



Numéro d'ordre : 2008-28

Numéro de série : H-75

## Thèse

pour obtenir le diplôme de :  
DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPÉRIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES,  
AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE  
Spécialité : HALIEUTIQUE

Présentée par:

**Tristan ROUYER**

# **Implications de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des stocks halieutiques exploités**

Préparée au laboratoire Ifremer Ressources Halieutiques du Centre de Recherches Halieutiques de Sète, ainsi qu'à l'université d'Oslo, Center for Ecological and Evolutionary Synthesis.

Soutenue le 19 Décembre 2008

Devant le jury constitué de :

Jean-Marc FROMENTIN	Directeur	IFREMER
Nils Christian STENSETH	Directeur	Université d'Oslo
Philippe GROS	Rapporteur	IFREMER
Frédéric GUICHARD	Rapporteur	Université McGill
Philippe CURY	Examineur	IRD
Bernard CAZELLES	Examineur	ENS
Didier GASCUEL	Examineur	Agrocampus-Ouest



## Remerciements

La thèse est une longue aventure et il m'est bien difficile de remercier comme je le voudrais tous ceux qui m'ont permis de la mener à bien, tant je suis redevable à l'entourage dont j'ai bénéficié. J'ai eu la chance de pouvoir travailler dans des conditions où l'interaction scientifique a toujours été doublée d'une interaction humaine agréable, me permettant de mener mon travail dans les meilleures conditions possibles.

La meilleure illustration en est mon encadrement et mes remerciements s'adressent en premier à lieu à Jean-Marc Fromentin. Tes qualités de scientifique et d'encadrant ne sont, je le gage, plus à démontrer et je tiens à te remercier pour ces trois années durant lesquelles tu as su transformer, en toute simplicité, la «direction» de ma thèse en une relation humaine aussi agréable qu'enrichissante. Tu as fait bien plus que me «former à la recherche par la recherche» et de tout coeur je t'en remercie. Cette thèse a aussi été marquée par une aventure de 18 mois en Norvège dont je ne suis pas seulement revenu chargé d'humilité devant mes qualités de linguiste. Je tiens à remercier Nils Christian Stenseth pour son soutien de chaque seconde, ses stimulations permanentes et son énergie d'entreprise. Cette période à Oslo a été le lieu de l'apprentissage de l'autonomie, des projets, de la rédaction. Takk skal du ha Nils. Det var en veldig god tid på universitetet i Oslo.

La production scientifique ne peut être complètement évaluée que par une confrontation au modèle humain. Le regard du jury sur mon travail de thèse est à cet égard indispensable. Je remercie Philippe Gros et Frédéric Guichard d'avoir été les rapporteurs de ce travail et parce qu'au-delà de la simple évaluation, leurs avis pertinents et constructifs sur mon manuscrit m'ont permis de prendre un recul considérable vis à vis de celui-ci. Merci à Bernard Cazelles, Philippe Cury et Didier Gascuel d'avoir complété le travail des rapporteurs en apportant leurs compétences scientifiques dans l'examen du présent manuscrit.

Le CRH est une mine de compétences scientifiques en halieutique, mais je peux aussi témoigner de la chaleur de l'accueil des équipes Ifremer et IRD. Ce travail doit beaucoup au CRH et il me faudrait pour être juste en remercier tous les membres. De l'accueil, toujours souriant à l'administration toujours à l'écoute. La facilité d'accès des chercheurs Ifremer et IRD a grandement facilité mon insertion et mon travail au sein du centre, distribuant sans réserve conseils et encouragements. Merci Frédéric Ménard pour ton enthousiasme, ta grande écoute, tes conseils en statistiques et ta bonne humeur. Merci Nicolas Bez pour les discussions sur les fractals et, avec Pierre Chavance, pour les séances de footing sous le soleil scandaleux de Sète. Merci à Renaud Pianet pour ces heures passées à vérifier les données de captures thonières.

Merci à Alain Fonteneau pour avoir partagé ses connaissances encyclopédiques en matière de pêcheries. Merci à Henri Farrugio pour son aide sur les traits d'histoire de vie des espèces méditerranéennes. Merci à Raphaël Duboz et Gautier Quesnel pour leur soutien linux. Merci à Ysabelle Cheret pour son aide logistique de tous les instants. Merci à Olivier Maury et à Yunne Shin pour leur accueil et leurs encouragements. Merci aux thésardes de l'IRD d'avoir partagé une partie de l'aventure. Merci à Philippe Cury et Gildas Le Corre de m'avoir accueilli au CRH. Et merci à Bernard Cazelles pour son aide méthodologique indispensable, sa disponibilité, ses idées et sa gentillesse.

Le parcours du doctorant est agrémenté de nombreuses rencontres, mes expériences au CRH et au CEES en ont été truffées et de la meilleure qualité. Parce que notre bureau était quand même le plus «musical» du CRH dès potron-minet, un grand merci à Franck Ferraton pour son inamovible sourire que même la pose intensive de «placoplatre» et les discussions «BTP» avec François Le Loc'h ne peuvent endommager. Malgré la fraîcheur du climat norvégien l'université d'Oslo est bien pourvue en radiateurs humains. Certains chauffent bien fort et je remercie Tamara Ben Ari et Éric Machu pour les longs et nombreux moments passés à discuter de tout mais surtout jamais de rien. Votre présence a été très importante, merci à vous deux. Gracias à Philippe Sunil Sabarros ainsi qu'à la troupe espagnole du CEES, Marcos Llope, Manuel Hidalgo et Jaime Otero Villar pour nos interactions «halieutiques» mais aussi pour leur solidarité dans le massacre quotidien de l'accent anglais. Merci à Arnaud Le Rouzic de ses conseils techniques sur la sélection de modèles, de m'avoir poussé à apprendre la guitare et pour avoir été le partenaire oslovite privilégié des discussions «opensource».

Emmanuel Chassot me transmet son enthousiasme pour la recherche ainsi que ses encouragements depuis notre rencontre lors de mon DAA à Rennes mais il n'est, malgré ses efforts constants, pas complètement parvenu à me faire adhérer au mouvement underground électro-bruitiste des années 70 : merci pour ces années Manu. Je tiens aussi à tirer un coup de chapeau à l'équipe du pôle halieutique d'Agrocampus-Ouest, Didier Gascuel, Olivier Le Pape, Étienne Rivot, Catherine Le Penven, Jérôme Guitton, Hervé Le Bris ... Mon expérience à leurs côtés a été riche et formatrice autant qu'elle m'a donné l'envie de continuer dans le monde de la recherche. Je remercie enfin l'équipe de l'école doctorale d'Agrocampus-Ouest pour leur disponibilité et leur efficacité, qualités très appréciables durant la période finale de la thèse.

Mes parents, mes deux soeurs et mes beau-frères sont un soutien inconditionnel et les naissances de ma nièce et de mon neveu ont été des événements qui m'ont aidés à passer les périodes les plus intenses. Ils le savent sans doute, mais je dois énormément à leur constante présence : merci.



# Sommaire

<b>1</b>	<b>Fluctuations des populations et forçage environnemental</b>	<b>13</b>
1.1	Fluctuations naturelles: questionnement scientifique . . . . .	13
1.2	Forçage environnemental, déclencheur naturel de fluctuations . . . . .	17
<b>2</b>	<b>Décrire la variabilité des systèmes naturels</b>	<b>27</b>
2.1	Quelques approches fréquentielles en écologie . . . . .	27
2.2	Comment décrire les fluctuations environnementales . . . . .	39
2.3	La couleur du bruit environnemental dans la nature . . . . .	46
<b>3</b>	<b>Effets et importance de la couleur du bruit environnemental en écologie</b>	<b>53</b>
3.1	Des fluctuations à long-terme dans les populations . . . . .	53
3.2	Effets de la couleur du bruit environnemental et modulation par les traits d'histoire de vie . . . . .	59
3.3	Couleur du bruit environnemental et fluctuations des captures de grands pélagiques dans l'Atlantique . . . . .	66
<b>4</b>	<b>Effets de la couleur du bruit environnemental sur les stocks exploités</b>	<b>75</b>
4.1	Exploitation et effets du changement de structure des stocks . . . . .	75
4.2	Réponse des stocks exploités à la couleur du bruit environnemental . .	81
<b>5</b>	<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>87</b>
5.1	Quelles sont les caractéristiques stochastiques des environnements marins ? . . . . .	88
5.2	Comment les caractéristiques environnementales affectent la réponse des populations ? . . . . .	92
5.3	Comment la pêche modifie ces interactions ? . . . . .	96
<b>6</b>	<b>Articles et manuscrits liés à la thèse</b>	<b>119</b>

## Avant-propos

Quels que soient l'espèce, le lieu, l'échelle spatiale ou temporelle d'observation, l'abondance des poissons fluctue. S'il est bien établi que l'exploitation tient un rôle clé dans les fluctuations des stocks d'intérêt commercial (p. ex. Hutchings 1996; Anderson *et al.* 2008), les données historiques d'abondance montrent des fluctuations à court et long-terme lors de périodes pré-industrielles pendant lesquelles l'influence du prélèvement par la pêche était certainement bien moindre que durant le XX<sup>ème</sup> siècle (O'Connell & Tunnicliffe 2001). Par exemple les stocks de petits pélagiques du pacifique (au large de la Californie) décrivent des fluctuations sur plusieurs décades, si bien que 60 ans d'estimations annuelles de biomasse ne permettent d'en décrire qu'une seule oscillation (Fig. 1A). Le taux de déposition d'écaillés de ces petits pélagiques dans les sédiments de la Baie de Santa-Barbara, a permis de reconstruire des séries temporelles d'abondance des stocks de sardine du Pacifique et d'anchois du Nord couvrant les deux derniers millénaires (Soutar 1967; Baumgartner *et al.* 1992). Ces séries montrent que, même en l'absence de pêche intensive, l'abondance de ces stocks varie dans des proportions très importantes à court-terme mais aussi à long-terme (Fig. 1A). Autre lieu, autre espèce, la pêche du thon rouge (*Thunnus thynnus*) en Méditerranée est une activité historiquement lucrative qui a donné lieu à un enregistrement minutieux de la quantité de captures et des recettes (Doumenge 1998). La pêche traditionnelle du thon rouge a été réalisée durant des siècles par les pêcheurs siciliens avec la même technique, la madrague, qui consiste en des filets fixés perpendiculairement à la côte stoppant les thons migrants et les guidant jusqu'à une chambre sans issue où ils sont pêchés. Ces enregistrements

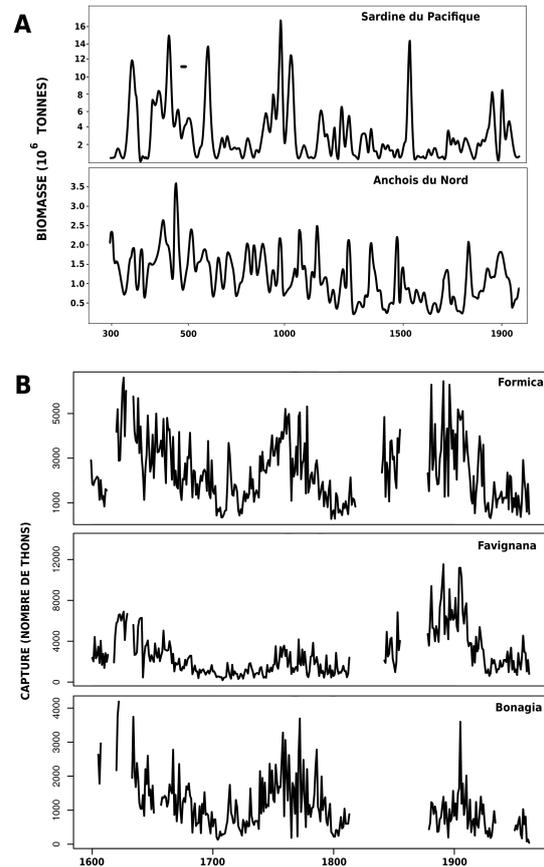


Figure 1: A) Fluctuations millénaires de la sardine du pacifique et de l'anchois du nord, repris de Baumgartner *et al.* (1992). B) Captures de thon rouge pour trois madragues siciliennes, Formica, Favignana et Bonagia (voir Ravier & Fromentin 2001; 2004)

historiques de captures ajoutés à des données issues de différentes archives, ont permis de reconstruire des séries temporelles de l'abondance relative de cette espèce remontant au XVII<sup>ème</sup> siècle (Ravier & Fromentin 2001). Bien que couvrant une période temporelle plus restreinte que celle des séries de petits pélagiques du Pacifique, ces séries temporelles à la résolution annuelle exhibent des fluctuations importantes à l'échelle du siècle, mais aussi à l'échelle de la décennie (Fig. 1B). Les fluctuations à différentes échelles temporelles de l'abondance des stocks n'ont cependant pas des caractéristiques uniformes. Comme Caddy & Gulland (1983) le décrivent les caractéristiques de la variabilité des stocks sont très diverses mais les sources invoquées en sont restreintes : *«an examination of landing trends reveals four basic patterns: steady, cyclic, irregular and spasmodic. It is not claimed that the boundaries between these groups are exact»*... *«the causes of variation fall under two heads; fluctuations in the marine environment and variations in fishing intensity»*.

En sus de l'intérêt de la question scientifique, comprendre l'origine de la variabilité des populations a de fortes implications en termes de gestion. La recherche de l'optimisation du prélèvement et de la pérennisation de l'exploitation des ressources naturelles implique en effet la prévision de l'état de la ressource, qui nécessite d'identifier les causes des variations ainsi que les processus impliqués. Évaluer les effets du prélèvement sur l'état de la ressource ainsi que la capacité de cette dernière à répondre aux variations environnementales sont des préoccupations majeures en écologie des pêches depuis plus d'un siècle. Comme Charles Elton (1900-1991) le déclara, l'étude de la cyclicité et des fluctuations des populations est une pierre angulaire de l'écologie animale aux applications importantes. Si les effets de l'exploitation ont été reconnus dès la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle et si, sous l'impulsion de Johan Hjort (Hjort 1914; 1926), l'importance du recrutement et des conditions environnementales a été mise en avant au début du XX<sup>ème</sup> siècle, la détermination des processus impliqués et la quantification de leur importance relative ont confronté les scientifiques à des problèmes conceptuels et pratiques importants.

Afin d'étudier l'origine de la variabilité des populations un premier pas réside dans la définition de l'unité spatiale, de l'échelle, dans laquelle on peut circonscrire la population ainsi que son environnement caractéristique. Un concept clé en écologie est le concept d'écosystème, dont une définition simple peut être reprise de Likens (1992) : *«... une unité spatialement explicite de la terre qui inclut au sein de ses limites tous les organismes et tous les composants de l'environnement abiotique»*. La nécessité de la définition de limites est explicite. Si en écologie terrestre il est souvent possible de déterminer des limites géographiques relativement nettes, comme une forêt, cette question est beaucoup plus complexe en milieu marin. Même pour un océanographe différencier deux parties de l'océan est en effet loin d'être une question triviale et nécessite l'examen conjoint de nombreux paramètres physiques et biologiques.

La classification, maintenant classique, des provinces de Longhurst (2001) se fonde par exemple sur un découpage des océans en 4 biomes qui diffèrent en termes de stabilité saisonnière de la colonne d'eau, d'apport de nutriments et d'illumination. Des profils de données biogéochimiques telles que la distribution de la chlorophylle, la profondeur de la zone de mélange ou de la zone photique sont prises en compte afin de diviser ces biomes en 52 provinces. Même si cette approche fournit une structuration environnementale intégrée et pertinente pour l'écologiste marin, la définition statique des frontières des provinces reste tout de même questionnée.

Cette différence d'appréhension des écosystèmes marin et terrestre ne se cantonne pas à la définition de leurs limites mais se retrouve aussi dans les processus dynamiques privilégiés pour expliquer les fluctuations des populations. Comparant systèmes marin et terrestre Steele & Henderson (1994) ont ainsi noté qu'un écologiste terrestre privilégiera les mécanismes de régulation, comme la densité-dépendance due aux interactions biotiques, à la variabilité environnementale dont l'effet est souvent réduit à une perturbation, un bruit. L'écologiste marin va lui considérer plus sérieusement l'importance des processus abiotiques à relativement grande échelle comme le phénomène El Niño, mais aussi de processus à méso-échelle comme les tourbillons et à plus petite échelle comme la turbulence. Les dynamiques communautaires sont plutôt introduites pour expliquer la modulation de la variabilité induite. Dans le même effort pour comprendre la complexité des dynamiques écologiques, écologistes terrestres et marins utilisent néanmoins des paradigmes différents. Une des raisons avancées pour expliquer cette différence d'approche réside dans la superposition, pour les échelles spatiales autant que temporelles, de la physique de l'océan avec la biologie alors que le découplage est beaucoup plus accentué dans la plupart des systèmes atmosphériques et terrestres (Steele 1991; Steele & Henderson 1994). Les diagrammes temps-espace (Fig. 2) illustrent bien cette séparation des échelles

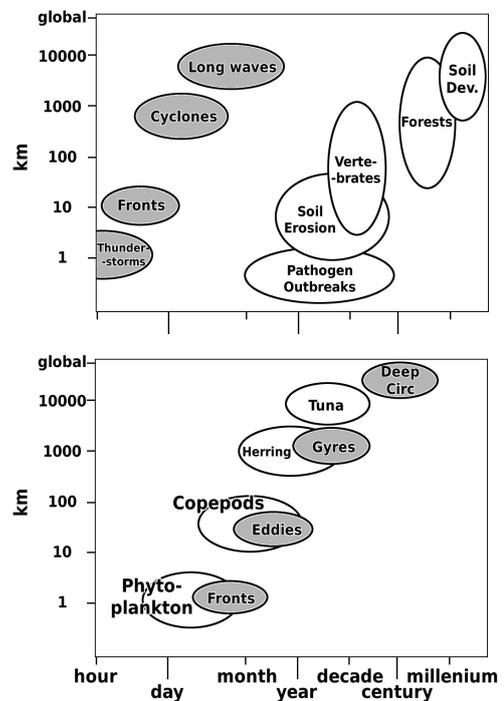


Figure 2: Échelles spatiales et temporelles de quelques processus physiques et cas biologiques pour les systèmes terrestres (en haut) pour les systèmes pélagiques (en bas). Repris de Steele & Henderson (1994).

physiques et biologiques en milieu terrestre ainsi que leur superposition en milieu marin (voir aussi Hofmann & Powell 1998). L'océan est effectivement un milieu continu à forte inertie thermique qui est aussi un espace de diffusion où les dynamiques des composantes physiques (courants, température), chimiques (nutriments) et biologiques sont intimement liées. C'est un point de rencontre où de multiples échelles spatiales et temporelles interagissent (Halley 2005). Les processus océaniques varient sur une gamme très large d'échelles : temporelles entre la seconde et les siècles, spatiales entre le micromètre et les milliers de kilomètres. Si la représentation des différentes échelles est discrète elles sont dans la réalité couplées (Werner *et al.* 2004). Ainsi une modification intervenant à une échelle est généralement couplée à, pour le moins, une modification à une échelle voisine. Par exemple dans un système d'upwelling côtier l'interaction de processus physiques à différentes échelles peuvent être associés à des augmentations de concentration de production primaire locales et temporaires, influençant la survie larvaire et *in-fine* l'abondance d'une cohorte. Les variables géophysiques peuvent ainsi être influencées par des fluctuations à très long-terme de phénomènes climatiques de grande échelle, comme illustré par le petit âge glaciaire correspondant à une période plus froide à l'échelle du globe durant plusieurs siècles. Ces variations peuvent être si lentes qu'elles seront difficiles à détecter sur des périodes décennales. Si la définition de limites géographiques physiques est nécessaire pour des raisons pratiques, comme pour la gestion des stocks, le couplage entre échelles physique et biologique la rend difficile. Ainsi si l'approche de classification des environnements marins proposée par Longhurst (2001) est très pertinente car elle considère de façon formelle ce couplage, l'auteur indique que la stabilité temporelle des frontières géographiques n'est pas assurée et qu'elles peuvent varier dans le temps à l'échelle de la saison et de l'année, mais aussi sous l'influence d'évènements climatiques de grande échelle.

Malgré l'importance des variations à basse fréquence (à long-terme) dans l'environnement, le modèle de référence utilisé pour représenter les fluctuations environnementales en écologie a été dans une très large mesure le bruit blanc (Halley 1996). Nommé ainsi par analogie avec le spectre de la lumière blanche, le spectre du bruit blanc contient un mélange équilibré de basses et de hautes fréquences qui ne rend pas compte de la dominance de basses fréquences dans de nombreux signaux environnementaux réels, et particulièrement en milieu marin (Steele 1985). Les travaux de Benoît Mandelbrot sur les fractals (p. ex. Mandelbrot 1983) ont fourni le formalisme et les bases techniques permettant de prendre en compte l'importance relative de différentes échelles de variation et de décrire de façon plus réaliste la variabilité environnementale (Bradbury *et al.* 1984; Halley *et al.* 2004). Le paradigme de la couleur du bruit environnemental utilise l'analogie lumineuse ainsi que le spectre des signaux pour décrire une large diversité de fluctuations environnementales (Vasseur & Yodzis 2004). La dominance des fluctuations à long terme se traduisant par une plus

grande probabilité de longues séquences en-dessous (ou au-dessus) de la moyenne, il a été supposé que le bruit environnemental coloré pouvait laisser une signature dans la dynamique des espèces marines, par exemple en forçant leurs fluctuations à long-terme (Steele 1984). De nombreux travaux ont montré par la suite que la couleur du bruit environnemental avait des implications écologiques importantes, notamment en termes de dynamique et de probabilité d'extinction des populations (p. ex. Ripa & Lundberg 1996; Petchey 2000).

La prise en compte explicite de la particularité des échelles de variation temporelle dans les environnements marins peut-elle apporter des éléments pour comprendre la variabilité des stocks exploités ? Cette question est examinée dans le cadre de cette thèse, au travers des interactions entre environnement et facteurs dynamiques internes soumis au stress de l'exploitation, problématique aujourd'hui centrale en écologie des pêches (Planque *et al.* 2008; Perry *et al.* 2008). On s'efforcera notamment d'apporter une réponse aux questions initiales de la thèse :

1. Quelles sont les caractéristiques stochastiques des environnements marins ?
2. Comment ces caractéristiques affectent la réponse des stocks ?
3. Comment les traits d'histoire de vie des espèces modulent cette réponse ?
4. Comment la pêche modifie ces interactions ?

Ce manuscrit essaye de présenter une synthèse des travaux et résultats de la thèse, en insistant sur les aspects non-développés dans les articles. Il présente dans un premier temps pourquoi la prise en compte du forçage environnemental est importante pour appréhender les fluctuations des stocks. La seconde partie, plus technique, est orientée sur la description des fluctuations environnementales et introduit ce qu'est la couleur du bruit environnemental. Parce que ce travail a aussi été l'occasion d'une formation méthodologique à l'analyse des séries temporelles on présente l'apport de techniques du domaine fréquentiel pour décrire la variabilité des séries temporelles (manuscrits 1 et 2). La troisième partie se focalise sur les implications écologiques de la couleur du bruit environnemental et notamment ses effets sur la dynamique des stocks (manuscrit 3). Une quatrième partie documente comment les interactions précédentes peuvent être perturbées par la pêche et quelles en sont les conséquences (manuscrit 4). Enfin, une conclusion et une mise en perspective des résultats obtenus est proposée.



# Chapitre 1

## Fluctuations des populations et forçage environnemental

Comprendre les fluctuations d'abondance des populations par l'analyse de séries temporelles est un volet de l'écologie qui relève de la gamme des problèmes inverses, pour lesquels on cherche à obtenir de l'information sur un processus à partir des tendances observées dans les données (Wood 1997; Jonzén *et al.* 2002). Déterminer l'importance relative des processus responsables des fluctuations des populations est une question clé qui implique le tri entre effets intrinsèques (régulation) et extrinsèques (interactions spécifiques) qui peuvent être dus à des facteurs biotiques (traits d'histoire de vie) et abiotiques (environnement). Un processus clé pour les stocks de poissons est le recrutement dont la variabilité en intensité détermine l'importance relative des cohortes, la pêche étant mise à part. Établir les relations entre les conditions environnementales et les processus biologiques, dont la reproduction et le recrutement, est essentiel pour comprendre la dynamique des stocks au travers de leurs séries temporelles.

### 1.1 Fluctuations naturelles: questionnement scientifique

**Différentes forces dynamiques.** Historiquement ce sont d'abord les questions d'optimisation du prélèvement qui ont primé jusqu'au XX<sup>ème</sup> siècle, à partir duquel les ressources marines n'ont plus été considérées comme inépuisables (Cury & Miserey 2008). Comprendre quels sont les facteurs, y compris l'exploitation, qui affectent l'état de la ressource afin de pouvoir prévoir son évolution est une problématique centrale de l'écologie animale aux applications importantes (Elton 1924; Elton & Nicholson 1942). La détermination de l'influence des différentes forces dynamiques en écologie est néanmoins complexe car contrairement aux dynamiques physiques largement déterministes et aux dynamiques économiques largement stochastiques,

les dynamiques écologiques reflètent l'influence conjointe de forces déterministes (prévisibles) et stochastiques (aléatoires). Elles n'ont pas simplement pour origine la surimposition d'un bruit environnemental sur une dynamique déterministe mais sont plutôt issues de l'interaction entre ces deux facteurs (Planque *et al.* 2008).

