagnes JUV.1999 et 2003 sont représentées (voir Chap. 5).

le compartiment reproduction pour payer les coûts de maintenance : la mortalité est plus forte. Il est à noter que la mortalité que nous avons générée par des conditions variables d'environnement n'est pas comparable à la mortalité observée. Les conditions environnementales que nous utilisons présentent probablement une variabilité plus faible que dans la réalité. En outre, on ne retrouve pas un niveau de nourriture plus élevé en 1999 par rapport à 2003 dans la variable que l'on utilise dans nos simulations. On ne retrouve donc pas le schéma obtenu dans le Chap. 5. Ces éléments pourraient guider le choix de la variable nourriture pour les larves, dans le cas d'un couplage du modèle bioénergétique au modèle d'environnement.

6.5.2 Effet maternel (Exp. 7)

Dans cette expérience, on évalue l'effet potentiel de la quantité initiale de réserve dans l'œuf sur l'ogive de métamorphose. Une diminution de la taille des œufs pendant la saison de reproduction est souvent observée chez les Clupéiformes (sardines, anchois par ex.) (Blaxter *et al.*, 1982). On se pose la question dans cette expérience de l'effet de cette diminution de la taille des œufs sur la population à la métamorphose.

La diminution de la taille des œufs au cours de la saison de reproduction est souvent associée à une élévation de la température. L'hypothèse est la suivante : les femelles adaptent la taille des œufs aux conditions qu'ils vont rencontrer ; en conditions froides, la croissance sera faible, les larves seront favorisées si elles ont une taille initiale plus importante. Or cette taille à l'éclosion dépend généralement de la taille de l'œuf. Le mécanisme sous-jacent cette hypothèse est cependant peu évoqué. La théorie DEB considère une hypothèse différente pour expliquer ces observations, celle d'une diminution de la condition des femelles². L'une des hypothèses de cette théorie énonce que plus une femelle est en bonne condition, plus les larves issues de ses œufs seront en bonne condition au moment

²*i.e.* la densité de réserve (E/V) ; usuellement, on rapporte le poids total à la longueur du poisson pour estimer sa condition (Froese, 2006)

de la première prise de nourriture. L'hypothèse selon laquelle la condition des larves au moment de la première prise de nourriture est strictement *égale* à celle de la femelle au moment de la ponte est une hypothèse qui permet d'éviter l'introduction d'un nouveau paramètre et qui permet d'estimer la quantité de réserve initiale dans l'œuf. Cette hypothèse peut cependant facilement être relaxée, il ne s'agit pas d'une hypothèse fondamentale sur laquelle repose la théorie DEB.

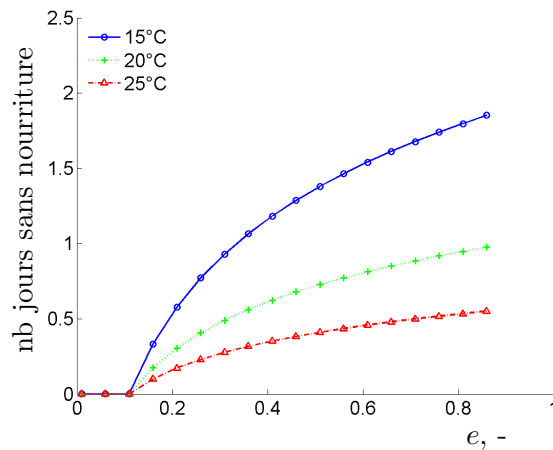


FIG. 6.17: Exp. 7 : Durée de survie d'une larve au jeûne en fonction de la température et de la densité de réserve standardisée ($e = [E]/[E_m]$), à l'ouverture de la bouche.

L'effet maternel dans le cadre de la théorie DEB se traduit donc par la densité de réserve standardisée e à la première prise de nourriture. En considérant différentes conditions de e à l'ouverture de la bouche, on peut alors évaluer quelle est la durée de jeûne pendant laquelle une larve (stade juvénile I, Pecquerie *et al.*, In prep. b) peut survivre. Différentes températures sont testées. Nous avons ensuite considéré les mêmes histoires de vie que celles des individus de l'Exp. 6 ; seule la densité de réserve (standardisée) à la naissance e_b varie entre les individus (Exp.7 ; Tab.6.11, Annexe 6.1). On considère une relation linéaire décroissante entre la date de naissance des individus et la valeur initiale de e_b ($e_b(t_b) = (0.3 - 0.8)/(230 - 90) \times (t_b - 230) + 0.3$). La croissance et le développement des œufs issus de ces pontes sont simulés. On évalue les mêmes critères que pour la simulation de référence : l'ogive de métamorphose, l'âge à la métamorphose en fonction de la date de naissance et le nombre de survivants.

Entre 20 et 25°C, la durée de jeûne maximum est de l'ordre de la journée pour une larve (Fig. 6.17). A 15°C, cette durée passe à une journée et demie lorsque la densité de réserve standardisée e est de 0.6. Une forte variabilité des conditions de nourriture entraînera donc bien une forte mortalité, et ce d'autant plus que la température sera élevée. Cependant, plus la densité de réserve standardisée e sera élevée, plus la survie de la larve au jeûne sera élevée. La Fig. 6.18 (c et d) montre cependant que la mortalité ne diffère pas de la mortalité de l'expérience de référence (Exp. 6). La relation entre âge à la métamorphose et date de naissance des individus est la même que dans l'Exp. 6 (Fig. 6.16).

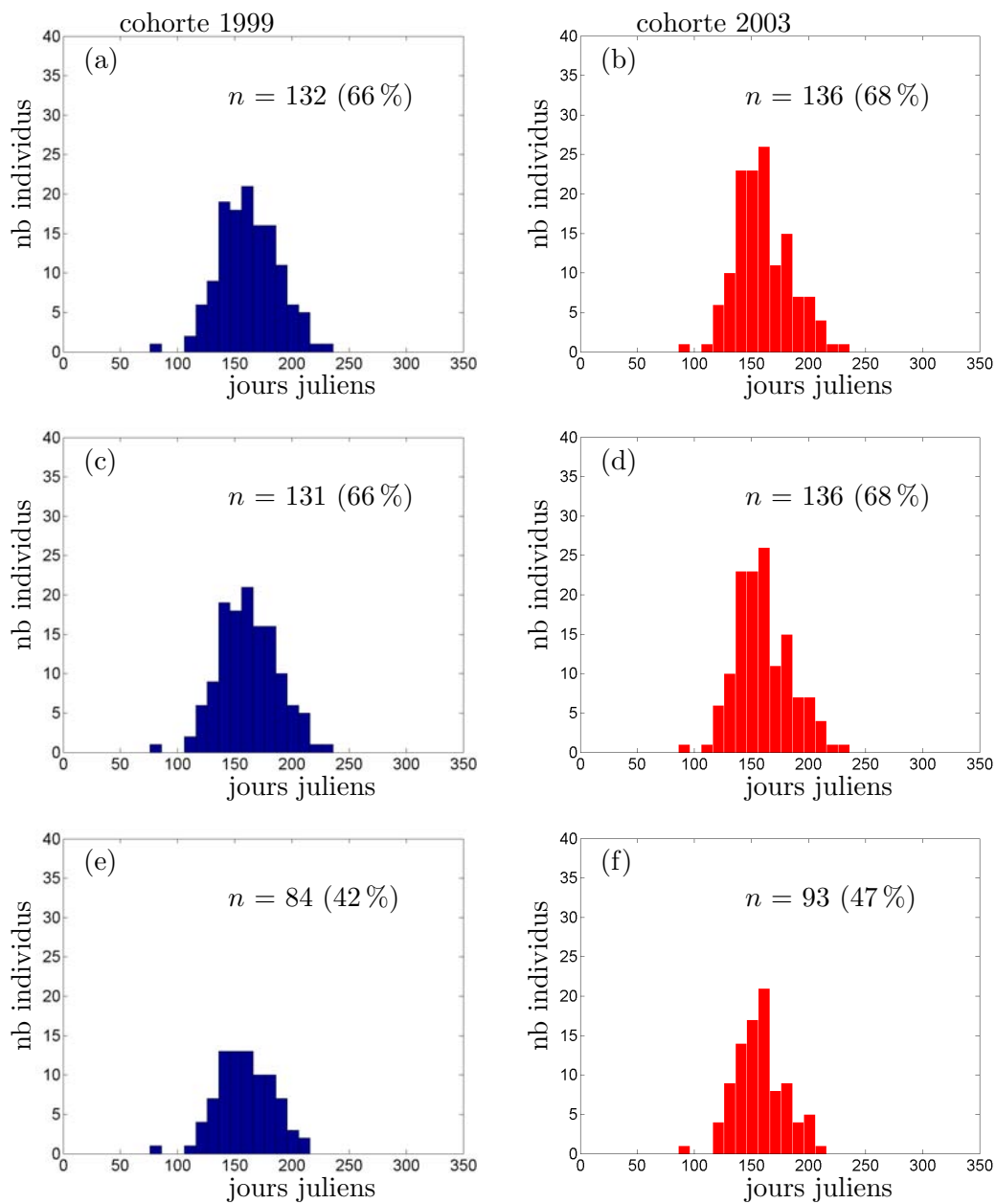


FIG. 6.18: Histogrammes des dates de naissance de la population initiale (a, c et e), et des dates de naissance des individus qui ont survécu jusqu'à la métamorphose (b, d et f) pour les cohortes 1999 et 2003 en fonction de différentes sources de variabilité : un étalement des pontes (panel du haut), un étalement des pontes et un effet maternel (panel du milieu) et un étalement des pontes et une variabilité génétique (panel du bas). Les jours sont comptés à partir du 1^{er} janvier de l'âge 0.

Lasker *et al.* (1970) ont montré que la durée maximum de jeûne des larves d'anchois de l'espèce *E. mordax* était de l'ordre d'une journée et demie après l'absorption du sac vitellin à 22°C. La durée que l'on obtient à cette température est un peu plus faible, quelque soit la valeur initiale de e mais l'ordre de grandeur est tout à fait satisfaisant. Nous considérons que la modélisation de la dynamique des réserves est bien reproduite par le modèle. Cette durée maximum étant de l'ordre de la journée, il faudrait adapter

l'échelle temporelle des conditions d'environnement, qui est également de l'ordre de la journée dans nos simulations. Cet aspect sera bien sûr à prendre en compte pour la modélisation bioénergétique de la croissance des larves. Un effet maternel pourra alors être testé. Si la condition des femelles varie au cours de la saison (et non nécessairement de manière linéaire en fonction du temps), les œufs seront de qualité différente et la survie des larves ne sera pas la même en fonction de la variabilité des conditions de nourriture et de température.