Déterminer l'importance des facteurs biotiques (Lotka 1925; Volterra 1926) par rapports aux facteurs abiotiques a été une question fondamentale qui marque aussi une différence d'approche entre écologie marine et écologie terrestre (Halley 2005). En écologie terrestre les facteurs biotiques, comme les interactions de prédation (p. ex. Holt 1984) ou la compétition pour la ressource (p. ex. Schoener 1983), sont des forces dynamiques prépondérantes. Mais tôt, sous l'impulsion de Hjort (1914; 1926), l'écologie marine a reconnu l'importance des conditions physiques et du forçage environnemental sur l'histoire juvénile des individus ainsi que sur les paramètres démographiques des populations. Dans ce cadre, la problématique était alors de séparer les effets du bruit (échelle temporelle courte, influences stochastiques à haute fréquence) du forçage climatique (plus longue échelle temporelle, effets à plus basse fréquence) et des interactions, potentiellement non-linéaires, entre individus de même ou de différentes espèces (p. ex. Fromentin & Planque 1996; Fromentin *et al.* 2000; Ottersen & Stenseth 2001). Malgré cet intérêt précoce porté à l'influence des facteurs extrinsèques, dans les années 1950 et 1960 le paradigme de la régulation par des processus intrinsèques comme la densité-dépendance a pris une place dominante. L'intérêt scientifique s'est alors porté sur la détermination de l'importance relative des processus intraspécifiques par rapport aux interactions interspécifiques à l'échelle de la communauté (Bjørnstad & Grenfell 2001). Les travaux de Robert May (1976) ont considérablement influencé cette ligne de recherche en montrant qu'à partir de modèles de population mathématiquement simples, n'impliquant qu'un nombre restreint d'espèces, il était possible d'obtenir des dynamiques complexes pouvant capturer les tendances générales des fluctuations. Dans les années 1980 la question de la dimensionnalité des fluctuations a été prolongée par la prise en compte des dynamiques non-linéaires et du chaos déterministe, donnant un degré supérieur dans la complexité des dynamiques générées par les modèles.

#### Densité dépendance

La densité-dépendance se manifeste dans une population lorsqu'un paramètre biologique est dépendant de l'abondance de la population ou de l'un de ses stades.

Les effets négatifs de la densité dépendance est une rétroaction qui amortit les fluctuations du système, par exemple autour d'une densité maximum ou capacité d'accueil (K). La compétition et la prédation en sont des mécanismes connus, dus à la quantité limitée de ressources communes (espace, nourriture). À petite densité l'interaction est faible et l'effet densité-dépendant aussi (p. ex. Fromentin *et al.* 2001).

Le terme et le concept de densité-dépendance est aujourd'hui discuté, on lui préférerait le terme de rétroaction négative (Berryman 1999).

**Un peu de stochasticité.** Deux fronts de recherche se sont développés dans les années 1990. Premièrement l'étude des impacts climatiques à grande échelle (p. ex. Hallett *et al.* 2004), illustrée par un nombre croissant d'études sur le changement climatique, et deuxièmement les modèles stochastiques non-linéaires qui combinent les théories de la non-linéarité déterministe (Pascual & Ellner 2000) et de la stochasticité linéaire. Les processus stochastiques interviennent de deux façons. D'une part la stochasticité démographique est issue du caractère discret et non-homogène des populations (somme d'individus), qui induisent des différences aléatoires de survie et de reproduction entre individus. D'autre part, la stochasticité environnementale affecte la croissance des populations en rendant les taux démographiques variables au cours du temps et pouvant entraîner des phénomènes de régulation (Bjørnstad *et al.* 1999). Récemment, les études théoriques ont montré que la stochasticité environnementale peut interagir avec la régulation déterministe (densité-dépendante), pour donner naissance à des dynamiques qui ne relèvent pas seulement de la surimposition de bruit à des dynamiques déterministes, mais qui peuvent être qualitativement différentes (Bjørnstad & Grenfell 2001; Greenman & Benton 2005b). Dans le cadre du problème inverse proposé par l'analyse des séries temporelles, synthétiser ces approches devrait permettre de comprendre comment les fluctuations de population sont créées à partir des interactions entre la stochasticité environnementale, le forçage climatique et les dynamiques non-linéaires (Fromentin *et al.* 2000; 2001; Bjørnstad *et al.* 2004).

#### Stochasticité

Le mot «stochastique» vient certainement du terme grecque «stokhastikos» qui signifie «capable de deviner». L'utilisation de ce mot dans le sens de «déterminé aléatoirement» est apparu pour la première fois en 1934 du mot allemand Stochastik. Chatfield (2004) définit la stochasticité comme «un phénomène statistique qui évolue dans le temps suivant des lois de probabilité» mais beaucoup d'auteurs utilisent le terme «processus-aléatoire» comme un synonyme pour processus stochastique.

**Pour les stocks de pêche.** Les stocks de pêche varient de façon importante en abondance et sur une large gamme d'échelles temporelles, à haute et basse fréquences (Cushing & Dickson 1976; Fromentin *et al.* 2000). Pendant longtemps, les ressources marines ont été considérées comme inépuisables et les variations d'abondance principalement imputées à des changements migratoires. Au début du XX<sup>ème</sup> siècle, les travaux du biologiste des pêches norvégien Johan Hjort (1869-1948) menèrent à un changement de paradigme sur l'origine des variations d'abondance des populations

de poissons<sup>1</sup>. Hjort remarqua l'importance de la structure en classes d'âge des populations de poissons, les cohortes, dont l'abondance est dans une très large mesure déterminée par l'histoire juvénile des individus (Hjort 1914). Cette conception mena à considérer par la suite la variabilité du recrutement et la capacité reproductrice comme un point central de la détermination des variations d'abondance des stocks (Kendall & Duker 1998). À cette même époque, en 1909, Bjørn Helland-Nansen et Fritdjof Nansen (connu pour ses expéditions arctiques) écrivent à propos des relations entre environnement et populations de poissons (Ottersen *et al.* 2004) :

*«It is expected that variations in the physical conditions of the sea have a great influence upon the biological conditions of the various species of fishes living in the sea, and it might therefore also be expected that such variations are the primary cause of the great and hitherto unaccountable fluctuations in the fisheries.»* (Helland-Nansen and Nansen 1909).

Aujourd'hui il est largement accepté que l'exploitation est un facteur essentiel dans la détermination des fluctuations des stocks exploités. Si elle est souvent associée aux fluctuations à long-terme des stocks (p. ex. à leur tendance à la décroissance), les variations à plus court-terme sont elles souvent associées aux interactions intra- et inter-spécifiques mais surtout à la variabilité des conditions environnementales, qui affecte directement des processus biologiques tels que la reproduction ou la croissance (Drinkwater 2005). Les exemples des fluctuations historiques des stocks de petits (Baumgartner *et al.* 1992) et de grands pélagiques (Ravier & Fromentin 2001) à court- et long-terme, montrent cependant que la pêche n'est pas le facteur exclusif générant les tendances dans les stocks. Aujourd'hui les exemples se sont accumulés pour montrer que les fluctuations à moyen et long-terme des conditions climatiques pouvaient souvent être associées aux variations d'abondance des populations marines (p. ex. Fromentin & Planque 1996), mettant en avant le rôle déterminant des conditions environnementales au travers de processus biologiques clé affectant le renouvellement des populations (p. ex. Planque & Frédou 1999). Ainsi depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle, l'écologie des pêches s'est focalisée sur le problème de la prédiction de la production du nombre de juvéniles qui formeront le recrutement, c'est à dire le nombre d'individus survivant jusqu'à un âge donné, atteignant la maturité sexuelle ou devenant disponibles pour la pêche (Hilborn & Walters 2003). Les causes environnementales des variations de croissance, de survie et de reproduction des poissons est donc un question centrale car déterminante pour la variabilité interannuelle observée dans le recrutement (Hjort 1914; Fromentin & Restrepo 2001).

---

<sup>1</sup>Il y a cependant des exemples historiques très clairvoyants comme celui du père Jean-Baptiste Labat (1663-1738) qui dans les mémoires de ses voyages aux caraïbes fait le lien entre chute d'abondance, capacité reproductrice des tortues et exploitation humaine, en arguant que les populations de tortues se renouvellent trop lentement pour pouvoir supporter la pêche intensive sans grande perte d'abondance (Labat 1722).

## 1.2 Forçage environnemental, déclencheur naturel de fluctuations

Les fluctuations naturelles dans les écosystèmes marins sont issues d'une combinaison entre les interactions communautaires (processus biotiques) et l'influence des variations dans l'environnement physique (processus abiotiques) (Werner *et al.* 2004). Comme cela a déjà été remarqué, en écologie terrestre les processus biotiques tiennent une place centrale. En écologie marine ce sont plutôt les facteurs environnementaux qui sont favorisés, qu'ils soient explorés sur des variables locales comme la température ou depuis les années 1990 sur des indices climatiques à plus grande échelle comme l'oscillation Atlantique Nord (Hurrell 1995). Néanmoins, la multiplicité des échelles auxquelles fluctuent les variables environnementales et la réponse potentiellement complexe des stocks (non-linéarité), se traduit souvent par une difficulté à établir de façon claire les liens entre les changements dans l'environnement physique et la réponse des stocks. Tout effet environnemental est en premier lieu ressenti à l'échelle du métabolisme, régulé par des réactions chimiques dépendantes de l'activité enzymatique. Parce qu'elle régule l'activité enzymatique et que les poissons sont très généralement ectothermes, la température du milieu physique est un paramètre important pour de nombreux processus biologiques. À l'échelle de l'individu, les variations des conditions environnementales affectent des paramètres démographiques cruciaux comme la vitesse de la croissance, la maturation sexuelle ou la survie larvaire. À l'échelle de la communauté, les effets des conditions environnementales peuvent se traduire par la modification des relations trophiques et des trajectoires migratoires ou encore des changements de distribution spatiale. *In fine* les conditions environnementales peuvent avoir une répercussion sur l'efficacité de la pêche au travers de changements de capturabilité et de disponibilité.

**Modification de la croissance.** Les poissons ne possèdent pas de régulation interne de la température, ce sont des ectothermes. Les réactions métaboliques étant régulées par des enzymes dont l'activité est dépendante de la température, elle est de ce fait la variable environnementale la plus étudiée. La croissance des individus n'échappe pas à cette règle car tous les processus biologiques liés à la nutrition comme la recherche et la prise alimentaire, la digestion, l'assimilation des nutriments et l'excrétion sont affectés par la température (p. ex. Tort *et al.* 2004). Mais l'effet de la température peut aussi être indirect au travers de changements dans l'abondance de la nourriture, dans la longueur de la période de nutrition, dans la distribution des proies, prédateurs et compétiteurs. L'effet de la température sur la croissance est particulièrement clair et important dans le cas de la morue (*Gadus morhua*).

La représentation de la vitesse de croissance somatique (coefficient de von Bertalanffy) en fonction de la température moyenne (Fig. 1.1) montre clairement que les stocks dans les zones où la température moyenne est la plus basse (p. ex. stocks arctiques) présentent la croissance la plus lente alors que dans les zones plus chaudes (p. ex. mer celtique) la croissance est nettement plus rapide (voir aussi Brander 1995). La croissance de la morue est aussi affectée à plus petite échelle temporelle par la température qui est reliée pour beaucoup de stocks aux variations inter-annuelles de croissance (Brander 1995; de Cárdenas 1996). La croissance des larves est aussi une fonction de la température et les taux de croissance les plus grands sont obtenus pour des températures comprises entre 10°C et 15°C. L'effet de la température sur la croissance est cependant affecté par la taille (et l'âge) des individus, les plus grands ayant une croissance plus rapide pour des températures moins élevées (Björnsson & Steinarsson 2002) à cause de changements dans le mode de nutrition (McKenzie 1938; Drinkwater 2005). Enfin la disponibilité en nourriture module aussi cet effet, la température augmentant la croissance dans des conditions non-limitantes, mais la réduisant dans le cas inverse (Ottersen *et al.* 2004).

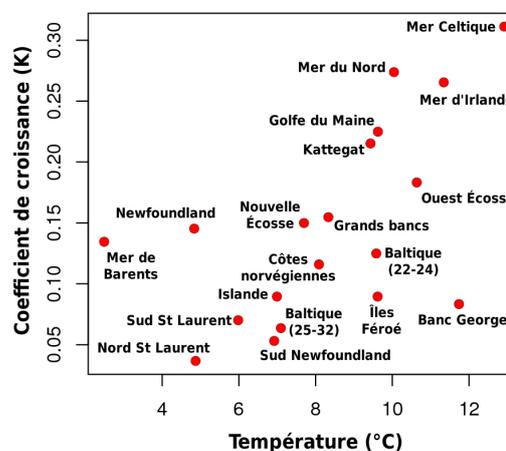


Figure 1.1: Relation entre le coefficient de croissance de von Bertalanffy (K) et la température de surface moyenne pour 19 stocks de morue (*Gadus morhua*) de l'Atlantique.

**Reproduction et recrutement: changements d'abondance.** Depuis les travaux de Hjort (1914; 1926) les différences d'intensité dans le recrutement sont considérées comme un facteur principal des variations d'abondance des stocks (Kendall & Duker 1998). La détermination du nombre d'individus d'une jeune cohorte survivant suffisamment longtemps pour entrer dans le segment exploité de la population, le recrutement, est ainsi la question numéro un de l'écologie des pêches depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle (Ottersen *et al.* 2004). Si l'intensité du recrutement est affectée par la pêche (réduction et troncation de la biomasse féconde) et les interactions biotiques (prédation, cannibalisme, compétition), sa variabilité est dans une large mesure attribuée aux changements dans les conditions environnementales et principalement au travers de la température et de la disponibilité en nourriture affectant le développement et la survie lors du stage larvaire (Hjort 1914; Fromentin & Restrepo 2001). Par exemple, les fluctuations à long-terme de la biomasse féconde du stock Norvégien des harengs (*Clupea harengus*) reproducteurs de printemps semblent être dues à la

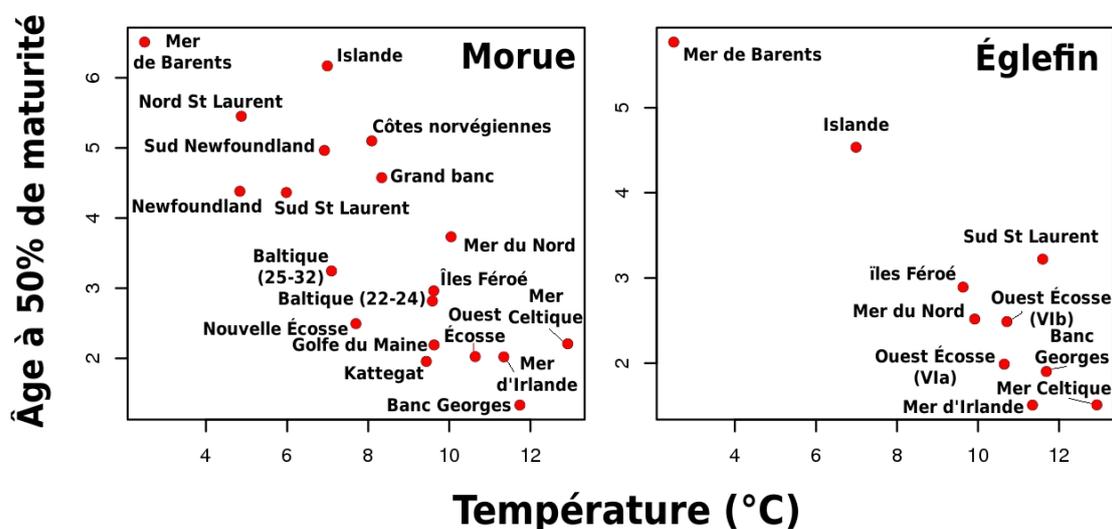


Figure 1.2: Relation entre l'âge auquel 50% du stock atteint la maturité et la température de surface moyenne, pour les stocks Atlantique de morue (*Gadus morhua*) et d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*).

variation de la survie des recrues, et corrélée aux variations à long-terme de la température annuelle moyenne des masses d'eau Atlantique pénétrant dans la mer de Barents (Torensen & Oestvedt 2000). De telles associations entre les fluctuations à long-terme de l'environnement et du recrutement ont aussi été relevées pour d'autres espèces comme le thon germon (*Thunnus alalunga*), pour lequel le recrutement dépend des conditions climatiques du nord Atlantique (Santiago 1997; Marsac 1999).

La température affecte la maturité sexuelle au travers du métabolisme, le développement des gonades étant plus rapide dans des conditions plus chaudes alors qu'une température plus froide ralentit le développement des gonades et repousse la ponte. La relation entre l'âge à maturité et la température de surface pour les stocks de morue et d'églefin en donnent un exemple clair (Fig. 1.2). Les stocks de morue situés dans les zones les plus froides (p. ex. Labrador/Newfoundland) peuvent atteindre la maturité sexuelle après l'âge de 6 ans alors que ceux situés dans les zones plus chaudes mûrent entre 1 et 2 ans (p. ex. mer Celtique). D'après Drinkwater (2005) l'âge à maturité des stocks de morue décroît d'un an pour 2°C d'augmentation de température, ce qui est confirmé par nos données (Fig. 1.2). La température peut affecter la date de ponte de la morue en affectant la vitesse de développement des gonades mais aussi provoquer des délais dans les périodes de migrations reproductrices (Hutchings & Myers 1994). Elle affecte aussi la taille des oeufs et des larves ainsi que le temps d'incubation, plus long en eau froide, rendant les oeufs plus vulnérables

à la prédation (Miller *et al.* 1995). Pour les stocks de morue, les différences d'intensité du recrutement sont bien reliées aux variations de température mais l'effet n'en est pas univoque (Sætersdal & Loeng 1987). Le signe de la relation entre la température et le recrutement des stocks de morue varie entre les stocks et les zones, étant plutôt positive pour les stocks d'eau froide la relation devient négative pour les stocks d'eau chaude, alors que les stocks dans les températures de transition ne montrent pas de relation claire avec la température (Planque & Frédou 1999).

Cependant contrairement à la croissance, le recrutement est un processus qui n'est pas simplement tributaire de l'abondance des oeufs et des processus métaboliques individuels liés à la température. L'intensité du recrutement (succès reproductif net) est modulé par les conditions spatio-temporelles qui vont influencer la survie des oeufs et des larves, qui sont des stades sensibles aux conditions environnementales (Myers *et al.* 1993). La diversité des échelles et des processus impliqués rend difficile la proposition d'un mécanisme simple et général pour expliquer la variabilité du recrutement mais néanmoins, les conditions de nutrition lors du stade larvaire sont identifiées comme déterminantes (Fromentin & Restrepo 2001). Hjort (1914) proposa que la survie des oeufs et des larves est affectée par (i) des changements dans la disponibilité de la nourriture planctonique pour les larves et par (ii) l'influence du vent et des courants sur la dérive des oeufs et des larves, loin des zones riches en plancton. À grande échelle, la direction et à l'intensité du vent modifient les conditions de turbulence, les courants de surface ainsi que la stratification de la colonne d'eau, ce qui peut induire des variations de concentration du bloom saisonnier de plancton (Lasker 1975; Cury & Roy 1989) et le désynchroniser d'avec l'apparition des larves («match-mismatch hypothesis», Cushing 1990). À plus petite échelle les changements de turbulence dus au stress du vent affectent la probabilité de rencontre entre nourriture planctonique et larves (Ottersen & Sundby 1995; Sundby *et al.* 1994). Les oeufs et les larves sont aussi largement passifs et peuvent être transportés sous l'effet des courants et du vent (Drinkwater *et al.* 2000), mais aussi par des structures océanographiques méso-échelle comme les tourbillons du Gulf-Stream (Myers & Drinkwater 1989), jusqu'à des sites aux conditions défavorables réduisant la survie ou empêchant le retour au stock d'origine (Sinclair 1988). Les mécanismes décrits précédemment illustrent l'importante liaison dans le temps et l'espace des processus qui déterminent le recrutement, soulignant l'intérêt explicatif des cadres de travail intégrant les dimensions spatiale et temporelle (Cury *et al.* 2008).

Un cadre explicatif intégré a été développé dans l'étude du mécanisme de recrutement des stocks de petits pélagiques côtiers (sardine, anchois). Ces stocks sont très mobiles, ont une nourriture basée sur le plancton, une croissance plutôt rapide et une courte espérance de vie. Ces caractéristiques rendent ces espèces très sensibles au forçage environnemental auquel leur réponse peut être à la fois intense et très

rapide. Dans les zones d'upwellings côtiers, la détermination des conditions favorables à un recrutement important est relié à de multiples variables environnementales, dont le vent est un moteur important. C'est notamment le cas pour le stock de sardine ibérique (*Sardina pilchardus*), qui est affecté par l'intensité de l'upwelling dont l'activité est liée aux conditions de vent (Guisande *et al.* 2001). Dans de tels systèmes, la disponibilité en nourriture ainsi que la turbulence sont soumis à l'intensité du vent qui active le mélange dans la colonne d'eau par le biais de la spirale d'Eckman. Ce mélange affecte la date d'apparition ainsi que la taille du bloom de printemps de phytoplancton en activant l'advection des nutriments dans les couches de surface ainsi qu'en mettant fin à la stratification thermique de la colonne d'eau, ce qui augmente la probabilité de rencontre entre les larves et ses proies. Le succès du recrutement est ainsi tributaire d'un ensemble de paramètres favorables, une fenêtre environnementale optimale dont la forme est en dôme (Cury & Roy 1989; Roy *et al.* 1992). Cette fenêtre environnementale optimale peut être définie en utilisant l'approche plus générale de la «triade fondamentale» (Bakun 1996; Bakun & Agostini. 2001), qui fournit un cadre permettant d'expliquer le succès reproductif net en fonction de trois processus physiques principaux qui sont combinés pour produire un habitat reproductif favorable. Cette triade comprend : i) les processus d'enrichissement (upwelling, mélange), ii) les processus de concentration (convergences, fronts et stabilité de la colonne d'eau) et iii) les processus de rétention ou d'exportation vers des habitats favorables. Récemment, cette approche est prolongée par l'étude des processus meso-échelle (p. ex. tourbillons, fronts) permise par l'avènement de données à résolution spatiale plus fine (données satellites et sorties de modèles hydrodynamiques) et l'utilisation d'approches de modélisation couplant les aspects hydrodynamique et biologique (Cury *et al.* 2008).

**Changements de distribution.** Les conditions environnementales telles que la température participent avec la disponibilité en nourriture et la présence d'aires de ponte appropriées, à la détermination des grandes aires de répartition des espèces. La plupart des stocks ont une température de préférence et les fluctuations des conditions ambiantes peuvent entraîner un changement dans les limites de leur aire de répartition (Rose 2005). Ce changement peut être lent, par exemple en réponse au changement climatique (Southward *et al.* 1995; Quéro 1998; Stebbing *et al.* 2002), mais il peut être aussi rapide en réponse à un événement climatique de forte intensité comme El Niño (Lehodey *et al.* 1997). Il existe aussi des cas intermédiaires comme pour le stock de morue arcto-norvégien qui est sensible aux changements de température à court-terme, mais dont les effets sur le changement de site de ponte est différé à l'échelle décennale (Sundby & Nakken 2008). Les variations environnementales en produisant des conditions sub-optimales pour les espèces, principalement en limite d'aire de distribution, conduisent à des modifications de distribution et de biomasse

comme dans le cas de l'alternance sardine/hareng dans l'Atlantique Nord-Ouest (Alheit & Hagen 1997). Ces changements géographiques peuvent affecter en retour la pêche au travers de changements de capturabilité et de disponibilité. Par exemple, le thon albacore (*Thunnus albacares*) et le patudo (*Thunnus obesus*) sont affectés par un changement dans la structure de la colonne d'eau. Les changements verticaux de la structure thermique associés à El Niño remontent et étendent leur habitat ce qui augmente les taux de capture des senneurs et des canneurs d'albacore ainsi que ceux des ligneurs de patudo (Lehodey 2004).

**Les indices climatiques.** Les fluctuations environnementales ont des effets direct (métabolisme) et indirect (interactions biotiques) sur les processus biologiques. Cependant comme on l'a vu la réponse des stocks, notamment quant au recrutement, n'est pas seulement contingente aux variations d'une variable physique (température, intensité du vent et des courants) mais dépend de leur conjonction spatio-temporelle comme c'est le cas dans les écosystèmes d'upwelling (p. ex. triade fondamentale). Les variables locales considérées indépendamment les unes des autres peuvent être associées aux variations de processus écologiques mais leur pouvoir prédictif est souvent faible ou transitoire. Les variables environnementales ne sont pas indépendantes, elles sont souvent gouvernées par des processus climatiques de grande échelle reflétant les interactions entre les processus atmosphériques et océaniques (Ottersen et al. 2001). Ces interactions se traduisent par des fluctuations climatiques complexes souvent synthétisées au travers d'indices, qui intègrent à grande échelle une plus grande complexité climatique que les variables locales. Bien que les variations de ces indices soient parfois difficiles à articuler avec les processus physiologiques sous-jacents, ils sont généralement plus efficaces que les variables locales pour prédire les processus écologiques parce qu'ils représentent en un seul indice la conjonction de plusieurs variables et capturent les différentes sources environnementales de stress biologique (Hallett et al. 2004). Depuis les années 1990 ces indices ont donc été utilisés avec succès dans de très nombreuses études (p. ex. Ottersen et al. 2001) où ils ont par exemple été corrélés à des variations d'abondance de plancton (Fromentin et Planque 1996), de croissance (Drinkwater 2002), de recrutement (Ottersen et Stenseth 2001b) et de distribution (Ottersen et al. 1998).

Les exemples les plus connus de ces variations climatiques sont sans doute le «Southern Oscillation Index» dans le Pacifique tropical (SOI, Philander 1990) et la «North Atlantic Oscillation» qui, comme son nom l'indique, concerne l'Atlantique Nord (NAO, Rogers 1984, Hurrell 1995) et nous intéresse donc plus particulièrement. Le NAO est un indicateur robuste du comportement climatique de l'hémisphère Nord (Rogers 1984, Barnston et Livezey 1987) représenté par une alternance dans la différence de pression entre la zone subtropicale des Açores, pôle des hautes pres-

sions, et la zone de l'Islande, Il n'y a pas de façon universelle de décrire la structure spatiale du NAO et il n'y a donc pas d'indice unique pour décrire son évolution temporelle. La plupart des indices sont cependant soit calculés à partir de la différence d'anomalie de pression de surface entre différentes localités des deux pôles (p. ex. Lisbonne, Portugal, et Stykkisholmur, Islande), soit à partir des composantes principales obtenues par analyse spatiale multivariée (i.e., Empirical Orthogonal Functions, EOF) de champs de pression. Si la première approche permet d'obtenir une plus grande étendue temporelle, elle comporte cependant le désavantage d'être calculée entre deux points fixes et ne prend pas en compte la mobilité spatiale des pôles durant l'année, ce qui ne la rend pertinente que pour certaines périodes et surtout pour l'hiver (voir le site de Hurrell, <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/naointro.html>).

Les alternances NAO+/NAO- ont une influence sur de nombreux phénomènes environnementaux terrestre et marins, particulièrement pendant la période hivernale. Une phase positive du NAO (Fig. 5A) reflète un gradient de pression fort sur le dipôle hautes/basses pressions, soit une pression plus faible en Islande et plus forte sur les Açores. Cette plus grande différence de pression entraîne des vents d'Ouest plus intenses et des tempêtes hivernales plus fréquentes traversant l'Atlantique vers le Nord de l'Europe. Ce processus amène de l'air plus chaud et plus humide sur la côte Sud-Est des États-Unis et également sur l'Europe, conduisant à des précipitations plus abondantes ainsi qu'à une température de la mer plus élevée. Les phases positives du NAO sont au contraire marquées par un air plus sec et des précipitations moindres sur le bassin méditerranéen ainsi que

pôle des basses pressions.

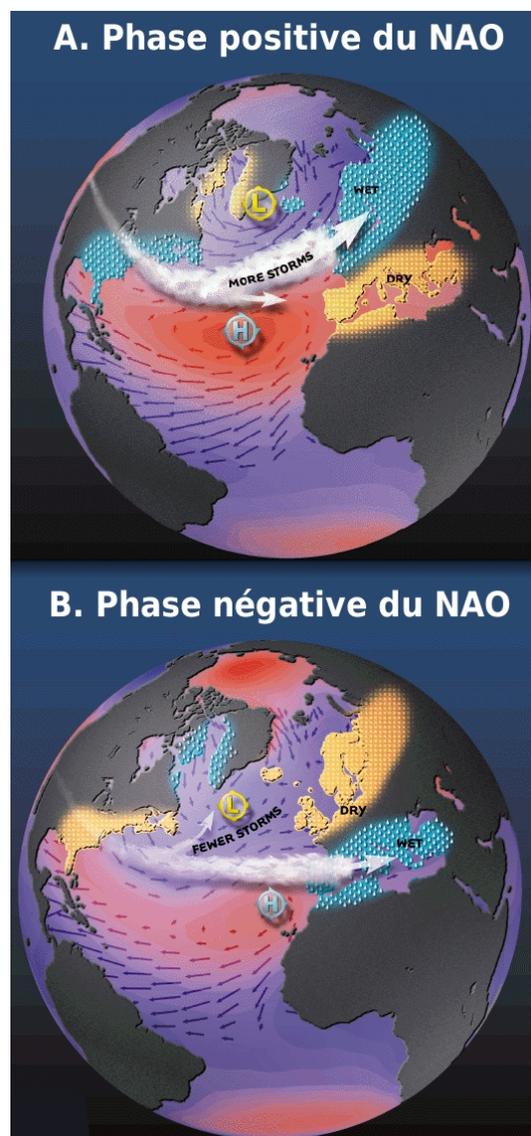


Figure 1.3: Principaux effets climatiques des phases A) positives et B) négatives du NAO. Modifié de [www-paoc.mit.edu/paoc/research/nao.asp](http://www-paoc.mit.edu/paoc/research/nao.asp).

par des températures plus basses sur la côte Est du Canada. Les phases négatives du NAO (Fig. 5B) sont marquées par les phénomènes contraires. Le gradient de pression moins fort sur le dipôle est associé à des vents d'Ouest et des tempêtes d'hiver moins intenses, ces dernières ont une trajectoire plus Sud et atteignent le bassin méditerranéen. Les hivers sont plus froids et secs sur l'Europe et le Sud-Est des États-Unis alors qu'ils sont plus chauds et humides sur la côte Est du Canada et sur le bassin méditerranéen. Le NAO influence aussi les courants principaux de l'Atlantique et son influence possible sur le positionnement latitudinal du Gulf Stream a été discutée sans toutefois mener à une conclusion définitive (Taylor et Stephens 1998, Joyce et al. 2000).

Les indices climatiques sont donc des variables intégratives : (i) ils synthétisent les fluctuations d'une grande diversité de processus environnementaux et (ii) ils décrivent les tendances environnementales sur une grande échelle spatiale. Ces propriétés font des indices climatiques des descripteurs de l'évolution conjointe de plusieurs variables environnementales, dont les fluctuations permettent de capturer des liens complexes entre les processus écologiques et l'environnement (p. ex. Lehodey *et al.* 1997). La recherche d'associations entre indices climatiques et processus écologiques relève d'un changement d'échelle de l'observation du lien mécaniste entre écologie et environnement qui en fait de puissantes variables prédictives, mais cependant souvent insuffisantes pour comprendre le détail des interactions qui nécessite la synthèse de l'information locale afin d'en identifier les mécanismes (Hallett *et al.* 2004).

**Forçage dans le domaine fréquentiel ?** Le domaine fréquentiel, fondé sur la nature fluctuante des données, offre un cadre pertinent pour décrire et identifier de façon formelle les modes de fluctuation caractéristiques des séries temporelles. Les méthodes d'analyse dans le domaine fréquentiel, particulièrement l'analyse spectrale, ont été utilisées pour caractériser les échelles de fluctuations des séries temporelles de populations et notamment des stocks de poissons (Bjørnstad *et al.* 1999; Fromentin *et al.* 2000; Ravier & Fromentin 2004). Ces analyses ont révélé des spectres complexes qui reflètent la présence de fluctuations à court et long-terme ainsi que la nature souvent non-stationnaire des séries, qui est dans la nature une règle plutôt qu'une exception (Hastings 2001; Benton *et al.* 2006). Ces spectres complexes sont aussi obtenus lors de l'analyse des fluctuations environnementales et notamment dans les environnements marins. Par exemple la température de surface contient des fluctuations substantielles non-pas uniquement à l'échelle inter-annuelle mais aussi aux échelles décennales, pluri-décennales et séculaires (Steele 1985; Steele & Henderson 1994). La relative similarité des propriétés spectrales des variables environnementale et écologique, particulièrement en milieu marin, a naturellement mené à suggérer que les échelles de fluctuation dans l'environnement pouvaient forcer les échelles de

fluctuation de processus écologiques. Steele (1984) montre qu'à l'aide d'un modèle simple de population et d'une variable environnementale contenant des fluctuations à court et long-terme, il est possible de recréer les fluctuations pluri-décadales des stocks de pélagiques. Cependant ce forçage se révèle plus complexe car il est souvent difficile d'identifier dans la dynamique les effets de l'environnement des effets biologiques ou de l'exploitation (Jonzén *et al.* 2002). La combinaison d'une régulation intrinsèque et/ou d'une population à longue espérance de vie peut propager un recrutement stochastique dans les classes d'âge et générer des fluctuations à basse fréquence pouvant être attribuées de façon erronée à un effet de l'environnement ou de l'exploitation (Bjørnstad *et al.* 2004). Toutes les échelles temporelles de fluctuations environnementales sont donc à même d'influencer la dynamique des stocks. La description fréquentielle des variations des séries temporelles permet de quantifier formellement les modes de variation ainsi que leur importance relative dans le signal (Halley 1996) et ces propriétés rendent ce cadre attractif afin de comprendre l'origine de la variabilité des stocks.



# Chapitre 2

## Décrire la variabilité des systèmes naturels

### 2.1 Quelques approches fréquentielles en écologie

L'étude des fluctuations a, tôt dans l'histoire des sciences, fait l'objet de la mise au point de méthodes afin de détecter et comprendre les tendances et les cyclicités des phénomènes naturels. Aujourd'hui la reconnaissance de l'importance de l'environnement sur les processus écologiques nécessite de décrire les caractéristiques des fluctuations mais aussi d'explorer la dépendance entre séries écologiques et environnementales (Cazelles & Stone 2003). Contrairement au domaine temporel, le domaine fréquentiel se fonde sur la nature fluctuante des données. Par la prise en compte explicite des échelles de variation dans les signaux il fournit des approches et des outils adaptés à la caractérisation et à l'étude des fluctuations en écologie (p. ex. Gaston & MacArdle 1994; Inchausti & Halley 2002).

**Contraintes sur l'analyse des fluctuations.** Une des caractéristiques des séries écologiques est la présence courante de fluctuations à long-terme (basse fréquence) dans les séries temporelles qui se traduit par de l'autocorrélation positive. En d'autres termes la valeur de la variable à un instant donné dépend de l'état de la variable aux instants précédents. Une autre caractéristique est la non-stationarité qui s'illustre par la présence de phénomènes transitoires (Hastings 2001; Benton *et al.* 2006) générés par des changements de dynamique à l'échelle multidécennale sous l'effet de perturbations environnementales («regime shift», p. ex. Francis & Hare 1994) ou par des dynamiques non-linéaires (Cazelles *et al.* 2001). La non-stationnarité et l'autocorrélation des séries écologiques reflètent des propriétés d'intérêt de la variabilité que l'on cherche à expliquer. Cependant elles sont dans le même temps limitantes pour l'utilisation des techniques d'inférence statistique et de détection des cyclic-

ités permettant des les comprendre (Chatfield 2004). L'autocorrélation et la non-stationnarité entraînent le viol de l'hypothèse d'indépendance sérielle des observations et empêchent l'application des techniques classiques d'analyse des séries temporelles telle que l'analyse spectrale.

Depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle il est classique d'utiliser des techniques de «pré-blanchissement» afin de stationnariser et enlever les basses fréquences de la série temporelle avant son analyse. Les principales techniques employées pour stabiliser la moyenne et la variance des séries sont la correction de tendance (régression linéaire sur le temps, modèle autorégressif, filtres), la transformation (log, racine carrée ou fonction plus complexe), la différenciation (simple ou multiple) ou encore l'utilisation du taux de croissance entre deux pas de temps successifs. Sur le plan quantitatif Pyper & Peterman (1998) montrent que la méthode d'ajustement du degré de liberté du test est la plus conservatrice vis à vis de l'erreur de type I (rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie) et de l'erreur de type II (accepter l'hypothèse nulle alors qu'elle est fausse) alors que les méthodes de pré-blanchissement contrôlent bien l'erreur de type I mais peuvent faire augmenter l'erreur de type II, *i.e.* réduire la puissance du test, particulièrement dans les cas où les basses fréquences représentent une proportion substantielle de la variance. La discussion de Pyper & Peterman (1998) ne se limite pas à la question de l'inférence, mais touche la question de fond de l'importance de la considération des modes de variation des séries temporelles en fonction de la question écologique. Il est par exemple exclu de corriger les basses fréquences lorsque des phénomènes comme les régimes shifts ou les variations climatiques sont étudiés, car ce sont alors particulièrement ces échelles de variation qui sont pertinentes.

Les méthodes de pré-blanchissement ont ainsi été critiquées très tôt, dès les années 20, parce que corriger les tendances plutôt que de les expliquer conduit à négliger des processus potentiellement importants. L'utilisation de pré-traitements nécessite d'être contrôlée en regard (i) des échelles de variation dominantes de la série, (ii) de la proportion de la variance analysée (est-ce du bruit ?), (iii) de la perte de la signification biologique de la mesure initiale (cas des transformations). Les captures de thon rouge par les madragues méditerranéennes sont par exemple des séries dont

#### Stationnarité

Une définition mathématique de la stationnarité est que la distribution de l'ensemble  $(X(t_1), \dots, X(t_k))$  est la même que celle de  $(X(t_1 + \tau), \dots, X(t_k + \tau))$  quels que soient  $t_1, \dots, t_k, \tau$  (Chatfield 2004).

Plus intuitivement et en pratique on utilise la stationnarité de second-ordre. On considère alors qu'un processus est stationnaire s'il n'y a pas de changement au cours du temps pour les deux premiers moments de la distribution de la variable, à savoir la moyenne (*i.e.* pas de tendance) et la variance (*i.e.* homoscedasticité).

la variance est dominée par des fluctuations à relativement long-terme d'une période de 100 à 120 ans, mais ces séries contiennent aussi des fluctuations à plus court-terme, d'une période de 15-25 ans (Ravier & Fromentin 2001). Les tendances à long-terme expliquent de 45% à 80% de la variance totale de ces séries (dépendant de leur longueur) et fait d'elles l'échelle à examiner pour comprendre l'origine de la variabilité des séries (Fromentin *et al.* 1998). Il est courant de re-échelonner la variance du signal par lissage (filtres) afin d'enlever la variabilité à court-terme dans les données pour focaliser l'étude sur les phénomènes à basse fréquence (Ravier & Fromentin 2001). Ce traitement accroît néanmoins l'erreur de type I et justifie l'utilisation d'ajustement du degré de liberté pour tester l'association. Enfin on sait que, notamment pour les stocks de poissons, les dynamiques animales ne sont pas seulement issues d'une surimposition de processus à différentes échelles temporelles mais plutôt de l'interaction de processus (Bjørnstad *et al.* 2004). La dénaturation de la complexité des échelles de variations du signal peut ainsi empêcher de comprendre quels sont les mécanismes qui en sont à l'origine (Jonzén *et al.* 2002). Par exemple, les populations structurées en âge peuvent propager un recrutement stochastique et créer des fluctuations à basse fréquence dont l'origine n'est pas associée à une échelle particulière de variation dans l'environnement.

Comprendre l'origine complexe des fluctuations écologiques nécessite de considérer l'échelle de variation des séries temporelles mais aussi des processus que l'on cherche à détecter, tout en ne négligeant *a priori* l'importance d'aucune d'entre elles. Le domaine fréquentiel offre un cadre de travail explicite pour la description et l'identification des échelles de variation des signaux.

**De l'analyse spectrale à la décomposition par ondelettes.** L'analyse des séries temporelles est probablement née avec l'astronomie et l'économie. Si les astronomes sont

**Corrélation entre deux séries autocorrélées:  
ajustement des degrés de liberté.**

Chelton (1984), modifié par Pyper & Peterman (1998)

1. Soit  $x$  et  $y$  de taille  $N$ , calculer le coefficient de corrélation
2. Pour les délais  $j \in [1, \frac{N}{5}]$  calculer l'autocorrélation des séries :

$$r_{xx}(j) = \frac{N \sum_{j-1}^{N-j} (X_t - \bar{X})(X_{t-j} - \bar{X})}{(N-j) \sum_{j-1}^{N-j} (X_t - \bar{X})^2}$$

où  $\bar{X}$  est la moyenne de la série.

3. Taille de l'échantillon corrigé :

$$N' = \frac{1}{\frac{1}{N} + \frac{2}{N} \sum_j r_{xx}(j)r_{yy}(j)}$$

4. Comparer le coefficient de corrélation à sa distribution théorique à  $N' - 2$  degrés de liberté.

les premiers à avoir constitué des séries temporelles (Fig. 2.1), l'économie à grandement contribué au développement de l'étude des cyclicités. L'analyse fréquentielle est concrètement apparue au XIX<sup>ème</sup> siècle avec le mathématicien français Joseph Fourier (1768-1830) qui se fonda sur le travail d'Euler (1707-1783) et fit la proposition que toute fonction périodique pouvait être écrite comme la somme de fonctions sinus et cosinus, menant à la fameuse méthode de décomposition en séries de Fourier (Jean-Marie Dufour librement disponible sur internet [www.euroestech.net/resources/tsa\\_history.pdf](http://www.euroestech.net/resources/tsa_history.pdf)). L'analyse spectrale est un outil puissant pour l'étude des cyclicités d'un signal et cette approche a été rendue populaire par l'avènement du numérique, mettant à la disposition de tous algorithmes (dont la transformée rapide de Fourier, 'Fast Fourier Transform') et moyens de calcul performants. Le début de l'application de l'analyse spectrale à des questions écologiques remonte au milieu du XX<sup>ème</sup> siècle avec l'analyse de la cyclicité des données de Lynx du Canada par Bartlett (1954).

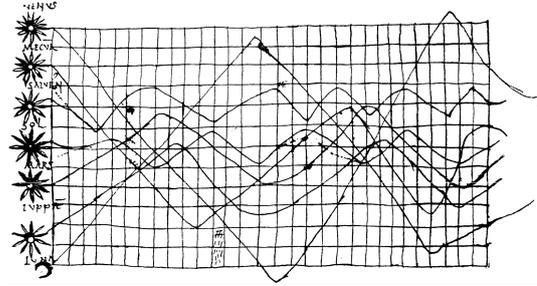


Figure 2.1: Inclinaison des orbites des sept planètes (X<sup>ème</sup> siècle). Issu du document de Jean-Marie Dufour (voir texte).

L'analyse spectrale d'une série temporelle décompose la variance en composantes harmoniques de différentes fréquences et le spectre représente l'intensité de chacune des fréquences dans le signal. La densité spectrale  $I$  pour chaque fréquence  $\omega_p$  de la série temporelle  $x$  de taille  $N$  peut être obtenue à partir de la fonction d'autocorrélation mais s'obtient plus efficacement à partir de la décomposition en séries de Fourier :

$$I(\omega_p) = \frac{1}{\pi N} \left[ \left( \sum_{t=1}^{t=n} x_t \cos(\omega_p t) \right)^2 + \left( \sum_{t=1}^{t=n} x_t \sin(\omega_p t) \right)^2 \right]$$

avec  $\omega_p = \frac{2\pi p}{N}$ ,  $p \in [1, \frac{N}{2}]$ .

On obtient alors en notation complexe :

$$I(\omega_p) = \frac{1}{\pi N} \left\| \sum_{t=1}^{t=n} x_t e^{it\omega_p} \right\|^2$$

L'amplitude de chacune des fréquences dans le spectre correspond au module du complexe associé à chaque fréquence.

Cependant l'estimation spectrale n'est pas convergente, la variance d'estimation ne tend pas vers 0 lorsque  $N$  tend vers l'infini, et présente une grande variance d'estimation (Chatfield 2004). Une approche pour résoudre ce problème est le lissage dans le domaine fréquentiel en appliquant une fenêtre de lissage au spectre (p. ex. Parzen, Bartlett, Hamming, Hanning), ou noyau de lissage (p. ex. Vasseur & Yodzis 2004; Royer & Fromentin 2007). Une approche alternative est la méthode multitaper (Thomson 1982; 1990) beaucoup utilisée dans l'analyse de signaux géophysiques (p. ex. Breaker 2006).

Cette méthode produit une estimation robuste du spectre en conservant un compromis optimal entre résolution et variance (Percival & Walden 1993; Ghil & Vautard 1991). Elle s'appuie sur l'utilisation d'une famille de «tapers», c'est à dire des séries temporelles qui sont utilisées pour pondérer les données. Ces tapers sont orthogonaux entre eux ce qui permet que chacun d'eux échantillonne la série initiale de façon indépendante et compense l'information perdue par les autres. Leurs valeurs faibles en début et en fin de séquence permet de donner moins d'importance aux extrémités de la série initiale afin de réduire les «effets de bord» dans l'estimation. Avant l'estimation du spectre, chacun des tapers est multiplié à la série initiale pour améliorer l'estimation en réduisant les «fuites» de densité spectrale entre fréquences (Fig. 2.2). Ces tapers sont issus d'une séquence appelée séquence sphéroïdale discrète de prolate (Discrete Prolate Spheroidal Sequence), ou séquence de Slepian, dont la génération associe chaque taper à une valeur propre indiquant le pourcentage de la variance totale qu'ils expliquent (Slepian 1978; Thomson 1982). On peut choisir le nombre de tapers générés par la séquence, mais la littérature indique que 3 tapers sont suffisants pour conserver un bon compromis entre variance et résolution (Ghil *et al.* 2002).

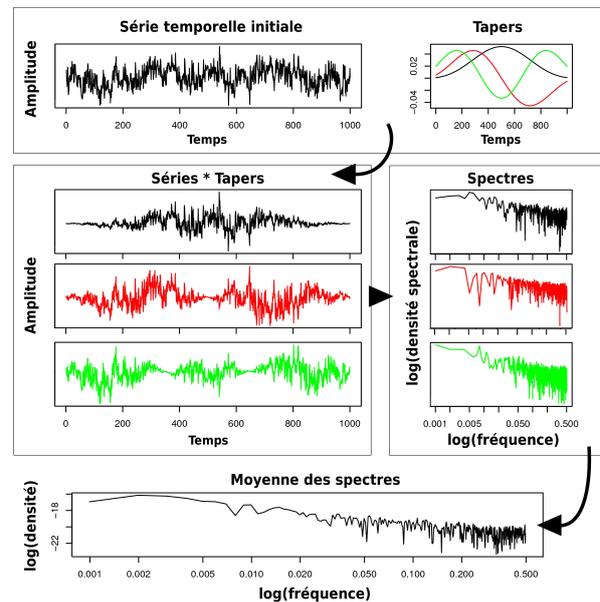


Figure 2.2: Méthode d'estimation du spectre par multitaper. Les tapers permettent de limiter les fuites de densité spectrale. Le spectre est estimé en combinant les spectres obtenus à l'aide de chacun des tapers (voir texte).

On estime d'abord le spectre ( $S_i$ ) de la série initiale ( $y$ ) multipliée à chacun des « $i$ » tapers (les «spectres propres») par transformée rapide de fourier (Fig. 2.2). L'esti-

mation du spectre s’obtient par la moyenne pondérée des spectres propres lors d’une procédure itérative (“adaptively weighted multitaper spectrum”) qui adapte la pondération à chaque itération (Lees & Park 1995) :

$$S(f) = \frac{\sum_{i=1}^{i=3} w_i S_i(f)}{\sum_{i=1}^{i=3} w_i} \quad \text{et} \quad w_i = \frac{\sqrt{\lambda_i} S_i(f)}{\lambda_i S_i(f) + \sigma_y (1 - \lambda_i)}$$

avec  $i \in [1, 3]$ . La nouvelle estimation est ensuite comparée à l’estimation précédente et la procédure est stoppée à l’aide d’un critère de convergence (p. ex. différences entre estimations successives). Un estimateur robuste peut aussi être obtenu par l’approche des ondelettes (voir plus loin).

Ce type d’analyse peut être étendu aux cas bidimensionnels par le calcul du cospectre (p. ex. Breaker 2006) et l’application d’une analyse en composantes principales (ACP) permet notamment d’analyser conjointement les caractéristiques fréquentielles de différents signaux (p. ex. Tan *et al.* 2002). Cependant le spectre de Fourier a une limite forte, qui contraint l’analyse au cas de séries temporelles stationnaires. On peut résumer le principe de la méthode et en faire apparaître ses limites ainsi. Elle compare des fonctions sinusoïdales à chaque fréquence à tout le signal d’origine : si la correspondance est forte alors sa densité spectrale sera forte et elle sera faible dans le cas contraire.

La raison en est que la base d’analyse est constituée par les fonctions sinus et cosinus qui sont des supports infinis dans le temps, revenant à supposer que la même structure cyclique existe tout du long de la série (Lau & Weng 1995). L’analyse de Fourier n’indique donc pas si les caractéristiques fréquentielles du signal changent au cours du temps. Par exemple, un signal caractérisé par des basses fréquences au-début de la série et des hautes fréquences en fin de série produira le même spectre si l’ordre temporel de la série est inversé (Fig. 2.3). Les signaux non-stationnaires contiennent, par définition, une information non constante dans le temps et du fait de son support infini, le spectre ne peut donner d’information sur l’ordre temporel et les changements locaux du contenu fréquentiel. Les signaux écologiques sont souvent non-stationnaires (p. ex. régimes

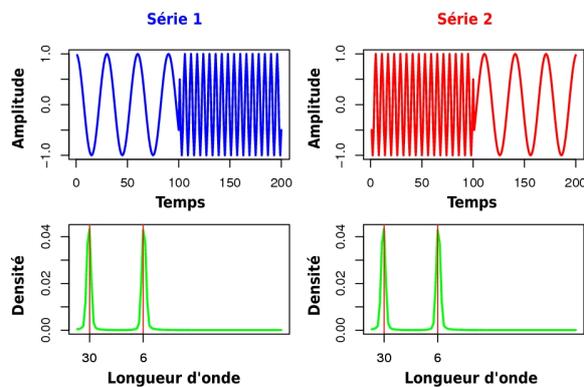


Figure 2.3: Série temporelle composée d’une basse puis d’une haute fréquence (en bleu), son inverse temporel (en rouge) et leur spectre (en bas). Bien que l’ordre temporel des deux séries soit inversé, leur spectre est le même.

shifts) et caractérisés par des phénomènes transitoires (Hastings 2001) et l'ordre temporel est une information importante du point de vue écologique pour la datation des évènements ainsi que les analyses de synchronie.

**La transformée de Fourier à court-terme.** Afin de permettre la détection de l'occurrence de fluctuation à certaines fréquences dans le temps, l'idée première a été d'appliquer l'analyse de Fourier sur une suite de segments du signal, ou analyse de Fourier à court-terme ("Short Term Fourier Transform"). Même si un signal n'est pas stationnaire, sur un laps de temps suffisamment court on peut raisonnablement en faire l'hypothèse et lui appliquer l'analyse de Fourier (Lau & Weng 1995).

On détermine donc premièrement la taille de la fenêtre temporelle au travers de laquelle la série pourra être considérée comme stationnaire et se voir appliquer la transformée de Fourier (Fig. 2.4). Des fenêtres de formes différentes (carrée, kernel gaussien,...) peuvent être utilisées et permettent de réduire la base d'analyse d'une longueur infinie à une longueur finie. On ne compare donc plus les différentes fréquences au signal entier, mais seulement le signal contenu dans la fenêtre. Cependant cette technique présente un écueil majeur lié à la taille de la fenêtre choisie. En effet, plus la fenêtre est de petite taille et plus la résolution temporelle est bonne mais en revanche, moins la résolution fréquentielle est bonne.