6.5.3 Variabilité génétique (Exp. 8)

Parmi les sources de variabilité inter-individuelle, la variabilité génétique est à considérer. La théorie DEB permet également de prendre en compte une certaine variabilité génétique entre les individus. Cette variabilité génétique se traduit dans la valeur de certains paramètres (voir Annexe B). La façon de générer cette variabilité peut être guidée par les principes des relations de standardisation, fonction de la taille des individus (body size scaling relationships). Les principes de ces relations sont donnés dans l'Annexe B. Ces relations s'appliquent généralement à l'échelle de l'espèce ; nous les avons traduites à l'échelle de l'individu.

Il s'agit d'appliquer un facteur de standardisation z aux paramètres extensifs du modèle DEB : la constante de saturation X_K , l'énergie cumulée investie dans le développement à la naissance U_{Hb} , à la métamorphose U_{Hj} et à la puberté U_{Hp} et le paramètre g (investment ratio). On donne à ce facteur z une distribution normale de moyenne 1 et d'écart-type 0.05. De cette façon, la longueur maximum des individus varie entre 23 et 29 cm. Les conditions de l'expérience sont les mêmes que dans l'Exp. 6 (Exp.8 ; Tab.6.11 ; Annexe 6.1). Une nouvelle fois, on évalue les critères utilisés pour la simulation de référence : l'ogive de métamorphose, l'âge et la longueur à la métamorphose en fonction de la date de naissance et le nombre de survivants.

La survie des individus dans cette expérience est plus faible que lorsqu'on ne considère pas de variabilité génétique. La distribution des valeurs du facteur z de la population initiale et de la population des individus qui ont survécu jusqu'à la métamorphose montre que les individus qui ont une longueur maximum plus élevée que la moyenne ne survivent pas (*i.e* un potentiel physiologique plus élevé ; Fig. 6.19). La variabilité de l'âge à la métamorphose en fonction de la date de naissance des individus est sensiblement la même que dans l'Exp.6 (Fig. 6.16), nous ne l'avons pas représentée.

Cette expérience suggère une façon de modéliser la variabilité génétique des individus d'une même espèce. Les individus qui ont un potentiel physiologique élevé - qui peuvent atteindre une longueur maximum plus importante que la moyenne - ne sont pas favorisés quand les conditions sont variables. Nous n'avons cependant pas d'information sur cette variabilité du potentiel physiologique des individus. Une telle expérience appliquée à des jeux de données où la variabilité génétique est caractérisée serait intéressante à mener.

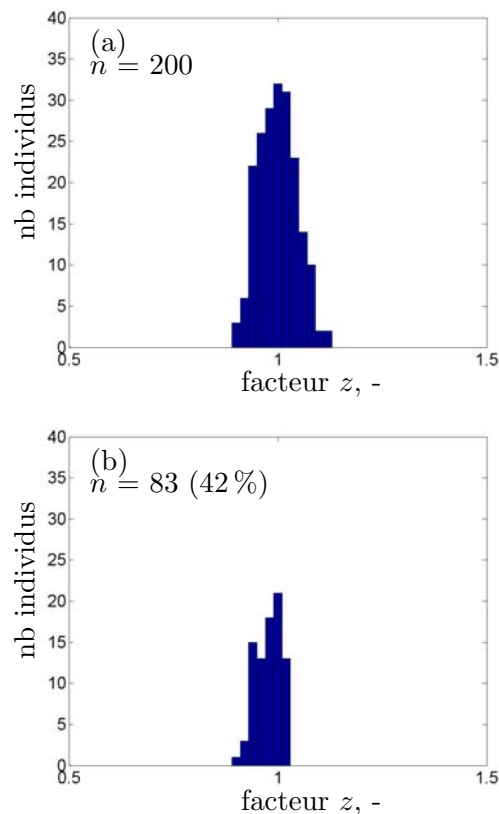


FIG. 6.19: Exp. 8 : Distribution du facteur de variabilité génétique z (-) (a) de la population initiale et (b) de la population des individus qui ont survécu jusqu'à la métamorphose, en 1999 dans la zone Gironde.

Conclusions

- L'ogive de métamorphose se trouve raccourcie par rapport à l'ogive de ponte. Les individus nés tardivement dans la saison, qui survivent, métamorphosent à un âge plus jeune.
- La prise en compte d'un effet maternel n'a pas d'effet sur la survie des larves dans nos simulations ; l'échelle temporelle à laquelle on travaille n'est pas adaptée à celle des larves.
- La survie au jeûne en conditions de température plus élevée est moins importante.
- Une certaine variabilité génétique entre les individus permet une survie différentielle au jeûne dans nos simulations. Les individus ayant une longueur maximum plus grande que la moyenne auront une survie plus faible en conditions de nourriture variable.

6.6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié les différentes phases de la reproduction de la population d'anchois du golfe de Gascogne, du début de la saison de reproduction jusqu'à la fin de

la période larvaire, période à laquelle le succès de la reproduction peut-être évalué. L'objectif de ce travail était d'identifier les facteurs qui influent sur les différentes phases, que sont le début de la ponte, la durée de la saison de reproduction ou la durée de la phase larvaire. Les individus d'une même population ne sont pas identiques : ils naissent à des moments différents, de parents différents, leurs allèles sont donc différents. La quantité de réserve dont ils disposent pour se développer et grandir est également différente. Ils expérimentent ensuite des conditions environnementales différentes, et ne sont pas géographiquement au même endroit, au même stade de maturité. Tous ces éléments constituent l'histoire de vie des individus.

L'originalité de ce travail réside dans la prise en compte de l'effet des histoires de vie des individus de la population d'adultes sur la population des jeunes stades de vie. Il ne s'agit pas de prendre en compte tous ces effets mais bien d'identifier l'effet potentiel de ces sources de variabilité inter-individuelle sur la capacité de la population à se renouveler ainsi que déterminer les méthodes pour étudier ces effets. Il s'agit d'une première étape vers la modélisation individu-centrée de la dynamique d'une population, structurée physiologiquement, vivant dans un environnement saisonnier et structuré spatialement.

Cette étude a permis en particulier d'identifier les différents éléments du modèle qui peuvent être améliorés, telle que la prise en compte de la vitellogénèse dans les processus qui déterminent la saison de reproduction des individus. Il nous faut obtenir de l'information sur cette étape. Nous avons également montré qu'à l'échelle spatiale et temporelle à laquelle nous avons travaillé, nous n'avons pas pu mettre en évidence de bénéfice pour les individus qui se déplacent vers le Nord. Il nous faut étudier la condition des individus ainsi que leur réseau trophique en automne. L'étude a cependant montré que le déplacement des individus pouvait être reproduit si l'on considère que les individus se déplacent quand ils sont limités physiologiquement. Ces éléments seront à prendre en compte dans la modélisation du comportement des individus.

La stratégie des individus n'est ici pas prise en compte. Il s'agit d'une approche déterministe de l'effet de l'environnement sur la physiologie des individus et leur potentiel reproducteur. La capacité des individus à s'adapter à leur environnement par le biais de trade-offs physiologiques - changement des règles d'allocation de l'énergie assimilée par exemple - et/ou de trade-offs écologiques - déplacement d'une zone aux conditions de nourriture favorables vers une zone favorable à la survie des larves pendant la reproduction ou vers une zone où la prédation est moins forte - sont des éléments à prendre en compte pour une meilleure compréhension de la stratégie des individus. Ces stratégies pourraient être étudiées sur la base des résultats de ce travail. Le modèle développé a démontré sa capacité à reproduire une certaine variabilité des traits d'histoires de vie des individus. Cette approche déterministe peut alors constituer la référence (le blanc) à partir de laquelle une étude comparative des différentes stratégies des individus (comportement, adaptation physiologique) peut être menée.

Bibliographie

- Blaxter, J. H. S., Russell, F. S., and Yonge, M. 1982. The Biology of clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*, **20** : 1–223.
- Cubillos, L.A., Arcos, D.F., Bucarey, D.A., and Canales, M.T. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W) : a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquatic Living Resources*, **14**(2) : 115–124.
- Froese, R. 2006. Cube-law, condition factor and weight–length relationships : history meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**(4) : 241–253.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, **2** : 17–29.
- Humston, R., Olson D. B., and Ault, J. S. 2004. Behavioral assumptions in models of fish movement and their influence on population dynamics. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133** : 1304–1328.
- Hunter, J.R., and Leong, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **79**(2) : 215–229.
- Lasker, R., Feder, H.M., Theilacker, G.H., and May, R.C. 1970. Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Marine Biology*, **5** : 345–353.
- Millàn, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41** : 73–86.
- Motos, L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2) : 195–207.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2) : 117–140.
- Pecquerie, L., Huret, M., Petitgas, P., and Menesguen, A. 2004. Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to characterise food conditions of anchovy in the Bay of Biscay. *ICES CM 2004/P :33*, 16 p.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Grellier, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. a. Environmental effect on von Bertalanffy parameters : the use of bioenergetics to model anchovy growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. b. Interpreting the otolith in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory : application to the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Ecological Modelling*.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S.A.L.M. In prep. c. Understanding the effect of seasonal forcing on the reproductive traits of a multiple-batch spawner in the context of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory : the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Marine Ecology Progress Series*.

-
- Railsback, S. F., Lamberson R. H. Harvey B. C., and Duffy, W. E. 1999. Movement rules for individual-based models of stream fish. *Ecological Modelling*, **123** : 73–89.
- Tolla, C. 2006. *Modelling Microbial Populations in Variable Environments*. Thesis, Institute of Molecular and Cellular Biology, Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Wright, P., Trippel, E., and J., Tomkiewicz. 2006. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning ; consequences for reproductive success. Abstract.