L'opérateur se trouve dans la situation de faire un compromis, forcément non-satisfaisant, entre la résolution temporelle (petite fenêtre) et la résolution fréquentielle (grande fenêtre) de l'analyse. Cette méthode présente donc de fortes limitations pour l'analyse conjointe des hautes et basses fréquences et particulièrement dans le cas de séries temporelles courtes qui sont la règle plutôt que l'exception en écologie.

**Analyse par ondelettes.** La décomposition par ondelettes (Daubechies 1992) permet de régler les problèmes liés à la non-stationarité du signal ainsi que le problème du compromis entre résolution temporelle et résolution fréquentielle. Elle réalise une décomposition locale du signal sur le plan temps-fréquence et permet de suivre l'évolution temporelle des caractéristiques fréquentielles du signal. Trois articles sci-

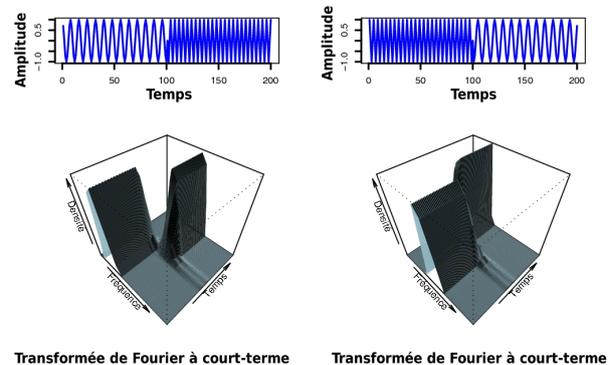


Figure 2.4: Série temporelle composée d'une basse puis d'une haute fréquence (à gauche) et son inverse temporel (à droite) et leur transformée de Fourier à court-terme avec une fenêtre carrée.

entifiques donnent une excellente introduction générale à cette technique. Il s'agit des articles de Lau & Weng (1995), Torrence & Compo (1998) et de celui de Cazelles *et al.* (2008). Cette section rappelle les principales propriétés de la technique, les articles pré-cités donneront plus de détails techniques. On décrit ici la décomposition continue, mais il faut noter l'existence de la technique de décomposition par ondelettes discrètes qui permet de séparer échelles de fluctuations rapides et lentes mais pour laquelle le lien échelle-fréquence n'est pas explicite.

La méthode décompose la variance en temps et fréquence en utilisant une base d'analyse locale, une «ondelette-mère», à partir de laquelle est dérivée une «ondelette-fille» pour chaque occurrence temps-fréquence. On dérive les ondelettes-filles avec la relation :

$$\Psi_{a,\tau}(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \Psi \left( \frac{t - \tau}{a} \right)$$

$a$  étant le coefficient d'échelle,  $\tau$  le paramètre de translation,  $\Psi$  l'ondelette mère.

Différents types d'ondelette-mère peuvent être choisis en fonction des caractéristiques du signal analysé (p. ex. l'ondelette de Morlet, le chapeau Mexicain, l'ondelette pointue...). De façon intuitive on choisit l'ondelette mère qui ressemble le plus au signal analysé. L'ondelette mère de Morlet constitue un choix par défaut intéressant adapté à un grand nombre de signaux. C'est une ondelette oscillante complexe définie par la relation :

$$\Psi(t) = \pi^{-\frac{1}{4}} e^{i2\pi f_0 t} e^{-\frac{t^2}{2}}$$

avec  $f_0$  la fréquence de référence, utilisée pour ajuster la résolution temps/fréquence.

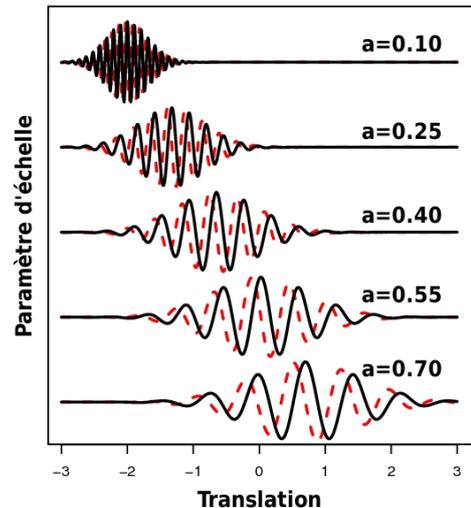


Figure 2.5: Partie réelle (noir) et imaginaire (rouge) des ondelettes filles de Morlet pour différentes échelles et différentes translations.

Chacune de ces ondelettes fille constitue un support fini dans le temps et a un coefficient d'échelle (ou d'homotétie ou de dilatation), associé à chaque fréquence (Fig. 2.5). Le principe est de traduire dans le temps l'ondelette fille pour une échelle (ou une fréquence) donnée le long du signal (Fig. 2.5). On utilise donc comme pour la transformée de Fourier à court terme une base d'analyse finie à laquelle on compare le signal, permettant d'extraire de l'information locale. Intuitivement on peut interpréter la technique à la comparaison de chacune de ces ondelettes filles, pour chaque cou-

ple de paramètres translation/échelle, au signal. Une bonne correspondance donnera une puissance élevée alors qu'une mauvaise correspondance donnera une puissance faible. Contrairement à la transformée de Fourier à court-terme, on ne définit pas la taille de fenêtre *a priori*. Leur propriété de dilatation/contraction en fonction du paramètre d'échelle (ou de la fréquence) des ondelettes filles les rend très dilatées aux basses fréquences alors qu'elles sont plus contractées aux plus hautes fréquences, permettant de garder un compromis optimal entre résolution fréquentielle et résolution temporelle (Lau & Weng 1995; Torrence & Compo 1998; Cazelles *et al.* 2008).

La transformée d'ondelette du signal  $x$ ,  $W_x$ , est obtenue par convolution de l'ondelette avec le signal:

$$W_x(f, t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t)\Psi_{f,\tau}(t)dt$$

À l'instar du spectre de Fourier le spectre d'ondelette de la série  $x$ , noté  $WS_x$ , est défini comme le module de la transformée d'ondelette:

$$WS_x(f, t) = \|W_x(f, t)\|^2$$

La représentation graphique classique du spectre d'ondelette est réalisée sur le plan temps/fréquence où la puissance du spectre est représentée par un point coloré, généralement sur une échelle du bleu au noir où le noir représente les valeurs les plus élevées (Fig. 2.6). Comme la transformée de Fourier, la transformée d'ondelettes est réciproque. À partir du spectre d'une série il est possible de reconstruire le signal par transformation inverse. Cette propriété est extrêmement intéressante en termes de filtrage du signal car on

peut ainsi reconstruire la série à partir d'une fraction du spectre, dans une bande de fréquences donnée. Comme toute méthode fréquentielle, l'analyse par ondelettes ne permet cependant pas l'analyse des plus basses fréquences du signal. La plus basse fréquence analysée est approximativement déterminée par le tiers de la taille de la série, au delà de laquelle l'ondelette chevauche les extrémités du signal. À cause de ce chevauchement l'interprétation du spectre se fait à l'intérieur d'un cône d'influence

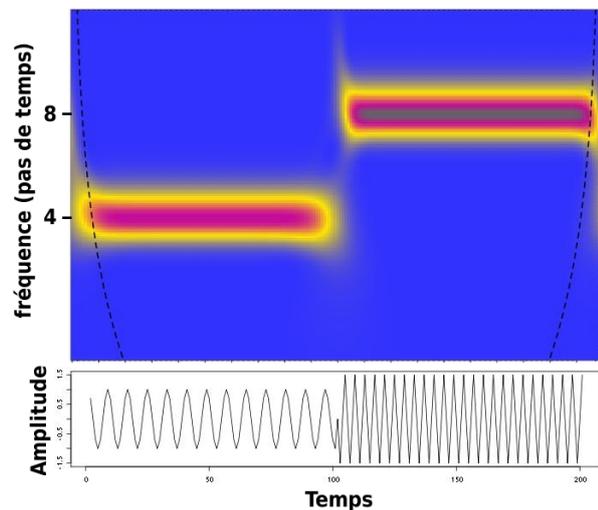


Figure 2.6: Spectre d'ondelettes et série temporelle analysée. Sur les spectre, plus la couleur est sombre, plus la puissance est grande. Les arcs de cercle en pointillés représentent le cône d'influence, limite au-delà de laquelle l'analyse n'est pas interprétable.

(Fig. 2.6), qui indique la limite au-delà de laquelle l'analyse n'est plus pertinente.

Comme pour le spectre de Fourier, on peut aussi étendre l'analyse aux cas bivariés. On définit ainsi le cospectre,  $W_{xy}$ , qui permet d'extraire l'information locale sur la covariation de deux séries temporelles  $x$  et  $y$  en temps et en fréquence :

$$W_{xy}(f, t) = W_x(f, t)W_y^*(f, t)$$

avec «\*» indiquant le complexe conjugué.

Il est ensuite possible de calculer le spectre de cohérences,  $W_{CO_{xy}}$ , mesurant la corrélation locale entre les deux signaux :

$$W_{CO_{xy}}(f, t) = \frac{\| \langle W_{xy}(f, t) \rangle \|}{\sqrt{\| \langle W_x(f, t) \rangle \|} \sqrt{\| \langle W_y(f, t) \rangle \|}}$$

Lorsque des ondelettes complexes sont utilisées, comme celle de Morlet, il est aussi possible d'extraire les phases des oscillations des deux signaux, permettant d'analyser la synchronisation de leurs oscillations sur une bande de fréquences. La méthode des ondelettes étant puissante pour décrire la variabilité et la recherche d'associations dans les cas non-stationnaires, son utilisation commence à se répandre en écologie (Cazelles *et al.* 2008).

**Extension de la méthode des ondelettes : cas multivariés et test de significativité.** L'analyse par ondelette est une méthode de description de la variabilité des séries temporelles particulièrement utile pour l'analyse et la comparaison de signaux écologiques et environnementaux. En écologie l'analyse par ondelettes a été utilisée dans un premier temps pour l'analyse spatiale (Bradshaw & Spies 1992), puis son utilisation s'est répandue pour l'analyse des dynamiques d'infections (Grenfell *et al.* 2001; Cazelles *et al.* 2005), de l'association entre dynamiques animales et fluctuations climatiques (Ménard *et al.* 2007), de l'identification de changements de dynamique (Jenouvrier *et al.* 2005) et pour l'analyse de synchronie (Johnson *et al.* 2006). L'utilisation de cette technique se développe (Cazelles *et al.* 2008), mais les analyses des processus écologiques nécessitent souvent l'analyse conjointe de multiples séries temporelles (p. ex. différentes origines spatiales). L'analyse par ondelettes permettant de traiter des cas univariés et bivariés mais pas multivariés, une extension de la méthode a été envisagée afin de permettre la classification des séries temporelles sur la base de leurs caractéristiques temps-fréquence. Les manuscrits 1 et 2 décrivent respectivement une proposition d'extension et une application de l'analyse aux cas multivariés. En s'inspirant de techniques de comparaison d'images, la méthode se fonde sur la comparaison de la covariance entre spectres d'ondelettes et permet de

les comparer et de les classifier. Issue de techniques de comparaison basée sur la description, cette méthode nécessite néanmoins le retour aux spectres individuels pour interpréter la classification obtenue.

Un exemple d'application de cette méthode a été menée sur les séries de SST annuelles et moyennées sur les provinces de Longhurst (Fig. 2.7). La SST a été extraite d'un jeu reconstruit à partir des données COADS. La fréquence maximum d'analyse des séries a été limitée à 20 ans pour simplifier la lecture des résultats. La comparaison de l'arbre de classification avec les spectres d'ondelette montre la cohérence de la classification par rapport aux modes de variation principaux détectés. Les spectres d'ondelette d'un même groupe présentent des caractéristiques principales similaires. L'arbre de classification reflète aussi la structuration spatiale des séries temporelles. Les zones tropicales et subtropicales CNRY, NATR, CARB, GUIA et WTRA font parti d'un même groupe alors que les zones plus tempérées NASTE, MEDI, NASTW, GFST et NADR forment un groupe différent. Il est à noter l'isolement de la zone NECS ainsi que la ségrégation de GUIN et ETRA, zones contigües de l'Atlantique tropical, mais aussi de NWCS une zone tempérée côtière du Nord Atlantique. Cette curieuse association se comprend sur la base des spectres, mais son interprétation est difficile.

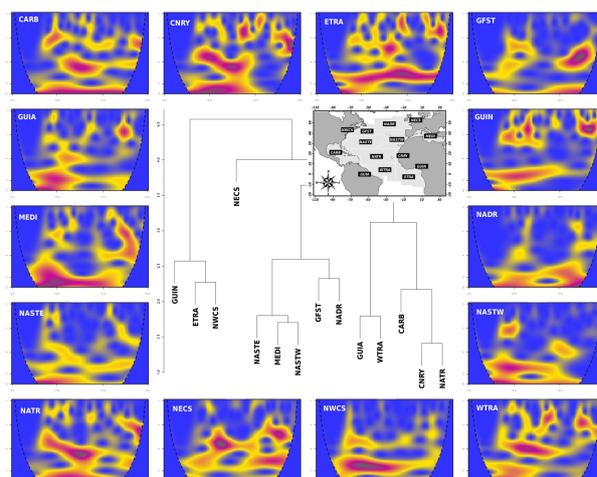


Figure 2.7: Exemple de classification produite par la méthode du manuscrit 1, sur les séries temporelles annuelles de SST moyennées pour chaque province de Longhurst.

Le test de significativité des modes de variation détectés par les ondelettes est une question importante mais non-triviale. S'il est possible de dériver un test paramétrique pour le spectre de Fourier (Chatfield 2004), il n'en est pas de même pour le spectre d'ondelettes (p. ex. Maraun & Kurths 2004), notamment à cause de la dépendance entre les coefficients du spectre. Même si l'ondelette est un support d'analyse fini dans le temps, elle fonctionne comme un noyau de lisseur et chevauche à chaque translation temporelle une plage plus ou moins étendue (en fonction de son échelle) de points avoisinants (cf. cône d'influence). Pour tester la significativité des modes l'approche prédominante est le test point à point (Torrence & Compo 1998). L'idée consiste à construire la distribution empirique selon un spectre de référence pour

chaque point temps/fréquence. Afin de construire cette distribution empirique, il est possible de générer des séries temporelles conservant certaines des caractéristiques statistiques de la série originale, comme son spectre ou la distribution des données, en utilisant des homologues statistiques ou «surrogates» (Schreiber & Schmitz 2000; Royer & Fromentin 2006). L'analyse par ondelettes de  $n$  séries temporelles synthétisées sous l'hypothèse  $H_0$  de l'analogue statistique choisi permet de construire la distribution du spectre de référence auquel on comparera la série initiale. Le point important étant bien sûr de produire une hypothèse  $H_0$  raisonnable. Dans le cadre du manuscrit 1, nous avons proposé de synthétiser des séries mimant la pente du spectre de la série originale, c'est à dire qui conserve l'importance relative entre les basses et hautes fréquences dans le spectre. On peut ainsi tester si la cyclicité observée est inhérente à la structure statistique de la série ou si elle marque un événement particulier.

## 2.2 Comment décrire les fluctuations environnementales

**Un bon modèle statistique.** La simple observation d'une série temporelle mène, souvent inconsciemment, notre oeil à y chercher deux composantes : la tendance et le bruit. On effectue concrètement la séparation d'un signal porteur (Fig. 2.8 en rouge) qui figure des fluctuations à long-terme, d'un signal constitué de fluctuations à court-terme (haute fréquence) qui serait surimposé et qui est souvent appelé «bruit» (Fig. 2.8 en noir).

La dénomination de bruit environnemental est vraisemblablement issue de cette distinction entre le signal et le bruit. En modélisation, le premier représente couramment la composante ou «le squelette» déterministe et prédictible (la tendance) tandis que le second représente la variabilité résiduelle imprédictible ou la composante aléatoire souvent attribuée aux effets de la variabilité de l'environnement (Jonzén *et al.* 2002). Le terme de «bruit» a par la suite été gardé dans la littérature et son sens a été généralisé pour désigner la variabilité environnementale, cette appellation est notamment dominante dans le domaine fréquentiel.

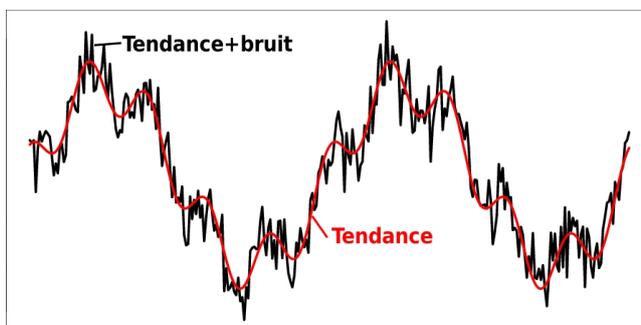


Figure 2.8: Surimposition d'un bruit Gaussien à des fluctuations sinusoïdales et cosinusoidales.

D'un point de vue strictement statistique les résidus d'un bon modèle (le bruit environnemental) doivent remplir certaines conditions. Ils doivent suivre une loi normale, ne pas être autocorrélés, ne pas présenter de valeur aberrante et être exempts de tendance (Chatfield 2004). En d'autres termes, le bruit environnemental est décrit dans un bon modèle comme un «bruit blanc», comme les tirages aléatoires et indépendants dans une loi normale. Cette assertion qui est, sur le plan statistique, rigoureusement juste ne décrit cependant pas la réalité des fluctuations environnementales. De nombreux travaux ont ainsi établis que les séries temporelles météorologiques peuvent être autocorrélées sur une gamme étendue d'échelles temporelles (Hurst *et al.* 1965; Steele 1985; Pelletier & Turcotte 1997; Vasseur & Yodzis 2004). L'exemple de la température est très pertinent à cet égard, les mois chauds étant suivis de mois chauds plus systématiquement que par le simple fait du hasard. En d'autres termes la probabilité qu'un mois chaud soit suivi d'un mois chaud est supérieure à 0.5. L'autocorrélation environnementale n'est pas un phénomène dont l'effet se fait sentir à court-terme, d'un jour à l'autre ou d'un mois à l'autre, mais elle peut s'étendre à toutes les échelles temporelles, d'une année aux années suivantes, d'une décennie aux suivantes. Par exemple certains évènements rares influencent

les conditions environnementales sur une longue période, comme le refroidissement important du XVI<sup>ème</sup> au XIX<sup>ème</sup> siècles appelé «le petit âge glaciaire» ou, à plus court terme, les inondations dont résultent des conditions plus humides pendant un certain temps. Cependant cette autocorrélation des données n'est pas un phénomène qualitativement uniforme entre les environnements. Ceci a notamment été développé dans le papier fondateur de Steele (1985) qui montre que les environnements marins ont des propriétés stochastiques profondément différentes des environnements terrestres. De ce constat résultent plusieurs conséquences. Notre «bon» modèle statistique ne représente pas forcément la réalité quant à la variabilité de l'environnement qui n'est pas nécessairement un «bruit blanc» mais qui peuvent être autocorrélées sur un très grand nombre d'échelles temporelles.

**Modèles descriptifs.** La structure d'autocorrélation de l'environnement est donc complexe et est de plus susceptible de varier selon les localisations. Afin d'étudier l'influence de l'environnement sur les populations, il est nécessaire de mesurer et de représenter ces caractéristiques. Ajuster des modèles autorégressifs en est un moyen attractif. Ces modèles proposent en effet de modéliser une variable en prenant en compte ses états précédents :

$$X_t = \alpha_1 X_{t-1} + \alpha_2 X_{t-2} + \dots + \alpha_d X_{t-d} + \epsilon_t, \epsilon \rightarrow N(0, \sigma_Z^2)$$

$\alpha_i, i \in [1, d]$  représentant les coefficients autorégressifs de différents ordres, c'est à dire les délais desquels dépend la variable. Un moyen simple de déterminer  $d$  est d'utiliser la fonction d'autocovariance ou d'autocorrélation partielle et de choisir le dernier délai non significatif comme délai maximum, c'est à dire le délai à partir duquel la variable ne dépend plus du passé. Comme dans le cas de séries temporelles courtes il est difficile de distinguer les fluctuations produites par les modèles autorégressifs des fluctuations à dépendance temporelle plus longue des fluctuations réelles (Akçakaya *et al.* 2003), cette approche a été favorisée par de nombreux auteurs pour simuler les fluctuations environnementales (p. ex. Ripa & Lundberg 1996). Si cet argument est pertinent dans le cadre de la simulation de séries relativement courtes, cette approche devient néanmoins limitante pour la mesure du bruit environnemental sur des données réelles ainsi que pour la simulation de séries longues. Ajustés sur un nombre d'ordres élevés et variables la comparaison de modèles autorégressifs devient délicate et présente l'inconvénient de ne pas pouvoir attribuer d'importance aux plus basses fréquences.

Les travaux de Mandelbrot (1983) sur les fractals fournissent un cadre formel sur le transfert de propriétés entre échelles qui permet notamment de décrire des phénomènes ayant les mêmes caractéristiques à toutes les échelles, la propriété d'auto-similarité. Il suggéra que la famille des bruits  $1/f$ , ainsi nommés car leur variance

s'échelonne avec la fréquence suivant une loi exponentielle inverse, pourrait décrire beaucoup de structures d'autocorrélation observées dans la nature. Cette famille possède la particularité de décrire les évènements rares aussi bien que les évènements plus communs et permet qu'ils soient tous deux importants dans le signal, une propriété souhaitée afin de représenter le bruit environnemental (Halley 1996). Un processus  $1/f$  décrit donc des corrélations à des échelles temporelles multiples et l'exposant de la loi,  $\beta$ , contrôle la décroissance de cette corrélation avec le délai. Plus  $\beta$  est élevé et plus la décroissance de la corrélation avec le délai est lente. Le spectre d'une loi  $1/f$  s'écrit :

$$S(f) \propto \frac{1}{f^{-\beta}}, \forall f \in ]0, N]$$

$N$  étant la fréquence maximum détectable définie par l'inverse de la longueur d'onde maximale détectable, soit l'inverse de la demi-longueur de la série.

L'exposant de la loi,  $\beta$ , représente la pente du spectre en coordonnées log, en général  $0 \leq \beta \leq 3$  (Halley 1996; Cuddington & Yodzis 1999; Vasseur & Yodzis 2004). Le vocabulaire décrivant ces lois dérive de l'appellation bruit blanc pour lequel  $\beta = 0$  en référence à la lumière blanche dont le spectre assigne la même densité à toutes les fréquences, comme par exemple une variable aléatoire gaussienne (Fig. 2.9).

Aucune nomenclature stricte n'est toutefois appliquée pour la dénomination du bruit environnemental dans la littérature. Si  $\beta = 2$  réfère au bruit brun car il décrit un mouvement brownien,  $\beta = 1$  peut être appelé bruit rouge ou rose selon les auteurs. Les signaux aux pentes plus négatives (p. ex.  $\beta = 3$ ) sont appelés bruits noirs (Cuddington & Yodzis 1999; Vasseur & Yodzis 2004) (Fig. 2.9). Afin de rester cohérent avec l'analogie lumineuse, nous appelleront bruit rouge un bruit dont la pente vaut -1 et un bruit rose un bruit entre bruit rouge et bruit blanc (Fig. 2.9). L'information la plus importante à retenir est que plus la valeur de  $\beta$  est élevé, plus la pente du spectre est prononcée et plus les basses fréquences, fluctuations à long-terme, dominent la variance du signal (Fig. 2.10A). En comparaison, les bruits issus de modèles autoré-

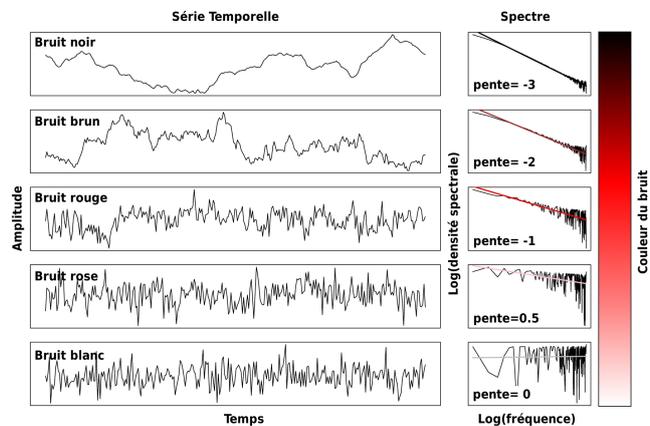


Figure 2.9: Différents types de bruit coloré et leur spectre en coordonnées log. L'échelle colorée à droite du graphique permet de faire le parallèle entre la couleur du bruit environnemental issue de l'analogie lumineuse et la pente du spectre.

gressifs ne produisent des fluctuations que sur un nombre limité de fréquences (Fig. 2.10A). Les bruits  $1/f$  pour lesquels  $\beta > 1$  se distinguent car leur variance augmente avec la longueur de la série temporelle, produisant des signaux qui ne décrivent pas des phénomènes stationnaires, ce qui est aussi une propriété recherchée car courante en écologie. Le bruit rouge est cependant parfois considéré comme quasi-stationnaire car sa variance n'augmente que lentement avec le temps, à un taux à peu près proportionnel au logarithme du temps (Keshner 1982).

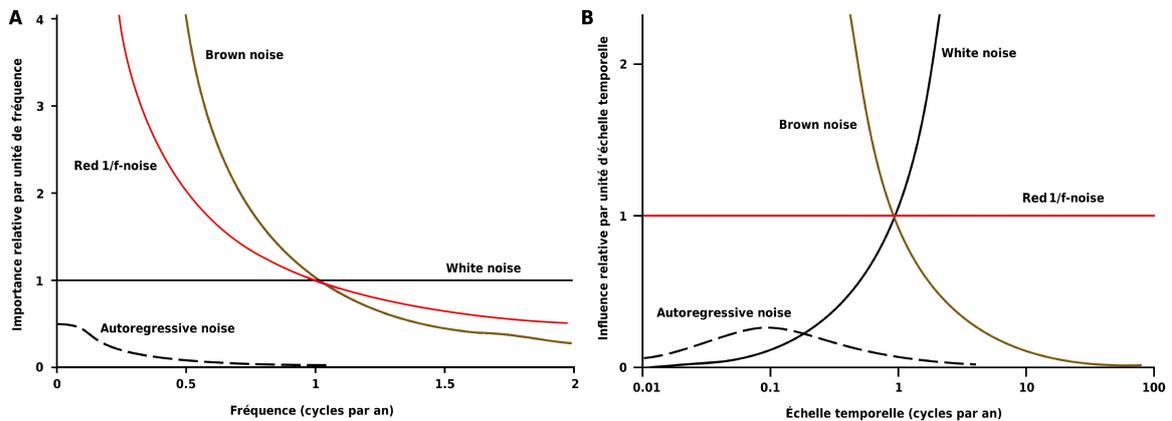


Figure 2.10: Représentation de l'importance relative des fréquences pour les spectres d'un processus autorégressif (tirets), d'un bruit blanc (noir), d'un bruit rouge (rouge) et d'un bruit brun (brun), pour A) les spectres en coordonnées et B) les spectres par octave (voir texte). Issu de Halley (1996).

On pourrait penser que le bruit environnemental devrait contenir des perturbations à toutes les échelles, puisqu'il est issu d'une accumulation de processus. Suivant ce raisonnement, le spectre du bruit blanc semble donc un bon choix car il assigne à chaque fréquence des densités équivalentes (Fig. 2.10A). Cependant l'équivalence des densités, n'implique pas l'équivalence des échelles de fluctuation dans le signal. On accède à cette dernière en calculant l'aire sous le spectre et pour un bruit blanc, l'opération montre que les fluctuations supérieures à la période annuelle ( $f < 1$ ) ne sont pas plus importantes que celles ayant lieu entre 6 et 12 mois ( $1 < f < 2$ ) et que les événements à plus courte échelle ont une importance infinie. La représentation du spectre par octave, donné par  $F(\Phi) \propto 10^{(1-\beta)\Phi}$  avec  $\Phi = \log_{10}(f)$  où  $f$  est la fréquence, permet de visualiser l'importance relative des fréquences par unité d'échelle temporelle (et non-pas par unité de fréquence) et illustre bien ce phénomène (Halley 1996, Fig. 2.10B). Cette représentation montre que le bruit blanc donne beaucoup plus d'importance aux phénomènes de haute fréquence alors que le bruit brun donne plus d'importance aux basses fréquences. Le bruit rouge se situe entre les deux exem-

ples précédents et assigne autant d'importance aux événements ayant lieu à l'échelle annuelle qu'à l'échelle décennale ou qu'à l'échelle mensuelle et ainsi de suite (Halley & Kunin 1999). Cette représentation met en avant la connection du bruit rouge avec les fractals (Keshner 1982; Wornell 1993), car il contient l'influence des événements passés à toutes les échelles (ordre d'autocorrélation infini). Il semble donc un modèle naturel convenable pour décrire les fluctuations environnementales, mais aussi pour décrire les fluctuations de populations (Ariño & Pimm 1995).

La terminologie et la représentation des lois  $1/f$  constitue un cadre synthétique et général permettant de décrire les fluctuations environnementales, pouvant être aussi utilisé pour décrire les fluctuations écologiques (Ariño & Pimm 1995). Il ne s'agit cependant pas d'assimiler de façon stricte les fluctuations observées à des bruits  $1/f$  car les données écologiques sont souvent trop courtes pour pouvoir rigoureusement déterminer la pente du spectre (Halley *et al.* 2004).

**Les lois  $1/f$  dans la nature.** La littérature sur les lois  $1/f$  remonte aux années 10, notamment dans le champ de la physique et de l'électronique. La liste des articles s'intéressant à ces lois est très longue, un site internet en recense 1319 (<http://www.nslj-genetics.org/wli/1fnoise/>) dans des champs scientifiques extrêmement variés dont, heureusement, la musique (Voss & Clarke 1978). Ces lois sont caractéristiques d'objets fractals car elles sont invariantes par changement d'échelle. Si on regarde le processus à grande ou à petite échelle le comportement statistique n'est pas changé (Keshner 1982). Malgré son caractère extrêmement ubiquiste, l'origine mécanique, physique ou mathématique, de tels signaux reste une question sans solution et reste un champ de recherche actif.

Les systèmes naturels présentent de nombreux cas d'invariance d'échelle pour lesquels la description par la géométrie euclidienne est compliquée ou impossible car il n'est pas possible d'obtenir de longueur caractéristique (longueur au-delà de laquelle la variance est stable). Observés à différentes résolutions, ils exhibent des motifs similaires, comme les réseaux de rivières (Mandelbrot 1983), les branches des arbres ou les vaisseaux sanguins (Sugihara & May 1990; Solé & Manrubia 1995). Les fractals peuvent être aussi observés à l'échelle moléculaire comme dans l'analyse de la distribution linéaire des nucléotides dans une chaîne d'ADN (Stanley *et al.* 1996) mais aussi pour des épidémies (Rhodes & Anderson 1996; Solé *et al.* 1996). Ces phénomènes sont souvent formalisés à l'aide des lois puissance, les modèles  $1/f$ , qui ont été utilisées pour décrire la taille d'objets divers comme les groupes taxonomiques (Burlando 1993), des événements d'extinction de masse (Newman 1996) et des variations d'abondance (Keitt & Stanley 1998).

Certains auteurs ont essayé de donner un sens à cette ubiquité en physique et en sciences naturelles (p. ex. Solé *et al.* 1999) en la reliant à une forme de comportement complexe émergente appelée *criticalité auto-organisée* «Self-organized criticality». Une définition, quelque peu vague, en est la suivante: Systèmes larges et complexes, loin de l'équilibre, formés par de nombreuses parties en interaction et qui évoluent spontanément vers le point critique (Solé *et al.* 1999). Le tas de sable en est un exemple type (Bak *et al.* 1987). On laisse tomber lentement du sable, ce qui conduit à la formation d'une pile plate où les grains restent dans la position où ils sont tombés, ils sont stables. Cependant au fur et à mesure de l'addition des grains la pente de la pile va augmenter et les grains vont être entraînés ensemble par des avalanches (Fig. 2.11). Le nombre d'avalanches entraînant  $x$  grains suit une loi  $1/f$ . À cet état critique on n'appréhende plus le tas comme une somme de grains de sable, mais comme un système complexe avec des propriétés émergentes. Si on transpose ce point de vue au contexte écologique, l'addition d'une nouvelle espèce placerait le système proche d'un état critique où le collectif d'espèces et non-pas les espèces individuelles serait l'objet pertinent à considérer sur le long-terme (Solé *et al.* 1999). Dans les phénomènes physiques l'invariance d'échelle est une caractéristique des états critiques, des systèmes très différents se comportent de la même façon lorsqu'ils sont proches d'un point de transition critique et des modèles très simples de ces systèmes peuvent en donner une description exacte (Solé *et al.* 1996). Ce point de vue est à pondérer par le fait que l'obtention d'un comportement similaire à celui d'une loi  $1/f$  peut aussi survenir des propriétés statistiques de valeurs générées par des distributions possédant une longue queue de dispersion (Solow 2005). La détection de lois puissances, d'ailleurs souvent complexe à prouver de façon rigoureuse, n'implique donc pas nécessairement un phénomène d'auto-organisation critique (Halley *et al.* 2004).

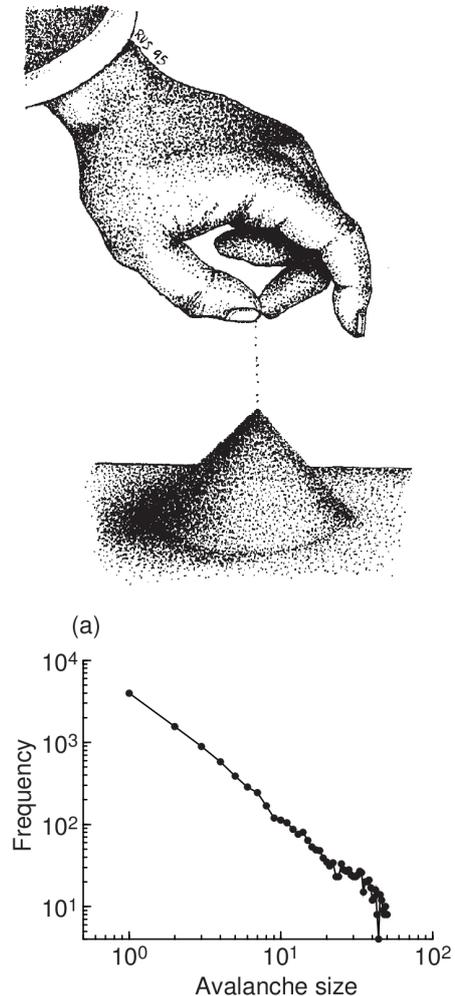


Figure 2.11: Exemple de processus  $1/f$  généré par la taille des avalanches dans un tas de sable en incrémentation continue. Issu de Solé *et al.* (1999).

**Fluctuations basse fréquence et régimes shifts.** La présence de fluctuations à long-terme dans les variables environnementales a aussi des implications dans le cadre de l'étude des «régimes shifts». L'approche géophysique définit ce dernier comme une séparation de deux périodes (régimes) pour lesquelles les statistiques de l'environnement sont différentes mais néanmoins stables (Rudnick & Davis 2003). La question de savoir si les fluctuations environnementales sont issues d'un processus stochastique ou sont une suite de régimes avec des statistiques différentes est importante pour comprendre et prédire leur variabilité. Le bruit rouge peut créer des fluctuations à long-terme qui s'apparentent à des périodes de stabilité relative et que l'on peut facilement assimiler à des régimes séparés (Steele 1996; 1998; Wunsch 1999). En utilisant le bruit rouge comme modèle de fluctuations environnementales Rudnick & Davis (2003) ont montré que la détection de tels régimes séparés était fréquente. Avec un bruit brun, modifié pour enlever les très basses fréquences, la probabilité de détecter un régime dans une sélection aléatoire de 100 séries de 20 ans s'élève à 91% avec une méthode de détection classique. Ce travail, qui montre que les régimes environnementaux observés avaient de bonnes chances de n'être pas uniquement imputables à des processus non-linéaires, a été renforcée par l'étude de Hsieh *et al.* (2005). En étudiant les processus susceptibles d'être à l'origine des fluctuations de nombreuses séries temporelles environnementales (température, indices climatiques), ils montrent que les processus stochastiques à haute dimension ont une probabilité plus forte de générer de telles fluctuations que les processus non-linéaires, mais sans pour autant rejeter cette dernière hypothèse. Cette même étude montre aussi que contrairement aux séries environnementales, les séries biologiques impliquées dans des régimes shifts sont plus vraisemblablement issues de processus non-linéaire auxquels sont ajoutés des processus stochastiques. Ils suggèrent ainsi que les dynamiques écologiques dans les océans peuvent être issues de l'amplification du forçage environnemental stochastique par les processus biologiques non-linéaires (p. ex. Dixon *et al.* 1999).

## 2.3 La couleur du bruit environnemental dans la nature

### Environnements terrestre et marins.

Comme on l'a déjà remarqué en avant-propos les échelles de variations dans les environnements marins sont fondamentalement différentes de celles des environnements terrestres, les spectres des séries environnementales présentent des caractéristiques différentes selon qu'elles reflètent l'un ou l'autre (Steele & Henderson 1994). Steele (1985) a été le premier à attirer l'attention sur le fait que les fluctuations environnementales marines avaient des spectres plutôt rouges alors que le spectre des variables terrestres étaient plus blanc. Ces premiers travaux ont été confirmés et complétés par la mesure du  $\beta$  sur des données climatologiques et hydrologiques (Pelletier & Turcotte 1997; Cyr & Cyr 2003). Vasseur & Yodzis (2004) ont mesuré le  $\beta$  pour différentes variables terrestres et marines, ils montrent que les  $\beta$  de la température de surface de l'eau sont souvent supérieurs à 1 et plus importants que les  $\beta$  estimés sur les variables terrestres qui exhibent des valeurs dont le mode est inférieur à 1 (Fig. 2.12). L'océan étant considéré comme un intégrateur basse fréquence des phénomènes climatiques, cette différence peut être attribuée à la capacité thermique importante des océans qui amortit la variabilité à haute fréquence (Hasselmann 1976; Hsieh *et al.* 2005). La «rougeur» des fluctuations océaniques affecte aussi les fluctuations de variables atmosphériques. Vasseur & Yodzis (2004) montrent que les séries de température atmosphérique ont en fonction de leur origine géographique des  $\beta$  allant de 0 à 2. Les séries sont plutôt blanches en zone terrestre ( $\beta \simeq 0.25$ ), rose-rouges en zone côtière ( $\beta \simeq 0.75$ ) et plutôt brunes en zone océanique ( $\beta \simeq 1.5$ ).

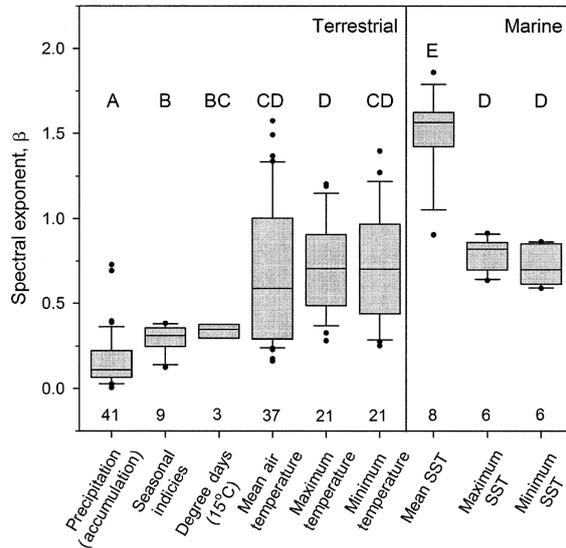


Figure 2.12:  $\beta$  calculés sur différentes variables géophysiques. Issu de Vasseur & Yodzis (2004).

**Atlantique Nord et tropical.** Afin d'investiguer les effets de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des stocks de pêche, dans les manuscrits 3 et 4 la couleur du bruit environnemental a été mesurée pour 6 variables environnementales couvrant l'Atlantique Nord et Tropical. Le choix des variables a moins été gouverné par leur pertinence biologique que par leur disponibilité. La taille des séries tem-

porielle, critique pour estimer les plus basses fréquences, est un premier point qui a conduit à exclure les données trop courtes comme les données satellite. Le second point a été l'étendue spatiale des données qui devait être la plus large possible pour permettre la comparaison entre différentes zones géographiques et entre les zones de distribution des stocks. D'autre part, la résolution doit être similaire entre les variables pour permettre la comparaison. Enfin, autant que faire se peut, les observations ont été privilégiées aux sorties de modèles qui peuvent parfois lisser les fluctuations à court-terme. En prenant en compte tous ces paramètres, 6 variables environnementales ont été récupérées. La température de surface (SST), le stress du vent nord-sud et est-ouest (respectivement VST et UST), le forçage vertical du vent (W3), la pression à la surface de l'eau (SLP) et les profils de salinité (SAL) ont été collectés dans des bases de données en libre accès sur internet (p. ex. Fromentin et al. 2005). La SST a été récupérée sur un jeu de données reconstruit issu des données COADS (<http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.ersst.html>). UST et VST ont été récupérées sur le serveur ECMWF et sont issues des resimulations ERA40 (<http://data.ecmwf.int/data/>). Ces données ont été comparées pour validation avec les données satellites CERSAT (<http://www.ifremer.fr/cersat/en/data/data.htm>) disponibles elles sur une plus petite étendue temporelle. La SLP et W3 ont été récupérées sur COADS (<http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.coads.2deg.html>) tandis que la salinité a été extraite du jeu de données de l'université du Maryland (Carton Global Ocean Analysis <http://ingrid.cwb.gov.tw/SOURCES/.UMD/.Carton/.goa/.beta7/>). Les variables SLP et W3 présentait des valeurs manquantes et une technique d'interpolation a été utilisée (non-présenté), couplant l'approche du filtrage par vecteurs propres (EVF) pour tenir compte de la structure d'autocorrélation de la série et l'approche par fonctions empiriques orthogonales (EOF) pour tenir compte de la structuration spatiale des données. Les caractéristiques de ces séries, longueur, résolution et étendue spatiale sont décrits dans les manuscrits 3 et 4.

Pour chaque série temporelle de chaque variable, c'est à dire pour chaque pixel de l'Atlantique, le  $\beta$  a été estimé en utilisant la méthode multitaper. Des cartes de  $\beta$  ont ainsi été réalisées pour chacune des variables afin d'inspecter la répartition spatiale des valeurs. La carte des SST montre, comme attendu, une grande corrélation spatiale des données (Fig. 2.13 à gauche). À grande échelle les zones tropicales et subtropicales paraissent plus dominées par les fluctuations à long-terme (plus stables à court-terme) que les zones du Nord Atlantique. Cette séparation doit-être cependant modérée par des zones plus rouges apparaissant au Sud Ouest de l'Islande et en mer du Nord. Il est à noter que cette structuration ne reflète pas une simple corrélation avec la température. Si les zones tropicales, plus chaudes, sont plutôt rouges et le Nord Atlantique, plus froid, est plutôt rose, le Sud-Ouest de l'Islande est une zone froide qui est néanmoins plus rouge que la Méditerranée ou le golfe du Mexique. De

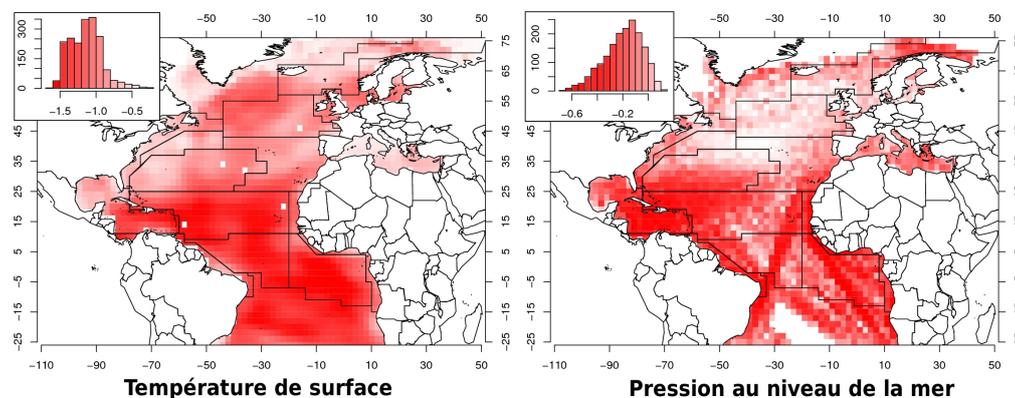


Figure 2.13: Couleur du bruit environnemental pour la température de surface et la pression au niveau de la mer. Les limites noires représentent les provinces de Longhurst. Plus un point est rouge, plus le  $\beta$  est élevé.

même, la différence nette de couleur entre le Nord et le Sud du golfe du Mexique ne reflète pas une nette différence de température. Cependant ceci n'élimine pas la possibilité de corrélations locales entre la température et le  $\beta$ , qui seront à contrôler pour interpréter les effets potentiels de la couleur du bruit environnemental. Les provinces de Longhurst sont relativement homogènes avec l'exception du golfe du Mexique, nettement séparé en une partie Nord plus rose et une partie Sud plus rouge. Comme montré par Royer & Fromentin (2007) la Méditerranée et le golfe du Mexique (au Nord) sont des zones chaudes qui possèdent des spectres de température parmi les plus roses. Il est aussi à noter que les zones côtières sont généralement plus blanches. La carte des SLP montre des résultats spatialement bien moins homogènes (Fig. 2.13 à droite). Un bassin de fluctuations à basse fréquence est situé sur les caraïbes contigu à un bassin plus rose centré sur le Nord Atlantique. Cependant la zone tropicale et sub-tropicale montre des zones rouges alarmantes, qui représentent clairement les routes de navigation des navires dont sont issues les données COADS.

Les variables de vent (Fig. 2.14) reflètent comme la SST une structure spatiale intéressante séparant les tropiques plus rouges du Nord Atlantique plus rose. Les deux variables, UST et VST, indiquent globalement les mêmes structures séparant les zones tropicale et subtropicale plus rouges de l'Atlantique Nord plus blanc. Une zone blanche au centre de l'Atlantique Nord se dégage nettement pour les deux variables. L'inhomogénéité du golfe du Mexique suggérée pour la SST semble aussi confirmée par ces cartes. Les structures spatiales exhibées par ces variables ne sont ainsi pas fondamentalement différentes mais néanmoins certaines différences sont visibles. Le stress longitudinal (UST) indique une zone plus rouge à l'Ouest des côtes norvégien-

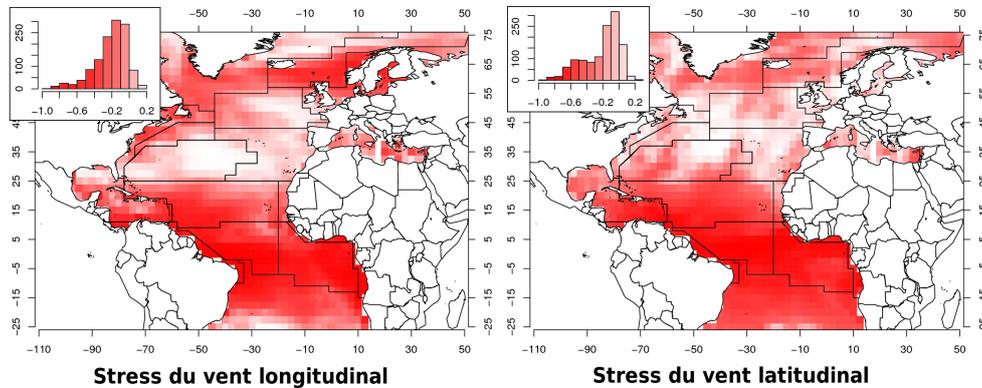


Figure 2.14: Couleur du bruit environnemental pour le stress du vent longitudinal et latitudinal. Les limites noires représentent les provinces de Longhurst. Plus un point est rouge, plus le  $\beta$  est élevé.

nes qui se prolonge jusqu'aux côtes des États-Unis et du Canada. Il est à noter que si on emploie les termes «rouge» et «rose» pour ces variables, la valeur des  $\beta$  est relativement faible et indique que ces variables sont plutôt blanches dans l'absolu.

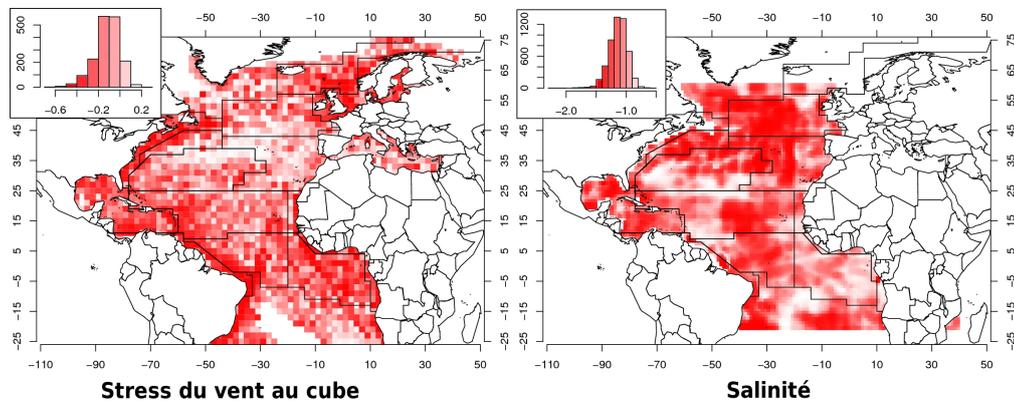


Figure 2.15: Couleur du bruit environnemental pour le stress du vent au cube et la salinité. Les limites noires représentent les provinces de Longhurst. Plus un point est rouge, plus le  $\beta$  est élevé.

La répartition spatiale de la variable W3 semble plutôt aléatoire et on ne peut pas vraiment dégager de zone avec une couleur caractéristique, sauf peut être les zones côtières de l'Atlantique Ouest qui semblent plus rouges (Fig. 2.15). Comme pour la SLP, les zones tropicales et subtropicales suggèrent les routes de navigation des

navires ayant collecté les données. La salinité produit des structures de plus petite échelle que pour la température et le vent. Elle confirme la séparation Nord-Sud de l'Atlantique, mais suggère des fluctuations plus rouges dans le Nord que dans le Sud, opposé à la structuration du vent et de la SST. On remarquera que ces données sont de meilleure résolution (1 degré), mais sont limitées géographiquement entre 50 degrés Nord et 20 degrés Sud et elles ne couvrent pas la Méditerranée. Ces calculs ont été réalisés une seconde fois en n'utilisant que les données à 1 degré ICOADS. Cette approche a été abandonnée car la carte des  $\beta$  reflétaient principalement, comme pour la SLP et W3, les routes de navigation.

Les valeurs des  $\beta$  obtenus sont cohérentes avec les études précédentes (p. ex. Vasseur & Yodzis 2004). La SST et SAL sont des variables plutôt rouges pour lesquelles le mode de la distribution est respectivement -1.14 et -1.12 (Fig. 2.16). Cependant, SAL montre des valeurs de  $\beta$  comprises entre -0.56 et -2.2 qui sont plus négatives que celles de la SST, comprises entre -0.28 et -1.6. Les deux variables de vent, UST et VST, ont un mode de distribution faiblement négatif (respectivement -0.18 et -0.14) qui confirme que ce sont des variables plutôt blanches (p. ex. Vasseur & Yodzis 2004). Leurs distributions semblent sensiblement équivalentes (Fig. 2.16). On trouvera une estimation des  $\beta$  pour les provinces de Longhurst dans le manuscrit 3, le manuscrit 4 s'étant focalisé sur les aires de distribution des espèces.