Annexe 6.1 : Description des expériences

TAB. 6.8: Exp.1 : Début de la saison de reproduction

| | |
|-----------------------------|--|
| Expérience | 1 |
| Nom | Transition juvénile - adulte |
| Individus | 1440 |
| Années | cohortes 2001 et 2002 |
| Zones | Adour et Gironde |
| Périodes | Printemps n - Automne $n + 1$ |
| Variables forçantes | Moyennes mobiles |
| <i>Conditions initiales</i> | |
| Stade | Larve |
| t_b | - |
| L | - |
| e | $f(t_b)$ |
| U_H | U_{Hb} |
| U_R | 0 |
| Paramètres | Chap. 5 + $U_{Hp} = 250 \text{ j}\cdot\text{cm}^2$ |

TAB. 6.9: Exps. 2 et 3 : Pic de ponte

| Expérience | 2 | 3 |
|-----------------------------|---|--|
| Nom | Variabilité inter-annuelle | Variabilité spatiale |
| Individus | 1440 | 960 |
| Années | 2000 - 2003 | 2000 et 2001 |
| Zones | Adour et Gironde | Adour, Gironde, Loire, et Bretagne Sud |
| Périodes | 15/08 âge 1 - 01/10 âge 2 | 15/08 âge 1 - 01/10 âge 2 |
| Variables forçantes | 3.1 : moyennes mobiles puis climatologie pendant la saison | moyennes mobiles |
| | 3.2 : climatologie puis moyennes mobiles pendant la saison | |
| <i>Conditions initiales</i> | | |
| Stade | Adulte | cf. Exp. 2 |
| t_b | - | |
| L | 8 - 19 cm (classes 1 cm) | |
| e | $f(t_1)$ | |
| U_H | U_{Hp} | |
| U_R | 0 | |
| Paramètres | cf. Exp. 1 | |

TAB. 6.10: Exps. 4 et 5 : Déplacement des individus vers le Nord

| Expérience | 4 | 5 |
|-----------------------------|------------------------------|----------------------------|
| Nom | Limitation physiologique Sud | Conditions favorables Nord |
| Individus | 1440 | 1440 |
| Années | 2000 et 2003 | 2000 et 2002 |
| Zones | Adour et Gironde | Sud et migration Nord |
| Périodes | 01/05 âge 1 - 01/10 âge 1 | cf. Exp. 4 |
| Variables forçantes | moyennes mobiles | |
| <i>Conditions initiales</i> | | |
| Stade | Adulte | |
| t_b | - | |
| L | 8 - 19 cm (classes 1 cm) | |
| e | $f(t_1)$ | |
| U_H | U_{Hp} | |
| U_R | $170 (\delta L)^3$ | |
| Paramètres | cf. Exp. 1 | |

TAB. 6.11: Exps. 6 à 8 : Variabilité de la phase larvaire

| Expérience | 6 | 7 | 8 |
|-----------------------------|--|---|--|
| Nom | Effet environnement | Effet maternel | Variabilité génétique |
| Individus | 400 | 400 | 400 |
| Années | 1999 et 2003 | cf. Exp. 6 | cf. Exp. 6 |
| Zones | Gironde | | |
| Périodes | Printemps - Automne âge 0 | | |
| Variables forçantes | Moyennes mobiles | | |
| <i>Conditions initiales</i> | | | |
| Stade | Larve | | |
| t_b | $\mu(t_b) = \text{jour 160}$ $\sigma(t_b) = 25$ (distribution normale) | | |
| L | - | - | |
| e | 0.8 | $(0.3 - 0.8) / (230 - 90)$ $* (t - 230) + 0.3$ | |
| U_H | U_{Hb} | cf. Exp. 6 | |
| U_R | 0 | | |
| Paramètres | cf. Exp. 2 | | $\mu(z) = 1, \sigma(z) = 0.05$ (distribution normale) |

Conclusion générale

L'objectif de la thèse était d'étudier les mécanismes physiologiques qui déterminent les fenêtres de ponte d'un individu de la population d'anchois du golfe de Gascogne et la survie des larves issues de ces pontes en fonction de conditions environnementales données. Nous avons pour cela développé un modèle bioénergétique du cycle de vie de l'anchois basé sur la théorie DEB. Ce modèle a été calibré en fonction de variables environnementales moyennées sur la période 1999-2003, obtenues à partir d'un modèle d'environnement du plateau du golfe de Gascogne. Différents scénarios environnementaux et différentes sources de variabilité inter-individuelle ont été considérés pour reproduire la variabilité observée dans les données et ainsi, mieux comprendre les mécanismes sous-jacents de cette variabilité. De ces expériences de simulation, nous obtenons des résultats concernant l'effet potentiel des conditions saisonnières du golfe de Gascogne sur la croissance, la reproduction et la survie des larves d'anchois.

Principaux résultats

Révision de la croissance

Ce travail de thèse a en premier lieu permis une révision de la croissance de l'anchois du golfe de Gascogne grâce à l'utilisation des données récemment acquises sur la croissance des juvéniles d'anchois. Les paramètres de l'équation de croissance de von Bertalanffy que nous obtenons permettent d'étendre la description de la croissance de l'anchois du golfe de Gascogne à l'ensemble du stade juvénile.

L'étude de la croissance est réalisée pour établir le potentiel physiologique de croissance d'un individu moyen de la population. L'environnement moyen vécu par les juvéniles d'anchois qui sont pêchés en automne est différent de l'environnement moyen vécu par les adultes. Les individus d'âges 1, 2 et 3 que nous étudions ont en effet vécu un à plusieurs hivers. Pour décrire le potentiel de croissance d'un individu moyen de cette

population, il faut pouvoir corriger l'effet environnemental. Pour cela, nous nous sommes basés sur l'interprétation physiologique des paramètres de l'équation de croissance de von Bertalanffy que donne la théorie DEB. Cette interprétation physiologique permet de considérer un effet environnemental sur ces paramètres. Il faut en particulier comparer les individus soumis à une même température. Pour cette raison, nous suggérons d'associer une température de référence aux paramètres de von Bertalanffy. Nous expliquons alors la forte croissance des juvéniles par les conditions favorables de température et de nourriture rencontrées durant la période estivale et automnale.

Un mécanisme sous-jacent à la croissance caractéristique des larves est également proposé. L'hypothèse considérée permet d'établir une continuité entre la phase exponentielle de la croissance larvaire et la courbe de von Bertalanffy. Nous avons pour cela étendu le modèle DEB standard en introduisant un nouveau stade de vie, le stade larvaire. Nous supposons qu'un individu change de forme pendant le stade larvaire. Il s'agit d'un mécanisme original où intervient la relation entre la longueur de l'individu et sa surface qui limite l'acquisition de nourriture au cours de la croissance. Ce mécanisme permet de reproduire une phase exponentielle de croissance pendant le stade larvaire et d'étudier l'effet d'une variabilité des fenêtres de pontes sur la survie des larves.

Effet environnemental sur les fenêtres de ponte

Dans ce travail, les processus métaboliques qui expliquent la différence de saison de ponte en fonction de la taille des individus sont identifiés. Le potentiel reproducteur d'un individu, que nous définissons comme le nombre de lots qu'il pond au cours de la saison de reproduction, est en effet plus grand pour un individu de grande taille. Si les conditions environnementales sont les mêmes, la capacité d'assimilation d'énergie d'un individu dépend de sa surface; un individu grand peut stocker plus d'énergie dans un même laps de temps qu'un individu de petite taille.

La saison de ponte réalisée dépend de la croissance de l'individu mais également des conditions limitantes qu'il rencontre en particulier pendant l'hiver. Deux individus de même taille n'auront pas nécessairement la même saison de ponte. Ce résultat montre tout l'intérêt de la prise en compte des processus bioénergétiques pour comprendre la variabilité de la saison de ponte. Les fenêtres de ponte de la population dépendent de la structure en taille de la population mais également de l'histoire de vie des individus principalement avant la saison de reproduction.

Effet de la variabilité des fenêtres de ponte sur la survie larvaire

Nous établissons enfin le lien entre les adultes, dont nous avons étudié les fenêtres de ponte, et la survie des individus issus de ces pontes. Nous proposons un lien entre l'évolution de la température au cours de la saison de reproduction et les conditions de nourriture nécessaires pour la survie. Dans notre travail, les individus qui survivent jusqu'au stade

juvénile sont les individus qui ont eu suffisamment de nourriture pour satisfaire les processus métaboliques ; la mortalité par prédation n'est pas prise en compte.

Du fait de la température plus élevée en fin de saison de reproduction, les individus issus de pontes tardives ont un besoin minimum en nourriture qui est plus élevé en moyenne que les individus issus de pontes antérieures. Plus la température est élevée, plus les coûts de maintenance sont élevés et moins la durée de survie au jeûne est longue. Les individus qui survivent ont cependant une croissance plus rapide du fait de la température plus élevée pendant cette période. La période de dérive larvaire est alors plus courte. Il en résulte un resserrement des dates de métamorphose, par rapport à l'étalement des dates de ponte, qui peut être favorable avant la période hivernale. Plus les individus seront grands avant l'hiver, plus leur capacité à survivre aux conditions de jeûne sera grande.

Ce résultat est obtenu à partir des données sur l'âge et la taille de l'otolithe à la métamorphose en fonction de la date d'ouverture de la bouche et des scénarios environnementaux qui permettent de reproduire ces relations. Cette interprétation des trajectoires de croissance dans l'otolithe pour déterminer les traits d'histoire de vie des individus à la métamorphose est nouvelle pour l'anchois du golfe de Gascogne. Le lien entre le maximum du taux de croissance de l'otolithe et la métamorphose est évoqué pour d'autres espèces de petits pélagiques (Ohshimo *et al.*, 1997; Takahashi and Watanabe, 2004). Ce lien reste cependant à valider ; il permettrait une valorisation importante des données de croissance de l'otolithe, qui sont des données difficiles à obtenir.

Difficultés rencontrées et solutions proposées

Estimation des paramètres

L'estimation des paramètres du modèle a été l'une des principales difficultés rencontrées. Peu d'informations sont disponibles sur la physiologie de l'anchois en conditions contrôlées. Il faut extraire l'information d'observations faites dans le milieu naturel. Ces observations (ou phénotypes) résultent de la combinaison des propriétés générales de l'espèce et des caractéristiques individuelles d'une part (génotypes) et des conditions environnementales vécues par les individus d'autre part.