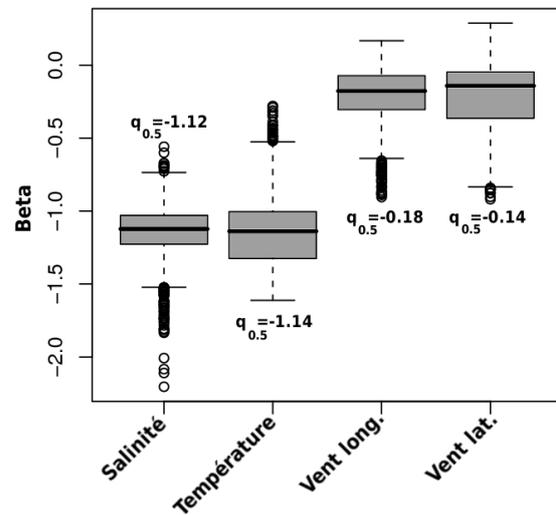


Figure 2.16: Distribution et quantile à 50% pour le  $\beta$  des 4 variables environnementales retenues.

**Couleur du bruit environnemental aux échelles intra- et inter-annuelles.** Le calcul des  $\beta$  a été effectué une seconde fois en séparant le spectre en deux parties, représentant les fluctuations aux échelles intra-annuelles et les fluctuations aux échelles inter-annuelles. Le  $\beta$  a ensuite été estimé sur chacune de ces parties. Intuitivement, on peut interpréter la couleur du bruit environnemental aux échelles intra-annuelles comme la dominance du cycle saisonnier dans le signal. Aux échelles inter-annuelles on peut l'interpréter comme la dominance des processus lents, des fluctuations multi-annuelles (p. ex. Décennales). Cette séparation des échelles a été faite pour deux raisons. La première est l'ajustement de la mesure aux propriétés biologiques des

espèces de poissons. La saisonnalité des fluctuations environnementales est importante pour de nombreux processus biologiques et notamment pour le recrutement. Une saisonnalité forte exprime la régularité du cycle annuel des conditions qui est importante pour le succès reproductif net. Par exemple, les concepts de fenêtre environnementale optimale (Cury & Roy 1989) et de la triade fondamentale (Bakun 1996), illustrent l'importance de la régularité de l'enchaînement des processus d'enrichissement, de concentration et de rétention qui affectent le succès reproducteur. Enfin la mesure de l'importance relative des fluctuations à long-terme sur les fluctuations à court-terme est conservée au travers de la mesure du  $\beta$  sur les fluctuations inter-annuelles. La seconde raison est que cette dissociation permet de lever une ambiguïté d'interprétation liée à la mesure du  $\beta$ . Son estimation est fondée sur la linéarité du spectre en coordonnées log sur lequel on ajuste un modèle de la forme  $1/f^\beta$ . Cependant le spectre n'est pas toujours linéaire et une inflexion y est couramment détectée (p. ex. Vasseur & Yodzis 2004; Breaker 2006).

Cette inflexion s'exprime dans la littérature comme dans nos données, par une pente plus faible pour la partie du spectre correspondant aux basses fréquences que pour la partie du spectre correspondant aux hautes fréquences. Deux  $\beta$  différents peuvent donc refléter une différence dans la pente de la partie des hautes fréquences et non-pas une différence sur la relative importance des fluctuations à long-terme dans le signal.

La comparaison des cartes pour les différentes variables montre des différences entre les deux échelles analysées. Aux échelles intra-annuelles, la couleur du bruit environnemental est toujours globalement plus rouge dans les zones subtropicale et tropicale comparé à l'Atlantique Nord, indiquant une saisonnalité plus forte (Fig. 2.17). Mais un gradient Est-Ouest apparaît, l'Est Atlantique étant plus rouge que la partie Ouest, ce qui peut sûrement

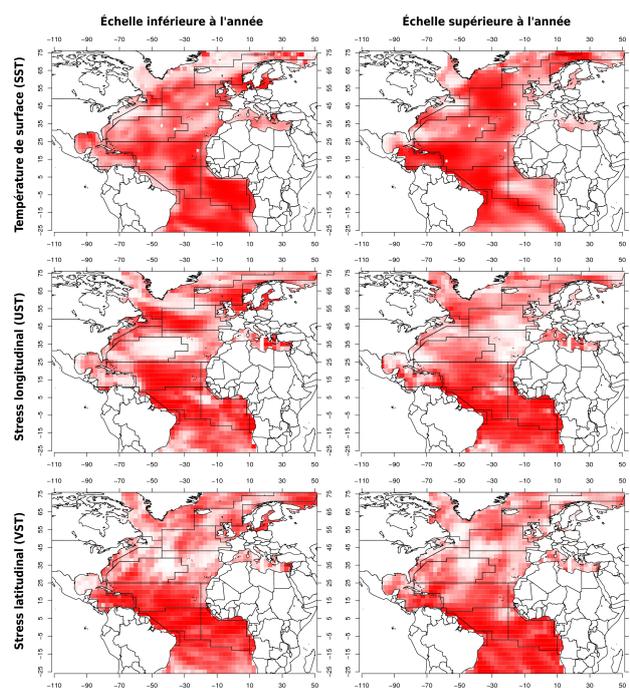


Figure 2.17: Couleur du bruit environnemental aux échelles intra-annuelles (à gauche) et aux échelles inter-annuelles (à droite) pour les différentes variables environnementales. Les limites noires représentent les provinces de Longhurst. Plus un point est rouge, plus le  $\beta$  est élevé.

être relié à la régularité des processus océanographiques saisonniers sur les côtes Est des continents (upwellings). Il est à noter que le golfe du Mexique apparaît plutôt rouge dans sa partie Nord. Aux échelles inter-annuelles la partie Est Atlantique semble plus blanche et la différence entre l'Atlantique Nord et les zones tropicale et subtropicale apparaissent moins nettes. Il apparaît notamment une zone très rouge au Sud-Ouest de l'Islande. D'autres différences sont à remarquer, comme la partie Nord du golfe du Mexique qui apparaît blanche, la côte Est des États-unis qui apparaît rouge autour de 40° Nord et la mer du Nord qui apparaît plutôt blanche.

Contrairement à la SST, les deux variables de stress de vent, UST et VST, exhibent des différences moins nettes entre les deux échelles d'analyse ce qui indique que le spectre peut être considéré comme linéaire (Fig. 2.17). Néanmoins pour UST, il est à noter le déplacement de la zone blanche sur le Nord Atlantique (50°O, 35°N) pour les échelles intra-annuelles, vers l'Atlantique Est (10°O, 35°N) pour les échelles inter-annuelles. Il est aussi à remarquer encore une fois la pertinence des provinces de Longhurst dont les limites correspondent plutôt bien aux structures spatiales détectées. Ces mesures permettent de caractériser les zones en fonction du signal saisonnier et des fluctuations inter-annuelles, donnant un degré supplémentaire à l'analyse. On aperçoit notamment que certaines zones Atlantiques ont

une forte saisonnalité de température (bruit rouge), comme la mer du Nord et l'Ouest Africain, qui sont associées à une stabilité inter-annuelle (bruit blanc). La comparaison des distributions des  $\beta$  calculés aux échelles intra- et inter-annuelles montre que la saisonnalité de la température est un processus très dominant, les  $\beta$  étant nettement plus négatifs aux échelles intra-annuelles (Fig. 2.18). Les différences entre les échelles d'analyse sont négligeables pour UST et VST qui exhibent des valeurs similaires. Les fluctuations inter-annuelles de la SST apparaissent elles moins rouges, mais toujours plus que les variables de vent (Fig. 2.18).

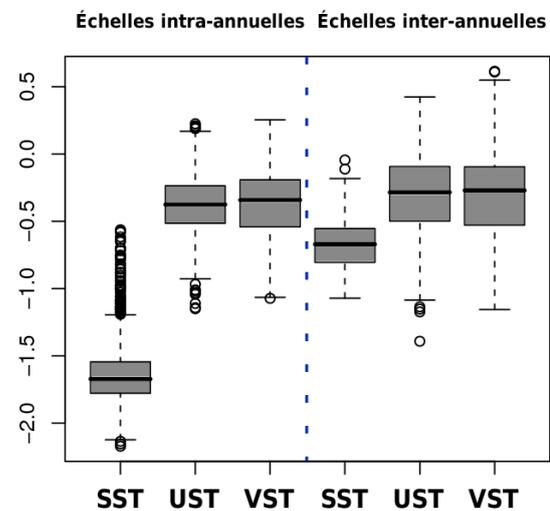


Figure 2.18: Distribution des  $\beta$  calculés aux échelles intra- et inter-annuelles pour les différentes variables.

## Chapitre 3

# Effets et importance de la couleur du bruit environnemental en écologie

Les travaux de May (1976) ont mis en avant que des modèles simples peuvent créer des dynamiques complexes. Depuis le papier fondateur de Steele (1985), les implications de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des populations ont ajouté un degré de complexité supplémentaire donnant lieu à de nombreux travaux en écologie des populations. L'effort de recherche s'est développé selon deux axes. Le premier aborde les effets de la couleur du bruit environnemental sur la nature des fluctuations des populations, tandis que le second s'est porté sur l'évaluation de ses conséquences écologiques pour les populations.

### 3.1 Des fluctuations à long-terme dans les populations

**«More times means more variation».** La «rougeur spectrale» n'est pas une l'apanage des séries environnementales marines. Dans la suite des idées développées par Steele (1985) sur la couleur du bruit environnemental, Pimm & Redfearn (1988) dans un article séminal publié dans *Nature*, se sont intéressés à l'augmentation de la variabilité des séries temporelles de population avec leur taille. En découpant les séries en sous-séquences de taille croissante, puis en calculant la variance sur ces sous-séquences, ils tracèrent le graphique représentant l'évolution de la variance avec la taille de la série pour chacune d'elles. Ils obtinrent deux résultats. Le premier que la variance est une fonction croissante de la taille des séries, ce qui fut décrit par Lawton (1988) avec la formule «More times means more variation», et le second que cette croissance de la variance ne semble pas donner de signe clair de stabilisation pour de nombreux cas (Fig. 3.1). Ces résultats ont par la suite été confirmés par d'autres auteurs utilisant des méthodes et des données différentes (Murdoch 1994; Ariño & Pimm 1995; Cyr 1997; Inchausti & Halley 2001; 2002; Halley & Stergiou 2005), ainsi que sur des séries

millénaires (Sugihara 1995).

Ainsi, Ariño & Pimm (1995) ont collecté des séries temporelles de 115 populations pour lesquelles ils ont calculé l'exposant de Hurst, une autre mesure de l'augmentation de la variance avec le temps de mesure. Leurs résultats confirment l'augmentation de variance avec la taille de la série ainsi que les prédictions de Steele sur les différences que les environnements terrestre (bruit blanc) et marin (bruit rouge) pourraient impliquer dans la dynamique des populations. Ils montrent en effet que les populations marines exhibent des augmentations de variance plus fortes (i.e. un spectre plus rouge) que les populations terrestres, suggérant que l'écosystème auquel appartient une population tient un rôle important dans la détermination de la dynamique. Leurs résultats posent ainsi la question de l'origine des tendances des populations, ou fluctuations à long-terme, ainsi que la raison pour laquelle ces tendances apparaissent à toutes les échelles. Plus récemment, Inchausti & Halley (2002) ont réalisé une étude très étendue regroupant 544 séries de populations naturelles pour 123 espèces.

La mesure de l'augmentation de la variabilité avec le temps ainsi que la couleur du spectre des séries confirment eux-aussi ce phénomène quels que soient l'espèce, la taille des individus, leur niveau trophique ou leur dynamique de population. Leurs résultats infirment cependant la prédiction de Steele car les populations terrestres ont été trouvées plus rouges que les populations marines. L'étude de Halley & Stergiou (2005) encore plus récente nous intéresse particulièrement car le même type d'analyse a été mené sur des stocks de poissons. Les exposants de Hurst de 344 séries temporelles de débarquements de stocks de poissons ont été comparés à ceux obtenus sur 431 séries temporelles de populations terrestres. Les résultats montrent, encore une fois, l'augmentation de variance avec la taille de mesure, mais aussi que la rougeur des séries de débarquements est plus prononcée que celle des séries terrestres, phénomène disparaissant néanmoins après

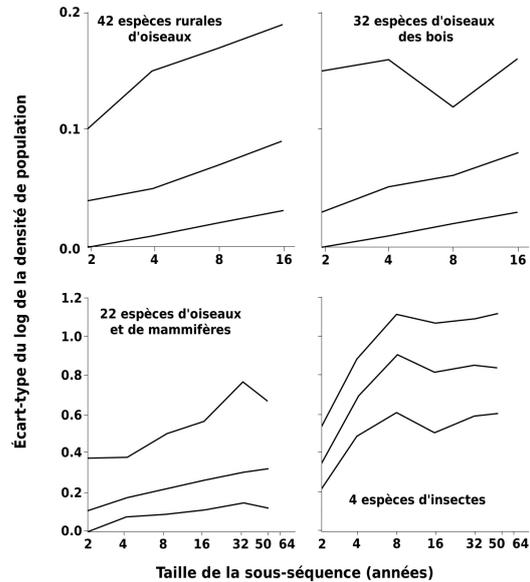


Figure 3.1: Variabilité du log de la densité de la population en fonction de la taille de la séquence sur laquelle elle a été calculée. Pour chaque graphique la ligne du milieu joint la moyenne des espèces, les lignes du haut et du bas relient respectivement les valeurs maximales et minimales. Repris de Pimm & Redfearn (1988).

la suppression des tendances attribuées à un effet de la pêche.

La préhémence de la rougeur des séries écologiques semble sans explication et un débat s'est rapidement structuré autour de ces études sur deux fronts non-cloisonnés, sans doute sous l'impulsion du commentaire de Lawton (1988) sur l'étude de Pimm & Redfearn (1988) dans le même numéro de Nature. Il souligne d'abord que l'augmentation de variance sans limite détectable pose un problème conceptuel lié à la régulation des populations. Une population pour laquelle la variance croît sans limite remet en cause la notion d'équilibre et de fait, questionne l'existence d'une régulation, ravivant ainsi le débat historique initié dans les années trente, sur l'existence d'un équilibre et de régulation par densité-dépendance (Berryman 1999). Ariño & Pimm (1995) abondèrent dans le sens de Lawton en remarquant que pendant 30 ans, les tendances des données climatiques en mer du Nord étaient corrélées avec les séries de phytoplancton, de zooplancton, des stocks de poissons et des oiseaux, suggérant que ces tendances pourraient être héritées des fluctuations environnementales (Aebischer *et al.* 1990). Dans le même temps, le constat de Cohen (1995) sur 8 modèles unidimensionnels en dynamique chaotique et produisant uniquement des fluctuations à court-terme, mena à considérer que les modèles étaient faux ou que le bruit environnemental devait être intégré pour obtenir des fluctuations cohérentes avec celles observées dans la nature (Sugihara 1995). Rappelant les résultats de Steele (1985) sur la rougeur des fluctuations environnementales, Lawton (1988) suggère que ce type de comportement pourrait être hérité des fluctuations basse fréquence de l'environnement qui teinteraient en rouge les dynamiques de population. Le prolongement naturel de cette idée le conduisit à suggérer que la couleur du bruit environnemental pourrait affecter la probabilité d'extinction des espèces car une population dans un environnement rouge devra faire face à des périodes plus persistantes de mauvaises conditions que dans un environnement blanc.

**Couleur des séries écologiques  
(Multiple segmenting method (Miramontes & Rohani 2002))**

Cette méthode a été développée pour permettre l'estimation de la couleur des séries écologiques, souvent courtes. Cette méthode propose de multiplier les échantillons en utilisant des sous-séquences de la série temporelle initiale, afin de compenser le nombre réduit de points. La série est découpée en segments de taille croissante sur lesquels le beta est estimé. Le lien entre le beta et la taille de la sous séquence peut être modélisé d'après la relation:

$$\beta = a + \frac{b}{\sqrt{n}}$$

avec  $\beta$  le coefficient du spectre,  $n$  la taille de la sous-séquence,  $a$  et  $b$  des constantes à estimer. Les auteurs avancent que cette méthode reste performante jusqu'à 40 points.

**Origine des dynamiques rouges: environnemental ou intrinsèque ?** S'il a été suggéré que le forçage extrinsèque du bruit environnemental pouvait créer des fluctuations à basse fréquence dans l'abondance des populations (Steele 1984; Kaitala *et al.* 1997) il n'est cependant pas nécessaire et suffisant car d'autres processus, eux intrinsèques, peuvent générer ce type de fluctuations. Par exemple, Miramontes & Rohani (1998) montrent que les séries temporelles de trois populations d'insectes élevés en laboratoire en l'absence de tout bruit environnemental exhibent une dynamique rouge. Les processus d'interaction et de rétroaction directe (p. ex. densité-dépendance) forte (Blarer & Doebeli 1996) ou décalée (Akçakaya *et al.* 2003) et potentiellement couplées à de la stochasticité démographique (Miramontes & Rohani 1998; Bjørnstad *et al.* 1999; Fromentin & Fonteneau 2001) peuvent elles aussi créer des dynamiques rouges. Plus généralement tout facteur introduisant de l'inertie (de l'autocorrélation) va être associé à un rougissement des dynamiques de population.

L'effet de la structure en âge est centrale (Benton *et al.* 2006). D'un côté, la structuration entraîne que les individus seront comptés plusieurs fois dans la population au cours de leur vie. De l'autre elle permet aussi de propager dans le temps des changements (p. ex., taille du recrutement, traits) ayant eu lieu durant l'histoire juvénile des individus (Fig. 3.2A), sous l'impulsion de bonnes conditions environnementales (Heino & Sabadell 2003). Par exemple, une nourriture abondante peut être associée à une meilleure condition des géniteurs et à un bon recrutement (bonne ponte et bonne survie larvaire), produisant une cohorte abondante qui influence la taille globale de la population durant plusieurs années (Fig. 3.2B). Les effets décalés peuvent aussi se faire sentir au travers de la plasticité des traits dont l'effet est persistant dans la population au moins sur la durée de vie de la cohorte (Sæther & Bakke 2000; Beckerman *et al.* 2002; Benton *et al.* 2006). Les effets maternels et l'histoire juvénile transmettent ainsi la réponse des traits d'histoire de vie au travers des générations. En recyclant l'exemple précédent, une nourriture abondante entraîne un bon recrutement constitué de juvéniles qui croissent plus rapidement et atteignent plus vite une taille élevée, ce qui rend la cohorte généralement plus efficace pour la reproduction (Fig. 3.2B). Une même population de géniteurs peut ainsi produire des cohortes qualitativement différentes (mauvais/bons reproducteurs) dans des conditions contrastées (p. ex. NAO +/-), dont les caractéristiques seront propagées pendant toute la durée de vie de la cohorte.

Les stocks de poissons sont un cas où les interactions inter-cohortes sont importantes au travers de la biomasse féconde à laquelle contribuent, inégalement, de nombreuses classes d'âge (p. ex. Bjørnstad *et al.* 1999; 2004; Fromentin & Fonteneau 2001; Hjerermann *et al.* 2004). Le recrutement, souvent associé à un haut degré de stochasticité, se propage et peut résonner au travers des classes d'âge («cohorte résonnant effect»), créant ainsi des fluctuations à basse fréquence qui n'ont rien à voir avec le

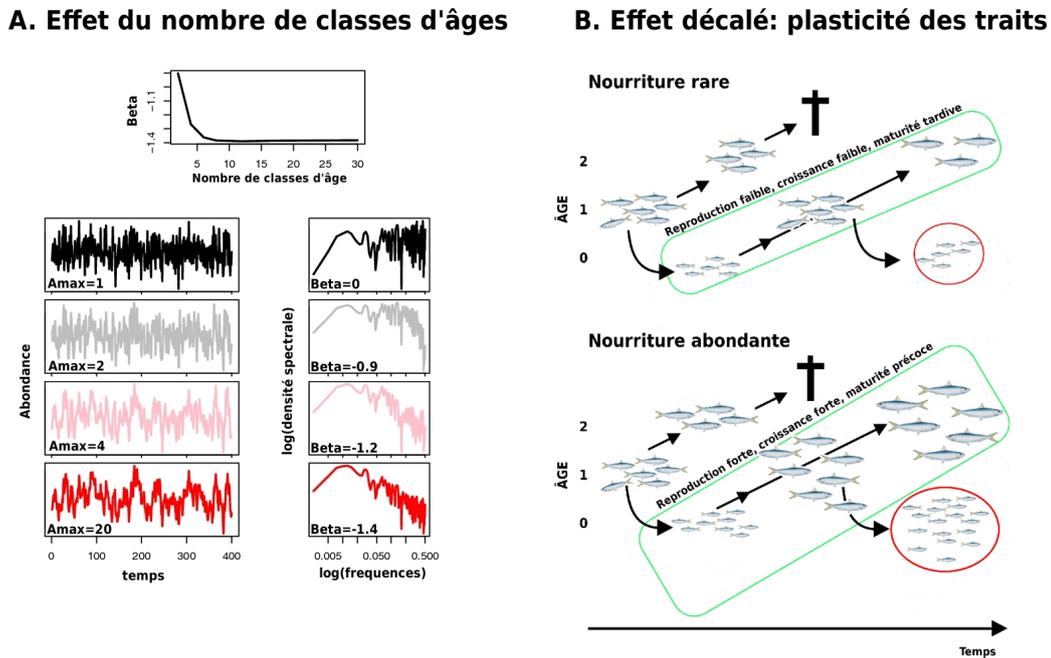


Figure 3.2: A. Rougissement de la dynamique par la structure en âges. Le graphique du haut représente l'exposant spectral d'une population avec un recrutement suivant un bruit blanc en fonction du nombre de classes d'âges. Les graphiques suivants représentent les mêmes séries de population ainsi que leur spectre respectivement pour 1, 2, 4 et 20 classes d'âges. B. Illustration des effets décalés induits par la plasticité des traits. Une nourriture rare entraînera une ponte de moins bonne qualité, à la survie moins élevée. La cohorte qui en sera issue héritera d'une croissance plus faible, d'une reproduction plus faible et d'une maturité tardive. Une nourriture abondante aura les effets inverses et l'effet sera transmis toute la durée de vie de la cohorte.

forçage long-terme de l'environnement (Bjørnstad *et al.* 2004). La grande étendue spatiale de l'aire de distribution peut aussi être invoquée pour expliquer le rougissement des dynamiques par l'inclusion de phénomènes de plus grande échelle (White *et al.* 1996). Les interactions entre espèces peuvent d'autre part affecter les fluctuations au travers des interactions trophiques (Ripa *et al.* 1998). Un bon exemple est la détection de tendances fortes entre niveaux trophiques adjacents (i.e., cascades trophiques), dans le système de la mer Noire ou de la mer Baltique qui sont attribuées dans une large mesure à des modifications dans le fonctionnement du réseau trophique (Daskalov *et al.* 2007; Casini *et al.* 2008). Enfin, d'autres auteurs arguent que si les environnements terrestres présentent des fluctuations rouges celles-ci n'apparaissent qu'à des échelles trop faibles (mois, saison) ou trop longues pour être pertinentes

à l'échelle écologique et que de plus, ces fluctuations sont moins rouges que celles détectées dans l'abondance des populations et ne peuvent être tenues comme seules responsables de ce rougissement (Inchausti & Halley 2002).

### 3.2 Effets de la couleur du bruit environnemental et modulation par les traits d'histoire de vie

**Couleur du bruit environnemental et dynamique de population.** Le bruit rouge n'est sans-doute pas la seule source de fluctuations à long-terme dans l'abondance des populations, mais il influence les dynamiques. Petchey (2000) a appliqué le plan expérimental proposé par Cohen *et al.* (1998) afin d'étudier si la couleur du bruit environnemental influençait la couleur de la dynamique des populations, la façon dont les populations suivent les fluctuations environnementales ainsi que leur variabilité. Deux populations de ciliés avec des taux de croissance différents, important et faible, ont été cultivées sous l'influence de trois types d'environnement (température) différents : constant, suivant un bruit blanc ou suivant un bruit rouge. Les résultats confirment largement les prédictions théoriques et montrent que quelle que soit la couleur du bruit environnemental les populations ont des dynamiques rouges, mais que cette rougeur est plus importante pour la population avec le taux de croissance le plus important. Les deux populations de ciliés suivent mieux les fluctuations du bruit rouge car il varie plus lentement, mais d'autant mieux que le taux de renouvellement de la population est élevé : la variabilité des populations est plus grande dans le bruit rouge et surtout pour la population au taux de renouvellement le plus élevé.

Les interactions entre le bruit environnemental et les facteurs de régulation des populations produisent ainsi des dynamiques qui ne sont pas qu'une simple surimposition de bruit à un squelette déterministe, mais qualitativement différentes (Greenman & Benton 2005a; Bjørnstad *et al.* 2004). D'un côté les perturbations stochastiques peuvent provoquer des fluctuations à haute fréquence au travers d'amplification par les phénomènes de régulation, de sauts d'un attracteur à un autre, d'équilibres instables (Bjørnstad & Grenfell 2001). De l'autre, le bruit rouge peut exciter un système déterministe stable et produire des fluctuations à long-terme, dont l'amplitude peut être plusieurs fois celle du bruit (Blarer & Doebeli 1996; Greenman & Benton 2005a) ainsi qu'amplifier les dynamiques à long-terme causées par les facteurs intrinsèques (Ripa & Heino 1999). Une étude empirique récente montre que l'interaction peut être encore plus complexe et que le forçage stochastique peut lui-même influencer la structure de régulation de la population (Bull & Bonsall 2008).