Pour étudier l'effet de l'environnement sur les individus, nous avons choisi la démarche suivante : *i*) calibrer le modèle en conditions moyennes d'environnement de manière à reproduire le schéma moyen de la croissance et de la reproduction d'un individu dans cet environnement donné et *ii*) analyser la variabilité des fenêtres de ponte lorsque la variabilité inter-annuelle et l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales sont prises en compte. Cependant, plusieurs jeux de paramètres pouvant redonner un schéma moyen de croissance et de reproduction ont été identifiés lors de la calibration des paramètres.

Nous avons décidé de réduire le nombre de degrés de liberté pour l'estimation des paramètres en travaillant sur des variables standardisées (Kooijman *et al.*, Subm.). Ces

variables standardisées ne permettent pas la prédiction du contenu énergétique du poisson par exemple mais redonnent la longueur et du nombre d'œufs pondus par lot, qui sont les informations dont nous disposons.

Considérer l'ensemble du cycle de vie nous a en outre permis d'intégrer l'ensemble des informations disponibles sur la croissance. Des contraintes supplémentaires ont pu être introduites pour l'estimation des paramètres, comme la taille et l'âge moyens à l'ouverture de la bouche et à la métamorphose. Nous avons également utilisé un algorithme génétique pour explorer les différents jeux de paramètres possibles (voir Annexe B). L'emploi de cette méthode d'estimation s'est révélé problématique car toutes les combinaisons de paramètres ne peuvent être utilisées dans les équations du modèle DEB. Nous avons opté pour le jeu de paramètres qui nous redonnait la croissance d'un individu la plus proche de nos observations et des informations disponibles.

Un élément important de validation du modèle nous est donné par la dynamique des réserves en cas de jeûne. En effet, cette dynamique donne des résultats satisfaisants non seulement pour l'adulte mais également pour la larve. La sensibilité du modèle aux variables forçantes a également été évaluée satisfaisante lors des expériences menées avec le modèle dans le dernier chapitre. La sensibilité des sorties du modèle à de faibles variations des paramètres reste à mener, en particulier pour les variations de la taille de l'otolithes à la métamorphose en fonction des paramètres liés au développement. Il nous semble cependant important d'établir en priorité l'évolution du contenu énergétique des individus au cours de l'année pour évaluer le cycle annuel des conditions environnementales que nous avons considéré et le lien environnement - poisson que nous avons fixé (*i.e.* la constante de saturation).

Allocation fixe vers la croissance et la maintenance

La théorie DEB considère que la part de l'énergie allouée à la croissance et à la maintenance est fixe quelque soit le stade de l'individu. Dans ce cadre, la croissance d'un individu n'est pas limitée par une réallocation de l'énergie vers la reproduction à la maturité. Cette hypothèse n'est pas en accord avec les études qui traitent de la croissance des poissons (*e.g.* Day and Taylor, 1997). La théorie DEB étant construite sur un ensemble d'hypothèses, nous avons considéré qu'il était nécessaire de les respecter pour son application. Nous avons donc cherché à évaluer dans quelle mesure les observations dont nous disposions pouvaient être expliquées par la théorie. Il s'agissait de changer d'angle de vue.

Au printemps, le bord des otolithes des individus d'âge 2+ est translucide, quelle que soit leur taille. Seule cette observation n'a pu être reproduite avec le modèle. Dans nos simulations, les individus d'âge 2 qui sont de petite taille reprennent leur croissance au printemps; quant aux individus de grande taille, ils n'ont pas assez d'énergie pour payer leurs coûts de maintenance à cette saison. Nous nous sommes posés la question des propriétés physiologiques des individus d'âge 2 qui ont une taille identique à celle d'individus un an plus jeunes. L'hypothèse que ces individus aient un potentiel physiologique moins élevé que les individus d'âge 1 de taille identique nous semble réaliste. Le modèle de

formation de l'otolithe nous permet en outre d'évaluer la date à laquelle il est possible d'identifier la fin de la bande translucide hivernale. La simulation d'individus aux potentiels physiologiques différents pourrait être réalisée selon la démarche employée dans le dernier chapitre pour simuler la variabilité génétique des larves.

La théorie DEB établit de manière déterministe le lien entre l'environnement et l'individu. Le nombre de règles d'allocation de l'énergie est limité ; ces règles sont fonction des propriétés internes de l'individu plutôt que des conditions extérieures. Cette propriété de la théorie est intéressante dans la mesure où le nombre de paramètres à considérer pour décrire les différentes fonctions d'un individu est moins élevée qu'un modèle de production nette (Kooijman, 2000). La théorie DEB envisage également des changements d'allocation d'énergie en cas de jeûne prolongé (Kooijman, 2000, p. 227). En fonction de la photopériode par exemple, la stratégie des individus pour palier le manque de ressources peut être différente. De nouvelles règles d'allocation de l'énergie pour le modèle anchois, en fonction des conditions limitantes rencontrées par les individus, peuvent donc être envisagées dans le cadre de la théorie DEB. Étant donné les informations dont nous disposons, nous avons souhaité conserver la simplicité du modèle.

Apport de la théorie DEB pour la compréhension des cycles de vie chez les poissons

Nous mentionnons ici quatre des propriétés de la théorie DEB que nous avons étudiées et qui nous paraissent être des avancées significatives pour la compréhension des cycles de vie des poissons : *i*) la recherche des processus communs aux différentes phases d'un même individu, *ii*) la conceptualisation du développement comme une énergie investie pour se complexifier, *iii*) la formalisation des flux de matières associés aux flux d'énergie pour la compréhension du lien métabolisme - otolithe, et *iv*) l'interprétation des données dans le cadre de la théorie.

Un même modèle de l'embryon à l'adulte

L'ensemble du cycle de vie d'un individu est pris en compte dans le cadre de la théorie DEB. Nous avons considéré cette propriété de la théorie pour étudier l'effet de la variabilité des histoires de vie des adultes sur la survie larvaire. Le modèle permet d'étudier l'effet des dates de pontes mais également l'effet maternel sur la survie des larves. La densité de réserve d'une femelle détermine en effet la quantité de réserve qu'elle peut allouer à un œuf.

Dans ce contexte, il est également possible d'étudier l'effet de la phase larvaire sur la phase adulte. Dans le cas de l'anchois du golfe de Gascogne, la phase adulte n'est en effet pas très éloignée dans le temps de la phase larvaire. Les caractéristiques de la phase larvaire (date de ponte, croissance) influent donc sur la taille de l'individu et ainsi sur son potentiel

reproducteur à l'âge 1. Disposer d'une même structure de modèle pour l'ensemble du cycle de vie nous paraît donc une avancée significative pour la compréhension de l'effet d'une phase du cycle de vie sur les phases suivantes.

Une approche originale du développement d'un individu

Considérer l'allocation d'énergie au développement de manière explicite (par une variable d'état du modèle) nous a permis d'envisager l'effet des conditions environnementales sur les traits d'histoires de vie des individus à la métamorphose et à la puberté. La transition entre deux stades est découplée de la taille de l'individu. En fonction de l'histoire de nourriture des individus, la taille à la métamorphose par exemple, varie. Cette propriété du modèle nous semble réellement intéressante pour comprendre l'effet de l'environnement sur la variabilité inter-individuelle. Ce formalisme nécessite cependant l'introduction de nouveaux paramètres. Les paramètres sont calibrés de manière à retrouver la taille moyenne des individus aux transitions entre deux stades.

En considérant l'énergie investie dans le développement, on retrouve une observation faite généralement chez les poissons : les larves issues des œufs de grande taille sont également des larves de grande taille à la naissance. La capacité d'ingestion étant fonction de la surface de l'individu, les larves issues de ces œufs sont favorisées lorsque les conditions de nourriture sont favorables. L'effet maternel est alors double : un individu qui bénéficie d'une quantité importante de réserve peut survivre plus longtemps au jeûne et en conditions favorables peut acquérir plus d'énergie. Ces processus sont mentionnés car il s'agit bien d'étudier quelles sont les conditions qui déterminent la survie des larves et ainsi le recrutement.

Une traduction de l'otolithe en histoire de vie

L'otolithe est l'une des seules sources d'informations disponibles sur l'histoire de vie des poissons dans leur milieu naturel. La formation de cette pièce calcifiée dépend fortement de l'histoire de croissance des individus. Le découplage entre longueur du poisson et longueur de l'otolithe en fonction du taux de croissance de l'individu est cependant une observation largement rapportée dans la littérature. Plusieurs méthodes prennent en compte ce découplage pour reconstruire la croissance. Peu d'outils sont disponibles pour étudier les mécanismes à l'origine de ce découplage.

Dans le cadre de la théorie DEB, la simplicité du lien entre formation de l'otolithe et métabolisme de l'individu, une fois le modèle individu développé, nous a paru une propriété intéressante à étudier.

Les propriétés du modèle sont convaincantes : le découplage entre rayon de l'otolithe et longueur de l'individu en fonction du taux de croissance de l'individu est bien reproduit. Une étude théorique montre également la capacité du modèle à reconstruire non seulement l'histoire de croissance mais également la nourriture assimilée à partir des variations

d'opacité dans l'otolithe. La structure du modèle DEB et en particulier la conceptualisation d'une variable réserve permettent cette reconstruction.

Une nouvelle interprétation des données

L'interprétation du poids individuel et de la respiration par la théorie DEB nous semble fondamentale pour l'interprétation des données. La théorie DEB ne considère pas le poids comme une variable explicative. Dans ce cadre, les données ramenées par unité de poids sont donc peu informatives. L'ingestion, la fécondité relative, l'indice gonado-somatique, l'indice hépato-somatique sont autant de types de données généralement exprimés par unité de poids (ou de poids sans gonades). La théorie DEB propose ici d'associer la longueur de l'individu aux observations pour la calibration/validation des modèles. Le volume structurel de l'individu peut alors être approximé et les processus qui y sont associés peuvent être évalués.

La respiration, qui est souvent utilisée pour évaluer les dépenses énergétiques liées aux processus de maintenance, n'est pas non plus une variable explicative dans le cadre de la théorie DEB. Les processus de maintenance mais aussi les processus de croissance y contribuent. On peut cependant évaluer les différentes contributions des processus à la respiration et ainsi valider ou invalider le modèle.