Les traits de vie des espèces ont un effet modulateur important (Heino & Sabadell 2003). Les populations structurées en âge ont par exemple une tendance à lisser le bruit environnemental (p. ex. Fig. 3.2A), blanc ou rouge, qui peut être transféré en des fluctuations à basse fréquence comme dans le cas l'effet de la résonance produit par les cohortes (Bjørnstad *et al.* 1999; 2004). Les analyses empiriques montrent

que les espèces plus grandes et à vie longue ainsi que les espèces à taux de renouvellement plus élevé ont une tendance à avoir des dynamiques plus rouges (Ariño & Pimm 1995; Petchey 2000; Inchausti & Halley 2002). Ceci est bien expliqué dans le cadre de la résonance par cohortes et par le fait que les générations multiples peuvent tamponner la variabilité à court-terme mais propagent des fluctuations à long-terme. Les fluctuations environnementales à des échelles temporelles inférieures au temps de génération sont en effet tamponnées, moyennées, amorties ou filtrées par la structure en âge, mais cet effet disparaît pour des échelles de fluctuation significativement supérieures au taux de renouvellement des espèces (Inchausti & Halley 2002). La dynamique d'une population à taux de renouvellement lent sera moins sensible à un environnement blanc qu'une espèce à taux de renouvellement rapide qui sera prompte à répercuter les changements environnementaux à court-terme. Pour résumer, la structure en âge amortit les hautes fréquences environnementales et dans un environnement donné, la rougeur de la dynamique augmente avec la longévité des espèces et leur taux de renouvellement (Johst & Wissel 1997; Inchausti & Halley 2002).

Comprendre le mode d'intégration du bruit environnemental dans la dynamique des populations est une question importante (Greenman & Benton 2003) mais qui reste un secteur relativement peu exploré. Laakso *et al.* (2001; 2003) se sont intéressés à l'effet de la couleur du bruit environnemental sur la dynamique de population en utilisant des filtres non-linéaires pour représenter la réponse des processus biologiques (croissance, survie) au bruit environnemental. Ils montrent que l'effet de filtre des processus biologiques peut avoir un impact très important sur la dynamique de population et peut notamment masquer l'association entre la série environnementale forçante et la série de population (voir aussi Jonzén *et al.* 2002). Une alternative à ce type d'analyse est l'utilisation du cadre de l'écologie métabolique. Ce cadre de travail a mené à de nombreuses avancées dans la compréhension de l'influence de l'environnement sur les traits physiologiques mais la démarche inverse, comment les réponses physiologiques influencent les processus écologiques, a rarement été employée. Son rôle dans les interactions trophiques et la détermination des traits d'histoire de vie peut offrir un cadre explicatif puissant pour de nombreux processus à l'échelle de la population et de la communauté (Humphries & Umanhowar 2007).

Une des conséquences inattendues de l'interaction entre la couleur du bruit environnemental et la dynamique de population est le masquage des dynamiques déterministes du système biologique (Lundberg *et al.* 2000; Ranta *et al.* 2000; Lundberg & Ripa 2002). Par exemple, Jonzén *et al.* (2002) ont utilisé une dynamique de population déterminée par un simple processus autorégressif d'ordre 2 et perturbé par du bruit coloré. Pour ce cas pourtant simple, ils ont montré que l'estimation *a posteriori* du modèle générateur était très difficile si aucune information préalable sur le squelette

dynamique de la population ou sur le bruit environnemental n'était disponible. Ces résultats sont bien illustrés par les travaux de Bjørnstad *et al.* (1999), qui montrent que la dynamique de la morue côtière de Norvège n'est capturée ni par des modèles purement déterministes, ni par des modèles purement stochastiques. La dynamique n'est capturée que lorsque sont combinés les processus déterministes et stochastiques au sein d'un même modèle.

### Augmentation de la probabilité d'extinction

? Une des caractéristiques du bruit rouge est que la valeur de la variable à une date donnée est suivie par des valeurs comparables de façon plus probable que par le fait du pur hasard. Les fluctuations environnementales constituent donc des séquences pendant lesquelles les «bonnes» conditions succèdent aux «bonnes» conditions et les «mauvaises» conditions succèdent aux mauvaises. Les populations expérimentant un environnement rouge font ainsi face à des périodes persistantes de conditions défavorables ce qui augmente ainsi la probabilité d'extinction. Cette prédiction faite par Lawton (1988) a été confirmée par des études théoriques (p. ex. Johst & Wissel 1997; Cuddington & Yodzis 1999; Morales 1999), l'étude de microcosmes (p. ex. Pike *et al.* 2004) et a été invoquée pour expliquer certains exemples réels d'extinction (Pounds *et al.* 1999; O'Reilly *et al.* 2003).

Les effets du bruit rouge sur la probabilité d'extinction des populations ne sont cependant pas univoques et dépendent de nombreux facteurs comme le modèle utilisé pour générer le bruit environnemental (autorégressif ou  $1/f$ ), l'intensité de la variance, la «rougeur» du bruit ou encore la spatialisation des populations (Caswell & Cohen 1995; Cuddington & Yodzis 1999; Halley & Kunin 1999; Morales 1999; Heino *et al.* 2000; Ruokolainen *et al.* 2007). Particulièrement, la probabilité d'extinction dépend de l'interaction entre la couleur du bruit environnemental et des caractéristiques biologiques des populations. Cette interaction a attiré beaucoup d'intérêt en raison des conclusions contradictoires auxquelles menaient les modèles théoriques avec des dynamiques dépendant (reproduction faible à basse densité) et surcompensatoire (reproduction forte à basse densité) (Ripa & Lundberg 1996; Halley & Kunin 1999; Heino *et al.* 2000). Une dynamique surcompensatoire est associée à une probabilité d'extinction réduite dans le bruit rouge alors qu'une dynamique dépendant est associée à une plus grande probabilité d'extinction (Petchey *et al.*

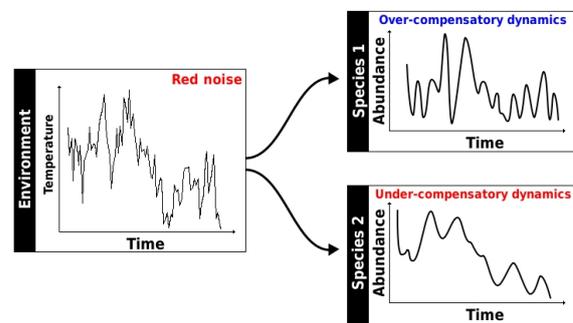


Figure 3.3: Effet du bruit rouge sur une dynamique surcompensatoire (en haut) et sur une dynamique dépendant (en bas).

1997; Ripa & Heino 1999; Greenman & Benton 2005a). L'interprétation de cette interaction est que contrairement à une dynamique surcompensatoire, une dynamique dépensatoire ne permet pas à la population de croître suffisamment vite dans les basses densités pour contrebalancer l'effet de la persistance des mauvaises conditions dans le bruit rouge (Fig. 3.3, Greenman & Benton 2005a). La probabilité d'extinction des populations est donc véritablement un produit de l'interaction entre bruit environnemental et des caractéristiques biologiques, dépendant de la sensibilité à l'environnement physique ainsi que de la vitesse et de l'intensité de la réponse démographique. Par exemple, les populations à dynamique plus rouge (p. ex. plus longévives) décrivent des changements d'abondance plus lents, ce qui augmente la probabilité d'extinction car la population reste longtemps à des densités basses et est ainsi plus sensible à des événements catastrophiques (Inchausti & Halley 2003). La couleur de la dynamique de population tient d'ailleurs plus d'importance dans la probabilité d'extinction pour les poissons que pour les populations terrestres (Inchausti & Halley 2003), car les dynamiques dépensatoires ne sont pas courantes dans les stocks de poissons (Myers *et al.* 1995).

Au contraire du bruit blanc, l'autocorrélation importante du bruit rouge augmente la persistance des mauvaises conditions ce qui se traduit par des changements environnementaux moins brusques (plus lents) et une probabilité réduite d'évènements catastrophiques (i.e. de changements de forte intensité à court-terme). L'importance de ces aspects du bruit rouge pour l'extinction ou la baisse d'abondance des populations dépend de leurs traits d'histoire de vie, qui déterminent leur sensibilité à l'environnement (Schwager *et al.* 2006). Les espèces de petite taille et à vie courte ont généralement un taux de renouvellement plus rapide (p. ex. petits pélagiques) et sont plus sensibles aux fluctuations environnementales. Elles ont donc tendance à suivre de plus près les fluctuations environnementales plus lentes des environnements rouges (Petchey 2000) et ont une probabilité d'extinction plus grande. Au contraire, les populations moins sensibles aux fluctuations environnementales (p. ex. grandes, longévives, croissance lente) voient le risque d'extinction n'augmenter que lentement avec la rougeur du bruit environnemental (Johst & Wissel 1997). Cette relative robustesse au bruit rouge des populations aux traits d'histoire de vie plus lents rend cependant la population moins apte à se reconstituer rapidement après un événement catastrophique. L'alternative, la sensibilité plus grande à l'environnement (espèces petites et à vie courte), augmente significativement le risque d'extinction dans le bruit rouge, mais rend aussi les populations plus robustes aux catastrophes (Johst & Wissel 1997). Heino & Sabadell (2003) ont testé l'effet de la couleur du bruit environnemental pour des modèles représentant différents types de traits. Ils montrent que le bruit rouge influence la probabilité d'extinction des modèles structurés en âge et que la prédiction de Lawton (1988) est justifiée pour tous les modèles envisagés, sauf le modèle de population annuelle, modèle de référence

de nombreuses études théoriques. Selon cette étude, la probabilité d'extinction des espèces annuelles décroît dans le bruit rouge contrairement à tous les autres types de traits. Particulièrement, le type pérennial est le plus robuste au bruit rouge car les individus contribuent au recrutement de leur maturité sexuelle à leur mort, et le nombre de classes d'âge reproductrices constituent une réserve salvatrice face aux successions de mauvaises conditions. Alors que les espèces annuelles sont sensibles à une seule mauvaise année, les populations avec plusieurs classes d'âge peuvent tamponner les successions de mauvaises années et plus leur espérance de vie est longue, plus elles y sont résistantes.

**Stratégies de traits d'histoire de vie et variabilité environnementale.** Même si elle est aujourd'hui discutée (Reznick *et al.* 2002), la nomenclature des stratégies r (en référence au taux de croissance) et K (en référence à la capacité d'accueil) offre un cadre de réflexion intéressant permettant de relier traits d'histoire de vie et caractéristiques des fluctuations environnementales. Les espèces à stratégies r sont des espèces à vie plutôt courte, à la taille réduite, au développement rapide, à la croissance élevée et à la reproduction précoce qui sont très variables dans le temps et adaptées à des changements environnementaux importants à court-terme. Les espèces à stratégies K sont des espèces à la croissance et au développement plus lents, à la reproduction tardive, dont les individus sont plutôt de grande taille et longévifs, elles sont moins variables sur le court-terme (dynamiques plus rouges) et sont plus adaptées à des conditions environnementales plus stables. Les espèces à stratégie r sont typiquement robustes aux catastrophes car étant à renouvellement rapide, elles compensent rapidement une baisse importante d'abondance, tandis que les espèces à stratégie K y sont plus sensibles. Cette nomenclature permet de faire le lien entre les stratégies des traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental. Les espèces les plus robustes au bruit rouge sont les moins sensibles à la variabilité environnementale à court-terme, car elles sont plus grandes, plus longévives avec un renouvellement plus lent, ce qui correspond à la définition de la stratégie K. Cette stratégie est aussi associée à une plus grande sensibilité aux années catastrophiques, mais dont la probabilité est réduite dans le bruit rouge (Schwager *et al.* 2006). Les espèces plus petites avec peu de classes d'âges, à stratégie r, sont elles plus sensibles à la répétition des mauvaises conditions inhérentes au bruit rouge car étant à vie courte et suivant de plus près les fluctuations de l'environnement, elles sont moins robustes aux longues périodes de conditions défavorables mais sont adaptées à répondre aux années catastrophiques qui sont plus fréquentes dans le bruit blanc (Johst & Wissel 1997; Petchey *et al.* 1997; Heino & Sabadell 2003).

Le parallèle entre les stratégies de reproduction des poissons (Goodwin *et al.* 2006) et les stratégies reproductives des oiseaux (Sæther & Bakke 2000) propose l'existence

d'un continuum de stratégies entre les espèces de type r, hautements reproductives, et les espèces de type K, survivantes. Les espèces de type K produisent relativement peu de recrues chaque année mais vivent plus longtemps et ont des classes d'âges reproductrices plus nombreuses qui permettent de se reproduire de façon répétée. Il est notamment considéré que l'itéroparité pourrait avoir évolué comme une stratégie pour lutter contre les années de mauvais recrutement dues aux mauvaises conditions répétées (Stearns 1976). La qualité et la quantité des oeufs est également une fonction de l'âge chez les poissons (effets maternels) et les individus les plus âgés sont souvent de meilleurs reproducteurs que les plus jeunes (Birkeland & Dayton 2005). Les espèces à vie longue et à vie reproductrice étendue ont donc l'opportunité de répartir un important effort reproductif sur un grand nombre d'années (Myers *et al.* 1997; Hutchings 2001; Denney *et al.* 2002). Au contraire, les espèces à stratégies de type r ont un recrutement annuel plus fort et elles ont une stratégie opportuniste d'exploitation des conditions favorables qui leur permet de compenser leur sensibilité aux conditions environnementales. Par exemple, les traits d'histoire de vie des thons tropicaux et tempérés sont différents, les thons tropicaux présentent plutôt une stratégie de type r et les thons tempérés plutôt une stratégie de type K (Fromentin & Fonteneau 2001). Par le biais de simulations Fromentin et Fonteneau ont montré que le thon rouge (*Thunnus thynnus*), espèce tempérée, était capable de survivre à 10 ans de recrutement nul alors que le skipjack (*Katsuwonus pelamis*), espèce tropicale, s'effondrait après 4 ans de recrutement nul. Cette résistance des thons tempérés aux problèmes successifs de recrutement est rendue possible par leur vie plus longue et leur plus grand nombre de classes d'âges reproductrices, permettant la constitution d'une biomasse féconde qui agit comme une réserve de sauvegarde (p. ex. Longhurst 1998; 2002).

Ces éléments suggèrent que les espèces à stratégies K sont plus adaptées à un environnement à bruit rouge tandis que les espèces à stratégies r sont plus adaptées à un environnement à bruit blanc. L'étude de Fromentin & Fonteneau (2001) fournit un contre-exemple puissant. En effet les thons tropicaux à stratégie r habitent des environnements plutôt stables et rouges, alors que les thons tempérés de type K habitent des environnements plus variables et plus blancs. Ce fait met en avant une contradiction claire entre les stratégies des thons tropicaux et tempérés avec la théorie r/K. Le concept de stratégie r et K est aujourd'hui discuté (Reznick *et al.* 2002) car il ne prend pas en compte certains aspects de la physiologie des espèces, comme l'influence de la température de l'eau sur la reproduction et la croissance des thons et des espèces assimilées. Longhurst (1999) suggère notamment que dans les eaux froides et tempérées le recrutement est un facteur écologique clé à cause du risque de nourriture réduite pour les larves et les juvéniles. Ainsi, le thon rouge qui vit dans des eaux tempérées à froides effectue des migrations reproductrices dans des eaux plus chaudes, avec néanmoins un temps et une fréquence de ponte réduite par

rapport aux thons tropicaux dont la probabilité de recrutement stable reste plus forte (Fonteneau 1992).

Un point de vue complémentaire peut cependant être proposé dans le cadre de la couleur du bruit environnemental. Le thon rouge vit plutôt dans des environnements blancs mais même s'il effectue des migrations reproductrices dans des eaux chaudes la ponte reste dans des environnements plutôt blancs (Méditerranée et Golfe du Mexique) par rapport aux zones tropicales plutôt rouges (voir chapitre 2). Royer & Fromentin (2007) ont suggéré qu'un habitat à bruit blanc pourrait être favorable à la ponte du thon rouge (*Thunnus thynnus*) en offrant sur le long-terme plus d'opportunités spatio-temporelles de conditions favorables à la reproduction. Dans les environnements rouges, les thons tropicaux sont soumis à des séquences de mauvaises conditions auxquelles ces espèces sont particulièrement sensibles. Dans ce type d'environnement, la stratégie favorisée pour assurer la stabilité du recrutement pourrait alors être l'augmentation du temps et de la fréquence de la ponte afin de ne pas attendre les bonnes conditions, mais plutôt d'exploiter le plus possible d'opportunités. Cette stratégie permettrait aux espèces de type r de saisir activement chaque opportunité de reproduction sur une période plus longue et selon une fréquence plus grande, ce qui a pour conséquence de découpler la reproduction des séries de mauvaises années. Ainsi, les thons tropicaux confinés par leurs limites physiologiques dans des zones où les fluctuations environnementales sont plutôt rouges et *a priori* défavorables pourrait être contrebalancée par l'augmentation de la fenêtre de ponte qui permet d'exploiter activement les opportunités de ces environnements plus stables.

### 3.3 Couleur du bruit environnemental et fluctuations des captures de grands pélagiques dans l'Atlantique

**De la pente du spectre à la biologie.** Pour comprendre comment la couleur du bruit environnemental influence les espèces la bibliographie se réfère souvent à l'argument que le bruit rouge comporte des séquences persistantes de mauvaises conditions, ce qui n'est pas le cas du bruit blanc (p. ex. Lawton 1988). La persistance et l'alternance des mauvaises conditions semble être un facteur essentiel pour la réponse des populations à l'environnement (Wichmann *et al.* 2003). Cependant un lien manque dans cette argumentation car si la mesure de la pente du spectre est synthétique elle n'est pas directement interprétable en tant que conditions environnementales rencontrées par une espèce dans le bruit blanc ou rouge. Est-ce que les différences spectrales entraînent des différences dans l'environnement pouvant être biologiquement pertinentes ? Il semble important d'étudier ce que «la pente du spectre en coordonnées log des séries temporelles environnementales», le  $\beta$ , implique en termes de longueur de séquences de mauvaises conditions. Pour ce faire, des bruits de différentes couleurs ont été générés et la taille des séquences continues de mauvaises conditions ont été mesurées. Pour une gamme de  $\beta$  allant de 0 à -2 par pas de -0.2, 500 séries ont été générées et lors de mauvaises conditions, la fréquence des séquences continues de différentes tailles a été mesurée. Ce test nous permet ainsi d'obtenir la probabilité d'obtenir une séquence de mauvaises conditions d'une certaine taille sous l'hypothèse d'un bruit d'une couleur donnée. Il est bien sûr difficile de définir ce qu'est une mauvaise condition dans un cas général, nous avons donc arbitrairement choisi qu'une mauvaise condition serait une valeur tombant dans le premier tiers de la distribution des valeurs environnementales (i.e., en deçà du quantile à 33%).

Les résultats montrent que la probabilité d'obtenir de longues séquences de mauvaises conditions augmente nettement avec le  $\beta$  (Fig. 3.4). Ainsi dans un bruit blanc la probabilité d'avoir des séquences de plus de 6 ans est presque nulle, alors qu'elle devient rapidement importante avec l'augmentation de la rougeur du bruit, atteignant plus de 20% pour  $\beta = 1$  et  $\beta = 1.6$ . Si on décide une limite arbitraire à 5% de probabilité, la taille maximale des séquences de mauvaises conditions passe de 5 ans en bruit blanc à plus de 10 ans en bruit rouge, soit une augmentation de 100% de la taille des mauvaises conditions (Fig. 3.4). Les résultats indiquent de plus que la fréquence de très longues séquences de mauvaises conditions augmente rapidement, permettant dans les bruits bruns d'obtenir des séquences continues de plus de 20 ans avec une probabilité de plus de 5%. Ces résultats suggèrent que la pente du spectre a bien une pertinence biologique dans la gamme des exposants mesurés dans la nature.

Ainsi des différences faibles de pente ( $\Delta\beta = 0.2$ ) peuvent entraîner des séquences plus longues de 2 ans avec une probabilité non-négligeable, dans les conditions de notre test.

Ces résultats sont bien sûr contingents aux conditions de notre test. Par exemple la définition de bonnes ou de mauvaises conditions est totalement arbitraire ce qui limite l'interprétation biologique. Le choix du quantile à 33% pour représenter les mauvaises conditions semble néanmoins conservatif car contraignant par rapport à des variables réelles (p. ex. NAO). De plus, les séries interrompues par une année de conditions favorables, même si sa valeur la rend proche des mauvaises conditions, ne sont pas comptées comme une séquence continue de mauvaises conditions. Il est cependant vraisemblable que cette simple année ne change que très peu de choses au point de vue biologique.

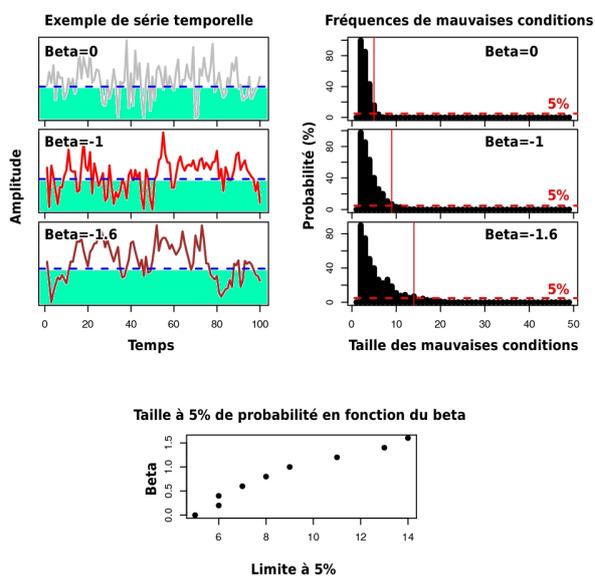


Figure 3.4: Résultats du test. À gauche exemples de séries temporelles pour des  $\beta$  donnés, la zone bleue représente les mauvaises conditions. À droite probabilités des séquences continues de mauvaises conditions de différentes tailles, la limite à 5% est indiquée en rouge. En bas, taille maximale des séries à plus de 5% de probabilité en fonction du  $\beta$ .

**Variabilité des séries de grands pélagiques de l'Atlantique** Les fluctuations des stocks de poissons sont héritées de trois facteurs principaux qui sont la dynamique intrinsèque de population, les fluctuations environnementales et l'exploitation. Comprendre quelle est l'importance relative de ces facteurs dans les fluctuations des séries temporelles est une question centrale en écologie des pêches pour des raisons théoriques et appliquées (gestion). Cependant on sait que les effets de ces facteurs ne se surimposent pas les uns aux autres, mais interagissent entre eux. Les fluctuations des séries temporelles commerciales contiennent donc la signature de ces trois facteurs. En partant du principe que les mêmes facteurs (ou la même combinaison) doivent avoir des effets comparables sur les fluctuations, comparer les séries temporelles de différentes espèces dans les mêmes environnements et de la même espèce dans des environnements contrastés et soumis à des dynamiques d'exploitation différentes,

devrait permettre de comprendre leur importance relative. On espère ainsi identifier les facteurs, ou leur combinaison, à l'origine de fluctuations communes entre séries temporelles et particulièrement les effets potentiels de l'environnement.

Une approche comparative à grande échelle a été utilisée en utilisant un jeu de données extensif de 169 séries temporelles de captures et captures par unité d'effort pour 9 espèces de grands pélagiques issues de 11 zones géographiques différentes de l'Atlantique Nord et tropical. Les zones géographiques ont été définies en utilisant les provinces de Longhurst (2001) afin qu'elles présentent *a priori* des caractéristiques physiques différentes. La comparaison des fluctuations des séries temporelles n'est pas triviale, particulièrement pour étudier un jeu de données étendu. Les méthodes les plus courantes se fondent sur des approches multivariées (p. ex. analyse en composantes principales) qui ne permettent de comparer que les fluctuations à basse fréquence des séries (tendances). Or on ne connaît pas *a priori* les effets des différents facteurs et il est nécessaire de conserver l'intégralité de la complexité du signal. La méthode des ondelettes a été choisie pour cela, car elle permet une description détaillée des fluctuations des séries temporelles en temps et fréquence. Afin de pouvoir comparer plusieurs spectres d'ondelettes, une méthode de comparaison quantitative a été développée (article 1) et appliquée au jeu de données. Cette approche permet de calculer une distance entre les spectres d'ondelettes, plus la distance est faible, plus les spectres décrivent des variations similaires.

Intuitivement les séries temporelles des mêmes espèces issues de provinces différentes devaient exhiber des fluctuations comparables, faisant de l'espèce le facteur principal. L'inspection visuelle des séries temporelles n'a pas confirmé cette hypothèse mais a plutôt montré la similarité des fluctuations des séries issues des mêmes provinces. Par exemple, dans la zone des Canaries (CNRV) qui regroupe la plus grande diversité de séries temporelles, les séries des même espèces comme le patudo (*Thunnus obesus*) ont des fluctuations différentes (Fig. 3.5). L'analyse des distances entre les spectres d'ondelettes a confirmé les résultats de ces observations et montre que, généralement,

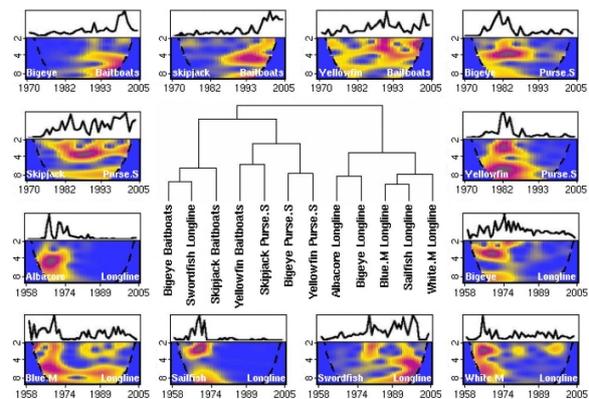


Figure 3.5: Arbre de classification des spectres d'ondelettes des séries temporelles de captures par unité d'effort issues de la province de Longhurst des canaries (CNRV).

les séries temporelles issues des mêmes provinces ont des fluctuations plus proches que les séries temporelles de la même espèce. Ce résultat n'est ni univoque, ni simple à interpréter car il met aussi en évidence une interaction entre l'origine géographique et les espèces.