Perspectives de l'étude

Acquisition de nouvelles données

La démarche de modélisation étant indissociable de la démarche expérimentale et de l'observation en milieu naturel pour la compréhension des phénomènes, nous proposons dans cette partie d'acquérir certaines données pour la validation du modèle mais également pour répondre aux questions soulevées par les résultats de ce travail.

Nous avons vu l'importance des conditions vécues à l'échelle de la saison. Des périodes clés du cycle de vie ont été identifiées. Elles devront être étudiées pour la validation du modèle. Il s'agira dans un premier temps de valider l'évolution du contenu énergétique au cours de l'année, et en particulier à trois périodes : *i)* à la fin de la saison de ponte, pour établir la condition des individus lorsqu'ils ont épuisé leurs réserves disponibles à la reproduction, *ii)* au cours de l'automne, pour établir la capacité d'un individu à reconstituer ses réserves, et *iii)* à la fin de l'hiver, avant l'initiation des premiers blooms phytoplanktoniques, pour évaluer la quantité d'énergie disponible au sortir de l'hiver.

Nous avons identifié la période automnale comme une période clé pour l'acquisition des réserves disponibles à la reproduction l'année suivante. Si l'étude de l'évolution du contenu énergétique au cours de l'année valide cette hypothèse, il faudra dans un second temps étudier cette période plus en détail et établir de quelles ressources dépend la ponte l'année

suivante. Une étude du régime alimentaire de l'anchois par le biais des ratios isotopiques dans les tissus pourrait être initiée (Sholtodouglas *et al.*, 1991; Bode *et al.*, 2003). Cette étape fournirait des indications quant aux facteurs qui déterminent les déplacements des individus vers le nord du golfe de Gascogne à la fin de l'été.

L'étude du contenu énergétique devra en outre établir le lien entre la teneur en eau et le contenu énergétique d'un individu. Tirelli *et al.* (2006) ont montré une relation linéaire entre la teneur en eau et le contenu énergétique chez la même espèce d'anchois en Mer Adriatique. Cette étude suggère que les réserves sont remplacées par de l'eau. Il faudra alors considérer le modèle en poids sec. Une relation linéaire entre teneur en eau et contenu énergétique faciliterait en outre les mesures. L'étude du contenu énergétique à l'aide d'une bombe calorimétrique est en effet consommatrice en temps par rapport à la mesure du poids sec d'un individu.

La théorie DEB suggère qu'une connaissance de l'évolution saisonnière du contenu énergétique des œufs permettrait d'évaluer les conditions de nourriture des femelles, et ainsi de mieux comprendre la fin de la saison de reproduction de cette population. La taille des œufs d'anchois a été mesurée lors des campagnes récentes de printemps de l'Ifremer (Goarant *et al.*, 2007). Poursuivre cette étude pendant la période estivale permettrait de faire le lien entre fécondité par lot, longueur des individus et qualité des œufs au cours de la saison. Pour cela, une étude préalable de la relation entre la taille des œufs et le contenu énergétique des œufs est requise.

Pour valider les processus que nous avons considéré pour la modélisation de la croissance larvaire, une étude expérimentale est nécessaire. L'expérimentation pourrait permettre, conjointement à une approche de simulation, de tester d'autres hypothèses et en particulier celle d'une augmentation de la capacité des larves à capturer leurs proies (apprentissage, capacité de nage, vision) à l'origine de cette phase exponentielle de la croissance.

Reconstruction des histoires de vie individuelles

Le modèle de formation de l'otolithe peut être appliqué à d'autres espèces. Les relations de standardisation par la taille peuvent être utilisées pour une première estimation des paramètres du modèle bioénergétique individuel. Une application du modèle otolithe à d'autres espèces pour lesquelles des données de croissance et d'opacité sont disponibles serait intéressante. Le modèle pourrait permettre d'améliorer la compréhension du lien entre macrostructures (zones opaques saisonnières) et microstructures de l'otolithe (dépôts de stries journalières) qui n'est pas établi pour l'instant (S. Campana, com. pers) par l'étude de simulations.

L'étude théorique de reconstruction de l'histoire de vie des individus à partir de mesures d'opacité le long du rayon de l'otolithe est une piste de recherche qui nous semble réellement intéressante à poursuivre. Il s'agit de reconstruire non seulement la croissance des individus dans leur milieu naturel mais également la quantité d'énergie assimilée. Ce modèle peut être testé de manière expérimentale dans le cadre d'études réalisées sur la

caractérisation de l'ingestion à l'échelle de l'individu (Jobling *et al.*, 1989; Kause *et al.*, 2006). Le développement du modèle pour l'étude de la dynamique des isotopes dans l'organisme permettrait également d'intégrer les informations disponibles sur la composition chimique des otolithes, pour une meilleure compréhension du lien entre métabolisme et formation de l'otolithe.

Pour certaines espèces, ce sont les écailles qui sont interprétées pour établir la croissance des individus (*e.g.* Klumb *et al.*, 1999). Les interprétations de ces écailles étant comparables à celles de l'otolithe (variations d'opacité et croissance), le modèle peut également être appliqué à la formation de ces structures. Il peut également être appliqué à la formation de la coquille des bivalves.

Spatialisation du cycle de vie de l'anchois du golfe de Gascogne

Ce travail peut permettre la poursuite des travaux de Allain *et al.* (2003) sur la variabilité des dérives larvaires de l'anchois du golfe de Gascogne. Il s'agira d'étudier les mécanismes sous-jacents aux relations établies par Allain *et al.* (2003) entre conditions physiques du milieu et croissance et survie larvaire, en intégrant les processus physiologiques de manière mécaniste. Ce travail nécessite la formulation d'une variable nourriture pour les larves. Il peut être envisagé dans un premier temps de travailler sur les trajectoires de croissance de l'otolithe et de reconstruire la nourriture assimilée. La comparaison dans un second temps entre nourriture assimilée et production du milieu pourrait permettre d'identifier une variable nourriture à partir des variables du modèle d'environnement. Il faudrait disposer pour cela d'un modèle de production primaire et secondaire couplé au modèle hydrodynamique de l'ensemble du golfe de Gascogne. Un modèle de production primaire couplé au modèle hydrodynamique de grande emprise est actuellement en cours de développement au département DYNECO de l'Ifremer de Brest.

La spatialisation de l'ensemble du cycle de vie constitue un enjeu majeur pour la compréhension de la variabilité du recrutement de l'anchois du golfe de Gascogne. Notre travail montre l'influence potentielle de l'histoire de vie des individus sur le schéma temporel de ponte de la population. L'hétérogénéité spatiale des conditions de l'environnement doit à présent être prise en compte pour comprendre la variabilité de ces histoires de vie et aborder la dimension spatiale du schéma de ponte de la population. Le modèle hydrodynamique de grande emprise spatiale est plus adapté pour la spatialisation du cycle de vie de l'anchois du golfe de Gascogne. Les juvéniles réalisent en effet une partie de leur croissance à l'extérieur du plateau (Allain *et al.*, 2003; Irigoien *et al.*, 2007) et les individus les plus grands sont situés à proximité des accores du plateau pendant la reproduction. La spatialisation du cycle de vie de l'anchois du golfe de Gascogne dépendra également de l'amélioration de la représentation des compartiments zooplanctoniques, ce qui est un défi majeur de l'approche biogéochimique des écosystèmes marins (Arhonditsis and Brett, 2004).

La considération des processus bioénergétiques pour la modélisation du mouvement est une approche qui nous semble intéressante à développer. L'approche développée dans ce travail est une approche déterministe du lien environnement – individu, au travers de ces processus bioénergétiques. Une meilleure compréhension de la répartition des individus requiert également la prise en compte du comportement et des stratégies individuelles en fonction des variations des conditions environnementales. Ce travail peut constituer la base sur laquelle de telles études peuvent s'appuyer.

Bibliographie

- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P., and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12**(4/5) : 407–418.
- Arhonditsis, G.B., and Brett, M.T. 2004. Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modelling. *Marine Ecology Progress Series*, **271** : 13–26.
- Bode, A., Carrera, P., and Lens, S. 2003. The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring : natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *ICES Journal of Marine Science*, **60**(1) : 11–22.
- Day, T., and Taylor, P.D. 1997. Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, **149**(2) : 381–393.
- Goarant, A., Petitgas, P., and Bourriau, P. 2007. Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) egg density measurements in the Bay of Biscay : evidence for the spatial variation in egg density with sea surface salinity. *Marine Biology*, **151** : 1907–1915.
- Irigoin, X., Fiksen, O., Cotano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., and Motos, L. 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74** : 132–148.
- Jobling, M., Baardvik, B.M., and Jorgensen, E.H. 1989. Investigation of food-growth relationships of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., using radiography. *Aquaculture*, **81** : 367372.
- Kause, A., Tobin, D., Dobby, A., Houlihan, D., Martin, S., Mäntysaari, E.A., O., Ritola, and Ruohonen, K. 2006. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genetics Selection Evolution*, **38** : 389–409.
- Klumb, R.A., Bozek, M.A., and Frie, R.V. 1999. Proportionality of body to scale growth : Validation of two back-calculation models with individually tagged and recaptured smallmouth bass and walleyes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**(5) : 815–831.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., Pecquerie, L., van der Meer, J., and Jager, T. Subm. The estimation of Dynamic Energy Budget parameters, a practical guide. *Functional Ecology*.
- Ohshimo, S., Nagatani, H., and Ichimura, T. 1997. Growth of 0-age Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in the waters of the western coast of Kyusyu. *Fisheries Sciences*, **63** : 659663.

- Sholtodouglas, A.D., Field, J.G., James, A.G., and Vandermerwe, N.J. 1991. C-13/C-12 And N-15/N-14 isotope ratios in the Southern Benguela ecosystem - indicators of food web relationships among different size-classes of plankton and pelagic fish - differences between fish muscle and bone-collagen tissues. *Marine Ecology Progress Series*, **78**(1) : 23–31.
- Takahashi, M., and Watanabe, Y. 2004. Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the KuroshioOyashio transitional waters. *Marine Ecology Progress Series*, **266** : 227–238.
- Tirelli, V., Borme, D., Tulli, F., Cigar, M., Fonda Umani, S., and Brandt, S.B. 2006. Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology*, **68** : 982–989.

Appendices

Appendix A: Symbols

Table 6.12: Frequently used symbols; Quantities are expressed per unit of volume with square brackets [] and per unit of surface area with braces { }, to stress that these symbols refer to relative quantities rather than absolute ones. - means no dimension and # a number

| Notation | Unit | Interpretation |
|-----------------------------------|---|---------------------------------------|
| Environment | | |
| T_A | K | Arrhenius temperature |
| T_1 | K | Reference temperature |
| T_R | K | Temperature threshold for spawning |
| T_e | K | Experimental temperature in Ré (1996) |
| T | K | Temperature |
| c_T | - | Temperature correction factor |
| X_K | $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\text{d}^{-1}$ | Half-saturation constant |
| X | $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\text{d}^{-1}$ | Food density |
| f | - | Scaled functional response |
| Length, shape and volume | | |
| SL | | Standard (physical) length |
| TL | | Total (physical) length |
| δ | - | Shape coefficient |
| δ_b | - | Shape coefficient at birth |
| L_δ | cm | Shape length |
| \mathcal{L}_b | cm | Physical length at birth |
| \mathcal{L}_j | cm | Physical length at metamorphosis |
| \mathcal{L}_p | cm | Physical length at puberty |
| \mathcal{L}_m | cm | Maximum physical length |
| L_b | cm | Volumetric length at birth |
| L_j | cm | Volumetric length at metamorphosis |
| L_p | cm | Volumetric length at puberty |
| L_m | cm | Maximum volumetric length |
| V_0 | cm^3 | Initial volume |
| V_b | cm^3 | Volume at birth |
| V_j | cm^3 | Volume at metamorphosis |
| V_p | cm^3 | Volume at puberty |
| V_m | cm^3 | Maximum volume |
| von Bertalanffy parameters | | |
| \mathcal{L}_∞ | cm | Asymptotic (physical) length |

Table 6.12: (continued)

| Notation | Unit | Interpretation |
|---|--------------------------------|--|
| k | d^{-1} | von Bertalanffy growth coefficient |
| a_0 | d | theoretical age at $L = 0$ |
| Time and age | | |
| t_b | d | time at birth |
| t_c | d | current time |
| D | d | Egg development time |
| a_j | d | age at metamorphosis |
| a | d | age |
| Initial conditions and stage transitions | | |
| E_0 | J | Initial reserve |
| E_b | J | Reserve at birth |
| E_{Hb} | J | Maturity at birth |
| E_{Hj} | J | Maturity at metamorphosis |
| e_b | - | Scaled reserve density at birth |
| e_φ | - | Scaled reserve density of the mother at spawning |
| U_{E0} | $cm^2 \cdot d$ | Initial scaled reserve |
| U_{Hb} | $cm^2 \cdot d$ | Scaled maturity at birth |
| U_{Hj} | $cm^2 \cdot d$ | Scaled maturity at metamorphosis |
| Primary and compound parameters | | |
| $\{p_{Am}\}$ | $J \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$ | Maximum surface-area-specific assimilation rate |
| v | $cm \cdot d^{-1}$ | Energy conductance |
| $[p_M]$ | $J \cdot cm^{-3} \cdot d^{-1}$ | Specific maintenance rate |
| $[E_G]$ | $J \cdot cm^{-3}$ | Specific cost of structure |
| κ | - | Fraction of utilised reserve to growth + maintenance |
| k_M | d^{-1} | Somatic maintenance rate coefficient |
| k_J | d^{-1} | Maturity maintenance rate coefficient |
| g | - | Investment ratio |
| $[E_m]$ | $J \cdot cm^{-3}$ | Maximum volume-specific storage density |
| κ_R | - | Fraction of reproduction energy fixed in eggs |
| $[E_B]$ | $J \cdot cm^{-3}$ | Reserve density per batch at spawning |
| E_{egg} | J | Energy contained in one egg |
| $[N_R]$ | $\# \cdot cm^{-3}$ | Volume-specific number of eggs per batch |
| e_S | - | Scaled energy density per batch of eggs |
| ρ_E, ρ_V | $J \cdot g^{-1}$ | Chemical potential of reserve, structure |
| d_V | $g \cdot cm^{-3}$ | Specific density of structure |
| \mathcal{M} | - | Shape correction function for V1-morphs |

Table 6.12: (continued)

| Notation | Unit | Interpretation |
|--------------------|----------------------------------|---|
| Otolith | | |
| δ_O | - | Otolith shape coefficient (converts volumetric length to physical radius) |
| δ_{Ob} | $\text{cm}\cdot\mu\text{m}^{-1}$ | Otolith shape coefficient during the larval stage |
| \mathcal{L}_O | μm | Otolith radius |
| \mathcal{L}_{Ob} | μm | Otolith radius at birth |
| \mathcal{L}_{Oj} | μm | Otolith radius at metamorphosis |
| L_O | cm | Otolith volumetric length |
| L_{Ob} | cm | Otolith volumetric length at birth |
| L_{Oj} | cm | Otolith volumetric length at metamorphosis |
| V_O | cm^3 | Otolith volume |
| O | - | Opacity |
| δ_S | - | Otosac coefficient |
| V_S | cm^3 | Otosac volume |
| V_F | cm^3 | Fluid volume (endolymph = otolith (dissolved) material) |
| M_F | mol | Mass of the otolith material in the fluid |
| $[M_O]$ | $\text{mol}\cdot\text{cm}^{-3}$ | Volume-specific otolith mass |
| μ_{FA} | $\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$ | coupling coefficient for otolith material production associated with assimilation |
| μ_{FD} | $\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$ | coupling coefficient for otolith material production associated with dissipation |
| μ_{FG} | $\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$ | coupling coefficient for otolith material production associated with growth |
| θ | $\text{cm}^3\cdot\text{d}^{-1}$ | specific utilisation rate of otolith material |
| w^p | - | fraction of utilised otolith material that precipitates |
| w^e | - | fraction of utilised otolith material that is exported |
| v_{OA} | $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ | modified coupling coefficient associated with assimilation |
| v_{OD} | $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ | modified coupling coefficient associated with dissipation |
| v_{OG} | $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ | modified coupling coefficient associated with growth |
| Variables | | |
| E | J | Reserve energy |
| $[E]$ | $\text{J}\cdot\text{cm}^{-3}$ | Reserve energy density |
| e | - | Scaled reserve density |
| V | cm^3 | Structural volume |
| L | cm | Volumetric length |
| E_R | J | Reproduction energy buffer |
| E_B | J | Batch reserve |
| E_B^* | J | Batch reserve at spawning |

Table 6.12: (continued)

| Notation | Unit | Interpretation |
|-------------------|---------------------------------------|---|
| E_H | J | Energy invested into maturity |
| U_R | $\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ | Scaled reproduction buffer |
| U_B | $\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ | Scaled batch reserve |
| U_B^* | $\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ | Scaled batch reserve at spawning |
| U_H | $\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ | Scaled energy invested into maturity |
| p_A | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Assimilation flux |
| p_C | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Catabolic flux |
| p_M | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Somatic maintenance flux |
| p_J | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Maturity maintenance flux |
| p_G | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Growth flux |
| p_R | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Reproduction (or development) flux |
| p_{Cm} | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Catabolic flux at $f = 1$ |
| p_D | $\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$ | Dissipation flux |
| W | g | Weight |
| K | - | Condition factor |
| W_{gf} | g | Gonad-free weight |
| F | # eggs | Fecundity per batch |
| F_L | $\# \text{eggs} \cdot \text{cm}^{-1}$ | Relative fecundity per batch |
| N_B | # | Number of batches per spawning season |
| N_{eggs} | $\# \text{eggs}$ | Number of eggs per spawning season |
| Δt | d | Spawning period |
| γ | - | Proportion of energy used for reproduction accumulated before the spawning season |

Appendix B: Parameter estimation using the DEBtool package

We present the method we used to estimate DEB parameters using different datasets. We shortly present the basis of the three methods available in the DEBtool package and how they should be used as well as the datasets we considered to estimate anchovy parameters.

The DEBtool package developed by B. Kooijman is a set of routines for Octave or Matlab softwares that implement different DEB concepts. This package is freely downloadable (<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/>). Linked to these DEB routines, there is a library of routines that can be used to solve different mathematical problems and among them the estimation of model parameters using multiple datasets (`debtool/lib/regr/`). The DEBtool package allows the use of three different methods to estimate parameters: the Newton Raphson method, the Nelder-Mead simplex method and a genetic algorithm. These three methods are widely used ; DEBtool routines are one of the ways to implement them. They are particularly useful when DEB models are developed in Matlab or Octave softwares. Details of the different routines are given in the index of the DEBtool package ; information given in this appendix is extracted from this index.

Parameter estimation methods available in DEBtool

These three methods use a Maximum Likelihood criterion for parameter estimation. They can be distinguished on the basis of their domain of attraction and their speed. A low domain of attraction means that first estimates should be close to the solution, otherwise the method might converge to a solution that corresponds to a local minimum of the evaluation function. These routines can handle multiple samples which allows for the implementation of fuzzy constraints on parameter values.

The **Newton Raphson method** converges typically fast for models that are sufficiently smooth, but it has a small domain of attraction; the initial parameter estimate must be chosen within that domain of attraction. The "best" parameter values are typically rather accurate.

The **Nelder Mead method** converges much slower, but has a much larger domain of attraction (Nelder and Mead, 1965). Since it does not use derivatives it typically works well on models that are not smooth. An initial parameter estimate must still be specified in the domain of attraction to the "best" value. The "best" parameter values are typically less accurate, and to run a Newton Raphson method on the result of a Nelder Mead method might improve the accuracy of the estimation.

The **Genetic Algorithm** converges slowly, and uses a stochastic rather than a deterministic algorithm to obtain the "best" value. It does not require an initial parameter estimate, just a range in which the "best" value must be. The end result is less sensitive to local minima. It stops if a fixed number of steps does not lead to further improvement

(which does not guarantee that no improvement is possible). Since genetic algorithms maximize functions, we consider minus the weighted sum of squared deviations. To run a Newton Raphson method on the result of a genetic algorithm might improve the accuracy of the estimation.

How to use the parameter estimation routines

The main routines of the three parameter estimation methods are called `nrregr`, `nmregr` and `garegr`. Since the user-interface of the methods is rather similar, the procedure to call these functions is the same. We detail the procedure we used:

1. define the initial parameter estimates
2. define the different datasets of observations
3. create a routine for each dataset that generates model outputs to compare with observations
4. create a routine that runs the model and calls each of the routines that generate the model outputs to evaluate
5. call the regression routine
6. plot and save the results

Step 1 The initial k parameter estimates must be organized in a $(k, 2)$ matrix, with parameter values in column 1, and booleans in column 2, where 0 stands for "keeping the corresponding parameter fixed", and 1 for "iterate the corresponding parameter values". If the second column is omitted, values one are assumed (i.e. all parameters are iterated). For the Genetic Algorithm, the user should provide a $(k, 4)$ matrix, with the minimum and the maximum range of each parameter in third and fourth columns respectively.

Step 2 The data must be organized in one or more $(n, 3)$ matrices xyw with the independent variable x in column 1 (e.g. time), the dependent variable y in column 2 (emphe.g. length), the weight coefficients w in column 3. The weight coefficients need not sum to unity. If they are omitted, all weight coefficients have value one; it is not advisable to avoid their specification in the case of more than one sample. The matrices might differ in number of rows between the samples which gives more weight to the long datasets if no weight coefficient are given. "Pseudo-observations" can be used here. We can force the estimation procedure to keep one or more parameter values close to the initial value first, by imposing a high weight coefficient (x is then a dummy and y the parameter value we want to stay close by). We then release this "pseudo-observation" by decreasing the weight coefficient until 0 in the subsequent procedures.

Step 3 For each dataset xyw (lengths at age for instance), a function should generate the corresponding model outputs, with the same number of rows. As inputs, the function takes the parameter matrix and the dataset xyw and as outputs a vector value of model predictions ($\mathbf{f} = \text{func1}(\mathbf{p}, \text{xyw1})$). When using a "pseudo-observation" of the parameter i , the output of the function is the new parameter value ($\mathbf{f} = \mathbf{p}(i)$).

Step 4 The function `predict` is the function called by the regression routine. We run the model in this routine. The outputs of this routine are the different model outputs that are compared with the observations by the regression routine at each iteration.

Step 5 The output of the regression routine ($\mathbf{q} = \text{nmregr}(\text{'predict'}, \mathbf{p}, \text{xyw1}, \text{xyw2})$) is a parameter matrix similar to the parameter input matrix, but the initial estimates are replaced by the values that minimize the weighted sum of squared deviations. The second output is information, which equals 0 for unsuccessful termination, and 1 for successful termination. Options in the numerical procedure for the Nelder Mead method for instance can be set by `nmregr_options` (see DEBtool index).

Step 6 Model outputs using the resulting parameters should always be plotted to avoid local minima.

Choice of the regression routine for the anchovy model

We first thought that a genetic algorithm could be useful in the anchovy case, as few information is available. We hoped to use large ranges of parameter values. Thus, B.Kooijman implemented this method in DEBtool. However, some combinations of DEB parameters are not possible and the estimation procedure often does not converge when trying to estimate primary parameters all together (which was the main purpose for using this method).

We also thought to use the routines that use auxiliary theory developed in Kooijman *et al.* (Subm.) (see Appendix E), but the estimation of our von Bertalanffy parameters is constraint to the age and length at metamorphosis and not the age and length at birth, which are required in `get_pars` routines (`debtool\animal\`). The fact that von Bertalanffy growth equation does not describe larval growth limits the possible use of these routines for fast-growing fishes (small errors can lead to large differences in parameter values using `get_pars` routines).

Hence we used the Nelder Mead (or Simplex) method in our different parameter estimation procedures.

Datasets used to estimate DEB parameters for anchovy

In Chap. 3, we estimated 6 parameters, k_M , g , v , κ , X_K and the ratio $\rho_E/\{p_{Am}\}$. The model outputs that we evaluated are the following:

- Lengths the 15th of May of each year that are compared with average lengths at age 1, 2 and 3 of the 2000 cohort (Ifremer surveys)
- Weights the 15th of May of each year that are compared with the weight obtained from the weight-length relationship in spring (Ifremer surveys).
- Number of eggs per season and average weight over the season compared with the average number of eggs of a female of this weight (Motos *et al.*, 1996).
- Pseudo-observation of the maximum length $\mathcal{L}_m = v/(k_M g \delta)$. We tested values between 24 and 30 cm, as Cendrero *et al.* (1981) reported an anchovy of 23 cm ; we assume that even this fish did not experienced optimum food conditions through its lifetime and thus, that maximum length is larger than this maximum observed length.

In Chap. 4, we estimated 3 parameters, δ_S and the ratios v_{OD}/δ_O and v_{OG}/δ_O using Otolith radius - Fish length data of juveniles and adults collected during Ifremer surveys.

In Chap. 5, we estimated 6 parameters, v , U_{Hb} , U_{Hj} , k_J , δ_1 , L_δ and δ_{Oj} using:

- lengths-at-age of larva data (Ifremer surveys)
- otolith radius-fish length of larva data (Ifremer surveys)
- age and length at birth (first feeding) at 19.5°C (Ré, 1996)
- age and length at metamorphosis at 19.5°C (Ré, 1996)
- pseudo-observation of k_J smaller than k_M

Appendix C : Body size scaling relationships

DEB theory implies how the primary parameters of the standard DEB model covary among species (Kooijman, 1986, 2000). A full description of the arguments that lead to body size scaling relationships and the use of these relationships can be found in Kooijman (2000, p.269-292). Some parameters, referred as extensive parameters, are covarying systematically with maximum structural length L_m . The extensive parameters we use are the following: the saturation constant X_K , the scaled maturity at birth U_{Hb} , at metamorphosis U_{Hj} and at puberty U_{Hp} and the investment ratio g . The parameters that do not covary systematically with maximum structural length are referred as intensive parameters. Across them we have the maintenance rate coefficients k_J and k_M , the energy conductance v and the allocation fraction κ that do not covary with L_m .

Body size scaling relationships predicted by DEB theory have been applied to fish (van der Veer *et al.*, 2003) and bivalve species (Cardoso *et al.*, 2006). For bivalves, it seems that body size scaling relationships do not apply for the embryo and the larval stage. Selection pressure might have acted to preserve small size at birth (Cardoso *et al.*, 2006). However, one of the body size scaling relationship that has been extensively studied in fish species is the relationship between the average length at first reproduction L_α and the asymptotic length L_∞ (Pauly, 1980; Beverton, 1992; Charnov, 1993). Across fish species, the ratio L_α/L_∞ tends to be constant (0.75 clupeids, 0.55 cod) (Charnov, 1993).

In this work, we do not focus on body size scaling relationship among related species but we apply these relationships at the individual level. We aimed at introducing some variability in the parameters in a way that is guided by DEB principles. This parameter variability intends to reflect genetic variability among individuals of the same species.

Maximum structural length is a result of energy uptake and use ($L_m = \frac{\kappa\{p_{Am}\}}{p_M}$); it is not a factor determining these processes. However, we can use the ratio of the maximum lengths of two individuals to define the factor z that is applied to the extensive parameters.

$$z = \frac{L_{m2}}{L_{m1}} \quad (6.1)$$

$$X_{K2} = zX_{K1} \quad (6.2)$$

$$g_2 = \frac{g_1}{z} \quad (6.3)$$

$$U_{Hi2} = z^2 U_{Hi1} \quad \text{with } i = b, j, p \quad (6.4)$$

The saturation constant and the investment ratio are both compound parameters function of the surface-area maximum ingestion rate $\{p_{Am}\}$, with g being an inverse function of $\{p_{Am}\}$, which is an extensive primary parameter (Kooijman, 2000). Therefore, z is inversely applied to X_K and g (Eqs. 6.2 and 6.3). The scaled maturity at birth, metamorphosis and puberty, U_{Hb} , U_{Hj} and U_{Hp} covary with squared maximum length (Eq. 6.4) because the unscaled maturity at stage transition covaries with cubed maximum length while $\{p_{Am}\}$ (the scaling parameter) covaries with maximum length ($U_{Hp} = E_{Hp}/\{p_{Am}\}$, see Chap. 3, App. B).

Appendix D

Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to characterise food conditions of anchovy in the Bay of Biscay

L. Pecquerie¹, Martin Huret¹, Pierre Petitgas¹ and Alain Menesguen²,
ICES CM 2004/P:33

¹ Ifremer, Department Écologie & Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

⁴ Ifremer, Department Dynamique de l'environnement Côtier
BP 70, 29280 Plouzané, France

Abstract In order to study the influence of environmental conditions on the growth and reproduction of planktonophagous small-pelagic species, we shall first describe the nature of the food conditions and quantify them. The anchovy (*Engraulis encrasicolus*) population of the Bay of Biscay was considered. The annual cycle of the primary production in the Bay of Biscay continental shelf is studied using a 3D hydrodynamical model coupled with a biogeochemical model. The latter includes the nitrogen, phosphorus and silicon cycles and models two classes of phytoplankton: diatoms and dinoflagellates and one class of zooplankton. The model simulates the most commonly observed seasonal and spatial characteristic features of the primary production: early blooms associated with haline stratification and particular conditions of light that lead to phosphorus-limited blooms in late spring, nutrient-limited production in summer and a secondary peak of production in autumn. The outputs of the model are computed on different areas and seasons selected according to the growth and reproduction of the anchovy population. We focus on the spring-summer period relevant to the reproduction/growth/migration behaviour of anchovy. This will lead to the evaluation of the model outputs for an energetic budget modelling approach of anchovy growth and reproduction.

Keywords 3D hydrodynamical-biogeochemical model, ecosystem modelling, anchovy, growth, reproduction

Appendix E

Modelling anchovy growth according to environmental conditions

L. Pecquerie¹, Pierre Petitgas¹, Martin Huret¹, and Alain Menesguen²,
ICES CM 2005/0:21

¹ Ifremer, Department Écologie & Modèles pour l'Halieutique
Rue de l'Ile d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

⁴ Ifremer, Department Dynamique de l'environnement Côtier
BP 70, 29280 Plouzané, France

Abstract Relating adult stages dynamics of small pelagic species with environmental conditions is challenging, as adult movements are relatively independent from water masses transport. By studying the individual growth pattern of the anchovy (*Engraulis encrasicolus*) population in the Bay of Biscay, we aim at enhancing our understanding of the interactions between adult dynamics and the lower trophic levels. In the Bay of Biscay, adult anchovy are concentrated in the south-east in spring during the spawning season and in the north in late summer. Our hypothesis to explain this spatial pattern is that the growth conditions in late spring become limiting in the south-east. This present work looks at the possibility to assess such a growth limitation thanks to ecological modelling. An anchovy growth model is built according to the Dynamic Energy Budget theory and applied to immobile individuals distributed over the continental shelf. The physical and biological environmental conditions are given by a coupled 3D hydrodynamic-biogeochemical model of the primary production over the French Atlantic shelf. The theoretical growth curves obtained at various locations are compared with an optimal growth curve.

Keywords Bay of Biscay, anchovy, growth conditions, DEB model

Appendix F

From food-dependent statistics to metabolic parameters; a practical guide to the use of Dynamic Energy Budget theory,
Biological Reviews (Subm.)

S. A. L. M. Kooijman¹, T. Sousa², L. Pecquerie³, J. van der Meer⁴
and T. Jager¹

¹ Department of Theoretical Biology

Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands (bas@bio.vu.nl)

² Instituto Superior Técnico. Environment and Energy Section
Av. Rovisco Pais, 1, 1049-001 Lisboa – Portugal

³ Ifremer, Department Écologie & Modèles pour l’Halieutique
Rue de l’Ile d’Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 3, France

⁴ Royal Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ)
P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands

Abstract The standard model of the Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation has variables and parameters that can be quantified using indirect methods only. We present new methods (and software) to extract food-independent parameter values of the energy budget from food-dependent quantities that are easy to observe, and so facilitate the practical application of the theory to enhance predictability and extrapolation. A natural sequence of ten steps is discussed of obtaining some compound parameters first, then the primary parameters, then the composition parameters and finally the thermodynamic parameters; this sequence matches a sequences of required data of increasing complexity which is discussed in detail. Many applications do not require knowledge of all parameters, and we discuss methods to extrapolate parameters from one species to another. The conversion of mass, volume and energy measures of biomass is discussed; these conversions are not trivial because biomass can change in chemical composition in particular ways thanks to different forms of homeostasis. We solve problems like “What would be the ultimate reproduction rate and the von Bertalanffy growth rate at a specific food level, given that we have measured these statistics at abundant food?” and “What would be the maximum incubation time, given the parameters of the von Bertalanffy growth curve?”. We propose a new non-destructive method for quantifying the chemical potential and entropy of living reserve and structure, that can potentially change our ideas on the thermodynamic properties of life. We illustrate the methods using data on daphnids and mollusks.

Keywords compound DEB parameters, mass-weight-volume-energy conversions, parameter identification, strong and weak homeostasis, surface area-volume relationships

Bibliography

- Beverton, R.J.H. 1992. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *Journal of Fish Biology*, **41**(Suppl. B): 137–160.
- Cardoso, J.F.M.F., van der Veer, H.W., and Kooijman, S.A.L.M. 2006. Body size scaling relationships in bivalves: a comparison of field data with predictions by Dynamic Energy Budgets (DEB theory). *Journal of Sea Research*, **56**: 125–139.
- Cendrero, O., Cort, J.L., and de Cardenas, E. 1981. Revision de algunos datos sobre la biología de la anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Mar Cantabrico. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, **6**: 117–124.
- Charnov, E. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, New York.
- Kooijman, S.A.L.M. 1986. Energy budgets can explain body size relations. *Journal of Theoretical Biology*, **121**: 269–282.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Second Edition.
- Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., Pecquerie, L., van der Meer, J., and Jager, T. Subm. The estimation of Dynamic Energy Budget parameters, a practical guide. *Functional Ecology*.
- Motos, L., Uriarte, A., and Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 117–140.
- Nelder, J.A., and Mead, R. 1965. *Computer Journal*, **7**: 308.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **39**(2): 175–192.
- Ré, P. 1996. Anchovy spawning in the Mira estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina*, **60**(Suppl. 2): 141–153.
- van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M., Leggett, W.C., and van der Meer, J. 2003. Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory): implications for recruitment. *Journal of Sea Research*, **50**: 255–270.

ABSTRACT

Understanding the recruitment variability of fish populations is a major challenge in fishery sciences. In the present work, we explore a new approach to study the potential factors that determine this recruitment in the context of biophysical modelling. The adult spawning pattern might influence the survival of the larvae as it determines the environmental conditions they experience during this critical period. We apply our study to the Bay of Biscay anchovy *Engraulis encrasicolus*, which is a multiple-batch spawner.

The objective of the study is to understand the effect of the environmental conditions experienced by an individual *i*) on the energy available for reproduction and *ii*) on the temporal distribution of the spawning events and its consequences on larval growth, development and survival. To study these processes, the Dynamic Energy Budget (DEB) theory is particularly suitable. This theory allows us to identify the common processes and the specificities of each life stage.

First, we actualise the growth curve of Bay of Biscay anchovy. Juvenile growth is reproduced by taking into account they experience in average a higher temperature during this stage than the adults thereafter. Larval growth in fish typically deviates from later juvenile and adult growth. We suggest to consider how food intake depends on body length to explain the observed growth patterns.

Second, the present work allows us to better understand and quantify the effect of environmental conditions experienced by an individual on the length of its spawning season. These conditions determine on one hand the length of the individual and thus its reproduction potential, and on the other hand the amount of energy that it can actually store for reproduction. In limiting conditions, this energy can be mobilised for survival. Hence, the length structure of the population and the limiting conditions encountered by the individuals are determinant factors of the spawning windows.

Third, we are able to identify the food conditions that allow survival until the juvenile stage for larvae issued from different spawning windows. We obtain this result from the selection of environmental scenarios that reproduce the observed age and otolith radius at metamorphosis according to first feeding date. The link between fish metabolism and otolith formation (a complex crystal in the inner ear of the fish) is explicitly modelled. We show the potential of the model to reconstruct individual life history from the observed variations of opacity in the otolith.

The approach we used is a deterministic approach of the link between the environment and the individual, through bioenergetic processes. It allows us to formulate original mechanisms underlying classical observations in fishery sciences. As a better understanding of fish life cycles requires the study of individual behavior and strategies in response to environmental variations, we suggest the present work can be used as a basis for such studies.

Keywords : modelling, bioenergetic, life cycle, *Dynamic Energy Budget* theory, *Engraulis encrasicolus*, spawning windows, larval survival, link fish metabolism - otolith, environmental scenarios, inter-individual variability.

RÉSUMÉ

Comprendre la variabilité du recrutement est une problématique majeure en halieutique. Dans ce travail, nous explorons une nouvelle approche pour étudier les facteurs qui déterminent le recrutement, dans le cadre de la modélisation biophysique. Le schéma de ponte des adultes peut influencer la survie des larves car il détermine les conditions environnementales qu'elles rencontrent pendant cette période critique. Notre cas d'étude est l'anchois du golfe de Gascogne *Engraulis encrasicolus*, qui est une espèce à pontes multiples.

L'objectif de la thèse est de comprendre l'effet de l'environnement vécu par un individu *i)* sur l'énergie disponible pour la reproduction et *ii)* sur l'étalement des pontes et ses conséquences sur la croissance, le développement et la survie des larves. Pour appréhender les processus métaboliques en jeu, la théorie *Dynamic Energy Budget* est un outil particulièrement adapté. Cette théorie permet d'identifier les processus communs et les spécificités de chaque stade.

Nous apportons tout d'abord une révision de la courbe de croissance de l'anchois du golfe de Gascogne. Nous reproduisons la croissance des juvéniles en tenant compte du fait qu'ils expérimentent en moyenne une température plus élevée durant cette phase que celle vécue ensuite par les adultes. La croissance larvaire diffère de la croissance des juvéniles et des adultes. Nous proposons de considérer la relation entre prise de nourriture et longueur de l'individu pour expliquer cette croissance.

Ce travail nous permet ensuite de mieux comprendre et de quantifier l'effet des conditions environnementales vécues par un individu sur la durée de sa saison de reproduction. Ces conditions déterminent d'une part la taille de l'individu donc son potentiel reproducteur et d'autre part la quantité d'énergie qu'il peut effectivement mettre en réserve pour la reproduction. En conditions limitantes de nourriture, cette énergie peut en effet être mobilisée pour sa survie. Ainsi la structure en taille de la population et les conditions limitantes rencontrées par les individus sont des facteurs déterminants des fenêtres de ponte.

La thèse permet enfin d'identifier les conditions de nourriture nécessaires à la survie jusqu'au stade juvénile, pour des larves issues de fenêtres de pontes différentes. Nous obtenons ce résultat à partir de la sélection des scénarios environnementaux qui reproduisent l'âge et la taille de l'otolithe à la métamorphose en fonction de la date d'ouverture de la bouche. Le lien entre métabolisme du poisson et formation de l'otolithe (une pièce calcifiée de l'oreille interne) est explicitement modélisé. Nous démontrons le potentiel du modèle pour la reconstruction de la quantité d'énergie assimilée par un individu au cours de sa vie à partir des variations observées de l'opacité dans l'otolithe.

L'approche développée dans ce travail est une approche déterministe du lien environnement – individu, au travers des processus bioénergétiques. Cette approche nous permet de proposer des mécanismes originaux sous-jacents à certaines observations classiques en halieutique telles que le découplage entre la croissance de l'otolithe et la croissance en longueur du poisson et la phase exponentielle de la croissance pendant le stade larvaire. Une meilleure compréhension des cycles de vie requiert également la prise en compte du comportement et des stratégies individuelles. Ce travail peut constituer la base sur laquelle de telles études pourront à l'avenir s'appuyer.

Mots clés : modélisation, bioénergétique, cycle de vie, théorie *Dynamic Energy Budget*, *Engraulis encrasicolus*, fenêtres de ponte, survie larvaire, lien métabolisme - otolithe, scénarios environnementaux, variabilité inter-individuelle.