Ces dernières ne sont pas réparties équitablement entre les zones car certaines sont exclusivement tropicales comme l'albacore (*Thunnus albacares*) ou le listao (*Katsuwonus pelamis*), alors que d'autres ont une répartition géographique plus large comme le thon rouge (*Thunnus thynnus*) ou l'espadon (*Xiphias gladius*). La distance entre les spectres d'ondelettes montrent que plus les espèces ont une répartition géographique réduite et tropicale, plus leur fluctuations sont proches. Cet aspect est confirmé par l'examen de l'arbre de classification des spectres d'ondelettes, sur lequel se dégagent des groupements relativement homogènes de séries temporelles de l'Atlantique tropical. L'examen des spectres bivariés (cospectres et spectres de cohérence) entre les séries temporelles et le climat, au travers du NAO, montrent de plus des associations plus fortes et plus pertinentes dans le Nord Atlantique que pour les zones tropicales. Ce dernier résultat est attendu, mais il suggère que la différence de régime climatique entre les zones tropicales et tempérées pourrait contribuer à la structuration des fluctuations des séries temporelles. La diversité des environnements semble être liée à la diversité des fluctuations, mais il suggère aussi une différence qualitative entre les séries temporelles issues des zones tropicales dont les fluctuations sont plus similaires entre les espèces que pour les séries de l'Atlantique Nord et tempéré. Cette structuration géographique est complétée à échelle plus locale, par des analyses à l'intérieur de chacune des provinces qui permettent d'éliminer l'effet de l'origine géographique. Les arbres de classification effectués pour les différentes provinces montrent systématiquement que les séries temporelles sont groupées en fonction de l'engin de pêche (Fig. 3.5). Ils indiquent que, localement, la dynamique des flottilles semble être le facteur dominant les fluctuations des séries temporelles des captures déclarées.

Cette analyse est originale par le fait qu'elle aborde avec une approche comparative les facteurs structurant les fluctuations des séries temporelles commerciales des grands pélagiques. Elle met en évidence l'origine complexe des fluctuations des séries temporelles qui ne présentent pas une structuration simple, par exemple toutes les séries de la même espèce groupées entre elles, mais reflètent différents niveaux d'interaction. On suggère que les fluctuations sont formées par l'interaction entre la dynamique de population et son écosystème, sous l'influence du climat. À ce processus se surimposent deux filtres. Le premier résulte des propriétés de l'environnement physique, le bruit environnemental, qui diffère entre les provinces et le second résulte de la dynamique de l'exploitation des différentes flottilles qui reflètent différentes stratégies dans l'espace et dans les espèces ciblées.

L'effet des propriétés environnementales sur les fluctuations est ici la question qui nous intéresse particulièrement. Ce travail ayant été avancé de front avec les estimations de la couleur du bruit environnemental il a rapidement été noté une similarité entre la distance entre les séries temporelles exprimées par la comparaison entre les spectres d'ondelettes et la différence de bruit environnemental entre les zones. Les zones tropicales présentent en effet des spectres environnementaux plutôt rouges alors que les zones de l'Atlantique Nord et tempéré sont plus roses. Deux questions ont alors été posées pour prolonger les résultats du manuscrit 2 et pour tester l'hypothèse d'une dynamique de population affectée par les propriétés environnementales :

- Est-ce que différents bruits environnementaux sont associés à des séries temporelles avec des fluctuations différentes ?
- Est-ce que les caractéristiques biologiques des différentes espèces peuvent nous permettre de comprendre l'interaction entre origine géographique et espèce décrite dans l'article 2 ?

**Implications de la couleur du bruit environnemental.** Le manuscrit 3 décrit l'analyse qui a été effectuée pour répondre à ces questions. Le même jeu de séries temporelles de grands pélagiques a été utilisé afin d'examiner la relation entre les caractéristiques de leurs fluctuations et la couleur du bruit environnemental. Afin de tester si les caractéristiques biologiques des espèces modulaient la réponse au bruit environnemental, un jeu de données documentant les traits d'histoire de vie des différentes espèces a été constitué. L'approche développée dans ce manuscrit consiste à caractériser dans un premier temps la couleur du bruit environnemental dans différentes zones géographiques (provinces de Longhurst) d'où sont issues les séries temporelles. Dans un second temps, on mesure les caractéristiques statistiques des séries temporelles puis on les compare à la couleur du bruit environnemental dans chacune des provinces. Enfin dans un troisième temps, on regarde si la relation entre le bruit environnemental et les caractéristiques statistiques des séries temporelles sont reliées aux traits d'histoire de vie des espèces.

La couleur du bruit environnemental,  $\beta$ , a été estimée sur 4 variables différentes. La température de surface de l'eau (SST), les composantes longitudinales (UST) et latitudinales (VST) du stress du vent ainsi que la salinité (SAL) (Chapitre II.3). Le  $\beta$  a été estimé pour chaque série temporelle (chaque pixel) de chaque variable en utilisant la méthode multitaper d'estimation spectrale (Chapitre II.2) couplée à une régression robuste. À partir des cartes réalisées, un indice intégratif de la couleur du bruit environnemental des 4 variables a été dérivé en utilisant le premier axe d'une analyse

en composantes principales. Cet indice composite permet de résumer en une seule mesure l'information fournie par les différentes variables. Les estimations du  $\beta$  pour chaque variable et pour l'indice composite ont ensuite été moyennées sur chaque province de Longhurst pour permettre la comparaison avec les caractéristiques statistiques des séries temporelles.

Trois statistiques ont été choisies pour décrire les propriétés des séries temporelles afin de capturer l'effet de la couleur du bruit environnemental. D'après la théorie (p. ex. Petchey 2000), la variabilité des séries temporelles reflète une interaction entre les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental, la variabilité doit être plus élevée dans le bruit rouge que dans le bruit blanc et d'autant plus que les espèces sont à renouvellement rapide. La structure de la densité-dépendance affecte aussi la réponse des populations à la couleur du bruit environnemental (p. ex. Petchey *et al.* 1997). La fonction du taux partiel de corrélation à l'ordre 1 («Partial Rate Correlation Function» PRCF, Berryman & Turchin 2001) qui est utilisée pour détecter la densité-dépendance, a ici été utilisée pour décrire l'importance de la régulation (rétroaction négative) dans les séries temporelles. Enfin, la couleur des séries temporelles peut aussi être teintée par la couleur du bruit environnemental (Kaitala *et al.* 1997). Elle a été estimée en utilisant la méthode de segmentation multiple (Miramontes & Rohani 2002).

La comparaison des différences de  $\beta$  entre les provinces avec le test réalisé sur la longueur des séquences continues de mauvaises conditions en fonction du  $\beta$  indique que l'on peut attendre des différences importantes dans le comportement des séries temporelles de SST entre les zones. Les valeurs du  $\beta$  de la SST varient entre 1 et 1.7, ce qui fait passer la probabilité de séquences continues de plus de 10 ans dans de mauvaises conditions de moins de 5% à plus de 20%. Cette différence importante permet d'attendre une réponse biologique réaliste détectable sur les séries temporelles des grands pélagiques. La comparaison des statistiques des séries temporelles avec le  $\beta$  montrent premièrement que la variabilité des séries temporelles décroît dans les zones les plus rouges, contrairement aux résultats théoriques. La rétroaction négative est aussi moins forte dans les environnements rouges que dans les environnements blancs et la couleur des séries écologiques évolue dans le même sens que la couleur du bruit environnemental. Ces résultats indiquent que les séries temporelles sont généralement plus lisses dans les environnements rouges que dans les environnements blancs. Ils confirment aussi la différence de comportement des fluctuations des séries temporelles entre les zones tropicales, plus rouges, et les zones plus tempérées du Nord Atlantique, plus blanches, qui avait été mise en avant dans l'article 2.

Cependant, les relations entre le bruit environnemental dépendent également beaucoup de l'espèce et suggèrent un effet des traits d'histoire de vie. Par exemple la décroissance de la variabilité est claire pour les espèces à vie longue et à maturité tardive (i.e. stratégie K) comme l'espadon (*Xiphias gladius*) ou les marlins, mais elle est beaucoup moins claire pour les espèces à maturité plus précoce et à vie plus courte (i.e. stratégie r) comme le listao (*Katsuwonus pelamis*) ou l'albacore (Yellowfin tuna, *Thunnus albacares*). Les pentes calculées entre les statistiques des séries temporelles et la couleur du bruit environnemental ont alors été comparées aux traits d'histoire de vie. Les résultats montrent que plus les espèces sont à renouvellement lent, plus la relation entre la variabilité et la couleur du bruit environnemental est importante. En d'autres termes, les espèces à stratégie K semblent plus influencées par la couleur du bruit environnemental que les espèces à stratégies r (Fig. 3.6).

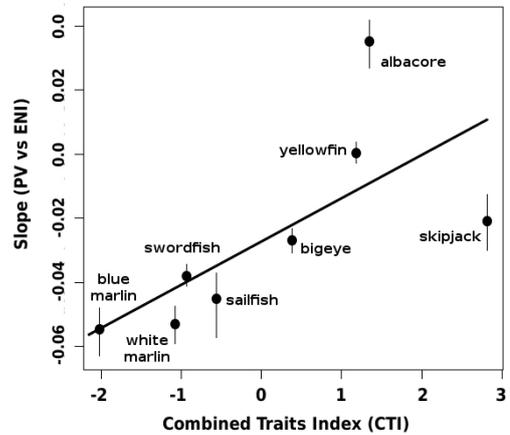


Figure 3.6: Pentes de la relation entre la variabilité des séries temporelles et la couleur du bruit environnemental (ENI) pour chacune des espèces, en fonction d'un index combiné des traits d'histoire de vie (CTI). Plus CTI est grand, plus les espèces sont à vie courte, à maturité précoce et à croissance rapide (stratégie r).

Le rougissement des fluctuations dans le bruit rouge possède des fondements théoriques. Premièrement le forçage environnemental peut teinter la dynamique et deuxièmement, la structure en âge des populations les plus longévives agit comme un filtre qui permet de tamponner la variabilité à court-terme de l'environnement et rougit leur dynamique (Chapître III.1). Les rétroactions négatives moins fortes dans le bruit rouge peuvent être issues de la présence de fluctuations à plus long-terme qui permettent aux populations de fluctuer plus proches de leur équilibre théorique, ce qui est associé à des phénomènes de régulation moins importants et des rétroactions négatives moins fortes (Berryman & Turchin 2001). La prédiction de la théorie que les espèces à renouvellement plus rapide sont plus variables que les espèces à renouvellement lent dans les environnements rouges, est aussi confirmée par nos résultats. Par exemple si dans les environnements blancs il n'y a pas de différence claire entre la variabilité des séries temporelles des différentes espèces, dans les environnements rouges les espèces qui mûrissent plus tardivement et en général les espèces à renouvellement lent, sont moins variables que les espèces à maturation plus précoce (Fig. 3.7).

Cependant la seconde prédiction théorique, qui est que la variabilité doit augmenter dans le bruit rouge et d'autant plus que les espèces sont à renouvellement rapide n'est pas confirmée par nos résultats. Ils mettent plutôt en évidence le phénomène opposé, c'est à dire la baisse de la variabilité dans les environnements rouges, d'autant plus que les espèces sont à renouvellement lent (Fig. 3.6). En d'autres termes, la variabilité des séries temporelles des espèces à renouvellement lent augmente dans le bruit blanc. Aucun résultat théorique ne permet d'expliquer ce phénomène mais on peut, avec néanmoins beaucoup de précautions, faire les propositions suivantes qui ne sont d'ailleurs pas mutuellement exclusives. Le chapitre III.2 montre que les espèces à stratégie K semblent être plus robustes à un environnement rouge mais plus sensibles à un environnement blanc, tandis que les espèces à stratégie r sont plus adaptées à un environnement blanc mais plus sensibles à un environnement rouge. On peut alors supposer que les espèces à stratégie K seraient plus facilement déstabilisées dans le bruit blanc alors que les espèces à stratégie r le seraient dans le bruit rouge, entraînant une augmentation de la variabilité. La seconde proposition serait que la pêche ait un effet déstabilisateur sur les populations qui les rende plus sensible aux perturbations environnementales. La plus grande sensibilité des espèces aux traits plus lents aux effets de la pêche expliqueraient cet effet (Jennings & Kaiser 1998; Denney *et al.* 2002). Cependant le jeu de données ne permet pas de tester de façon formelle cette hypothèse, seuls les effets des différents engins ont été contrôlés.

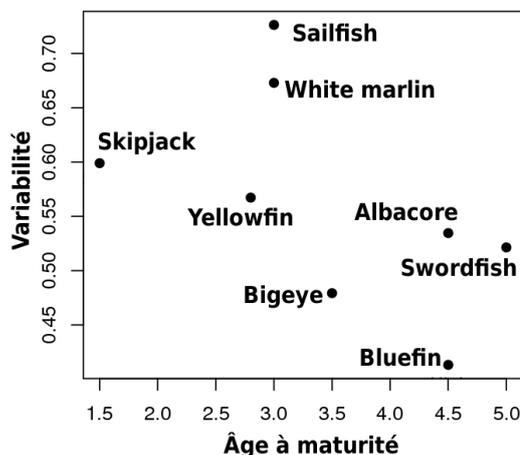


Figure 3.7: Variabilité moyenne des séries temporelles des grands pélagiques issues des zones à bruit rouge en fonction de l'âge à maturité.

On confirme dans le manuscrit 3 les résultats obtenus dans l'article 2 et supporte les hypothèses qui y ont été formulées. Les caractéristiques stochastiques des environnements sont associées à des fluctuations différentes des séries temporelles des grands pélagiques et semblent tenir un rôle dynamique important. La modulation de la relation entre statistiques et couleur du bruit environnemental par les traits d'histoire de vie confirme aussi l'interaction entre l'origine géographique et l'espèce qui avait été soulignée dans l'article 2. Les effets de l'exploitation n'ont pas été investigués de façon formelle dans cette étude, mais l'hypothèse du rôle déstabilisateur de

la pêche sur le lien entre traits d'histoire de vie et variabilité environnementale a été soulevée.

## Chapitre 4

# Effets de la couleur du bruit environnemental sur les stocks exploités

La surexploitation des stocks par la pêche est un des facteurs principaux des baisses drastiques de biomasse et/ou de l'effondrement de nombreux stocks d'intérêt commercial survenus au XX<sup>ème</sup> siècle, dont un exemple emblématique est la morue (*Gadus morhua*) de l'Atlantique Nord-Ouest (Myers *et al.* 1997). La pêche affecte la taille globale des populations et elle est souvent associée aux tendances décroissantes de l'abondance des stocks (Hutchings & Baum 2005). Ce prélèvement d'individus n'est cependant pas un simple changement numérique (Jennings & Kaiser 1998) mais aussi un changement qualitatif car il affecte la démographie (Beamish *et al.* 2006), les interactions biotiques (Hjermann *et al.* 2004; Levin *et al.* 2006; Daskalov *et al.* 2007) et abiotiques (Ottersen *et al.* 2006), les traits d'histoire de vie à court (Jennings *et al.* 1999; Rochet *et al.* 2000) et à long-terme (Law 2007; Jørgensen *et al.* 2007; Kuparinen & Merilä 2007) ainsi que la dynamique des stocks (Hsieh *et al.* 2006; Anderson *et al.* 2008). Enfin, il commence à être maintenant reconnu que les effets de la pêche et de l'environnement ne sont pas simplement additifs, mais qu'ils interagissent entre eux et sont modulés par les traits d'histoire de vie des espèces (Fromentin & Fonteneau 2001; Planque *et al.* 2008; Perry *et al.* 2008).

### 4.1 Exploitation et effets du changement de structure des stocks

**Troncation de la démographie** Deux définitions de la surexploitation sont couramment utilisées. La première est la surexploitation de croissance lorsque les individus

sont capturés trop jeunes et qu'ils ne peuvent pas accomplir leur potentiel de reproduction. La seconde est la surexploitation de recrutement qui résulte de la réduction de la biomasse féconde à un niveau tel que les juvéniles ne suffisent plus à renouveler la population, ou encore que le recrutement est réduit ou rare (Sissenwine & Shepherd 1987). S'il a longtemps été considéré que laisser les individus les plus jeunes se reproduire devrait permettre aux populations de se reconstruire et de conserver leur productivité, l'efficacité de ce concept est aujourd'hui controversée. La pêche est un processus qui est dans la majorité des cas sélectif et prélève en premier lieu les individus les plus gros et les plus âgés qui sont aussi très souvent les meilleurs reproducteurs (Myers & Hoenig 1997). La simple image des mailles d'un filet suffit à illustrer que pour une taille de maille donnée, les individus sous la taille de maille peuvent éviter la capture alors que les individus les plus gros sont toujours capturés. Ce prélèvement sélectif résulte en la troncation de la structure en âge et de la longévité naturelle des stocks (p. ex. Beamish *et al.* 2006; Ottersen *et al.* 2006; Ottersen 2008).

**Déstabilisation du recrutement** Cette troncation a des conséquences importantes pour les stocks. Les caractéristiques reproductives des individus les plus grands et les plus gros sont souvent bien meilleures que celles des juvéniles (effets maternels) au point de vue quantitatif et qualitatif, ils constituent une réserve permettant de reconstituer le stock en cas de mauvaises conditions prolongées (Murphy 1968; Beamish *et al.* 2006). L'effet maternel a déjà été documenté pour la morue (*Gadus morhua*), les femelles les plus âgées, les plus grosses et les plus expérimentées ayant une bien meilleure capacité de reproduction que les plus jeunes (Solemdal 1997; Marteinsdottir & Steinarsson 1998; Scott *et al.* 1999; Vallin & Nissling 2000), et a aussi déjà été noté chez le hareng (*Clupea harengus*) (Lambert 1987). Ses effets au stade larvaire sont importants et il a été montré que la croissance des larves de la sébaste noire (*Sebastes melanops*) était jusqu'à 30 fois plus rapide et avaient une meilleure survie lorsque les oeufs avaient été pondus par une femelle âgée (Berkeley *et al.* 2004a). Les individus les plus âgés guident parfois les plus jeunes jusqu'aux sites de pontes et disposent de réserves plus grandes leur permettant de tamponner les conditions environnementales défavorables sans altérer le recrutement de façon trop drastique. Ces effets peuvent affecter les traits d'histoire de vie des cohortes, comme la croissance et l'âge à maturité, et ainsi être propagés dans le temps (Beckerman *et al.* 2002; Birkeland & Dayton 2005).

Un grand nombre de classes d'âges représente donc une réserve qualitative pour la ponte mais aussi quantitative selon trois aspects. Le premier est que la fécondité est une fonction croissante du poids ou de la taille et de l'âge des individus et donc que les individus les plus âgés pondent dans l'absolu plus d'oeufs. Le second

aspect est numérique. Un nombre important de classes d'âges permet de tamponner un mauvais recrutement, sans altérer la taille relative de la biomasse féconde. Le troisième aspect découle des deux premiers, il est que la multiplicité des classes d'âges permet de découpler le recrutement des fluctuations environnementales. Ottersen *et al.* (2006) ont en effet montré que la réduction du nombre de classes d'âges dans le stock de morue arcto-norvégien due à la pêche était aussi associée à une sensibilité plus grande du stock aux fluctuations environnementales. Le grand nombre de classes d'âges reproductives permet une reconstitution efficace du stock même après des périodes de mauvaises conditions prolongées (Longhurst 2002; Berkeley *et al.* 2004b; Beamish *et al.* 2006). Enfin, au-delà du nombre, la diversité des classes reproductrices peut induire des différences dans le lieu, le timing ainsi que dans la longueur du temps de ponte. Or, assurer cette diversité de conditions spatio-temporelles augmente la probabilité de bonnes conditions associées à un recrutement net élevé (Marteinsdottir & Steinarsson 1998; O'Brien *et al.* 2003; Ottersen 2008).

Le prélèvement sélectif des individus les plus âgés par la pêche mène à la troncation de la population, rajeunissant la biomasse féconde qui produit alors des oeufs moins abondants et de moins bonne qualité, ayant ainsi une probabilité moins grande de succès et augmentant ainsi les répercussions des fluctuations environnementales sur le stock. On peut ainsi voir la stabilisation du recrutement chez les espèces longévives assuré par plusieurs stratégies, (i) la meilleure qualité des oeufs des anciens (ii) la multiplication des options spatio-temporelles de ponte et (iii) l'absorption des séries de mauvaises conditions par le nombre et la taille des classes d'âges reproductrices, découplant aussi le recrutement des fluctuations des conditions environnementales.

**Effets sur les traits d'histoire de vie.** La sélectivité de la pêche a aussi des conséquences sur les caractéristiques biologiques des stocks. Le prélèvement sélectif des individus les plus grands et les plus âgés induit une érosion génétique ainsi qu'une réponse adaptative des populations via leurs traits d'histoire de vie (Law 2000; Conover & Munch 2002; Heino *et al.* 2002; Ernande *et al.* 2004). Ces réponses peuvent être de natures très différentes en fonction du mode et du contexte de la sélection (p. ex. interactions de prédation Edeline *et al.* 2007) ainsi que des conditions environnementales, ce qui a d'ailleurs rendu difficile leur détection (Rochet 1998; Hutchings & Baum 2005). Les travaux théoriques, les expérimentations et les observations empiriques sur des stocks différents montrent que le prélèvement sélectif des individus les plus grands et les plus âgés est associé à une croissance plus lente, une baisse de l'âge et de la taille à maturité ainsi qu'à une longévité réduite dans le stock (Law 2000; Rochet 1998; Rochet *et al.* 2000; Conover & Munch 2002; Hutchings 2005). La pêche exerce une pression de sélection vers les individus à la

croissance plus lente et à la maturité sexuelle plus précoce, car les individus à la croissance la plus rapide atteignent plus rapidement la taille minimale de capture et les individus à la maturité précoce laissent plus de descendants avant leur capture (Law & Grey 1989; Rijnsdorp 1993; Biro & Post 2008). Ces effets ont été documentés pour le stock de morue du Labrador, qui a vu son âge à maturité chuter d'un an concomitamment à de mauvaises conditions de croissance ainsi qu'à une baisse de la survie pendant les 10 ans qui ont précédé son effondrement (1980-1990) (Fig. 4.1, Olsen *et al.* 2004).

Si les différences phénotypiques dans les traits d'histoire de vie ne sont pas uniquement dues à la plasticité phénotypique mais sont aussi génétiquement hérissables alors la sélection induite par la pêche peut se transformer en une évolution induite par la pêche (Heino 1998; Hutchings 2005; Law 2000; 2007; Jørgensen *et al.* 2007; Kuparinen & Merilä 2007). Bien que des objections existent encore (p. ex. Hilborn 2006) et que les variations dues aux conditions environnementales soient difficiles à séparer des effets de la pêche ce processus est généralement accepté et la question se pose plutôt de l'échelle de temps sur laquelle cette évolution a lieu (Law 2000). Cet effet a été démontré ou suggéré pour plusieurs espèces (Jørgensen *et al.* 2007) dont la morue (Olsen *et al.* 2004; Swain *et al.* 2007) et des expérimentations montrent que les effets de la sélection peuvent être rapides, de l'ordre de quelques générations (Conover & Munch 2002). L'évolution des traits d'histoire de vie induite par la pêche est un sujet aux implications de gestion importantes parce qu'elle peut baisser la productivité totale des stocks (Conover & Munch 2002) et parce que l'inversion du processus peut être longue ou très difficile à réaliser (Law 2000; Kuparinen & Merilä 2007). Par exemple, la sélection sur l'âge à maturité est asymétrique. En l'absence de pêche, les variations de l'âge à maturation n'a que peu d'effet sur la production d'oeufs durant la

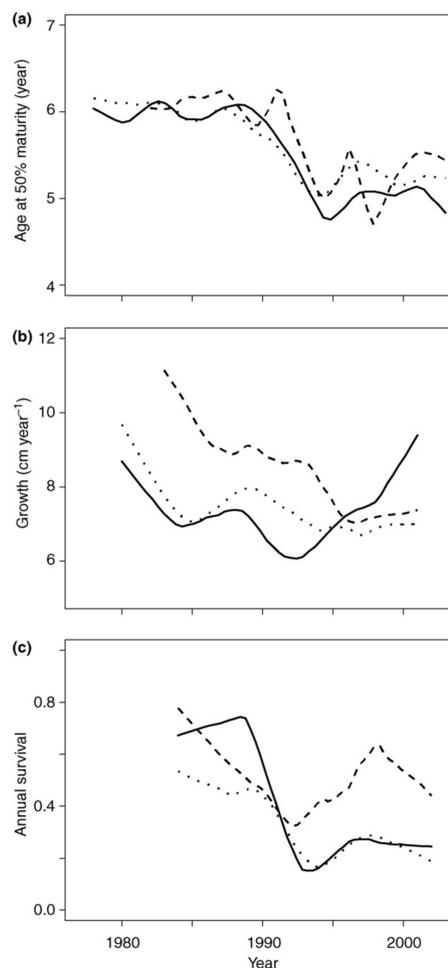


Figure 4.1: Changements temporels dans les traits d'histoire de vie de la morue du stock Nord en zone NAFO 2J (trait continu), 3K (pointillés) et 3L (tirets). a) âge à maturité, b) croissance, c) survie annuelle. Issu de Olsen *et al.* (2004).

vie des individus, la perte de temps de reproduction due à une maturation tardive est compensée par un poids plus élevé et par le plus grand nombre d'oeufs produit après la maturation. Par conséquent, si la sélection de la pêche sur une maturation précoce est forte, en l'absence celle-ci la pression de sélection dans le sens d'une maturation plus tardive est faible et le processus lent à être inversé (Law 2000).

**Déstabilisation des stocks.** Les conséquences des changements à court et long-terme des traits d'histoire de vie et de la troncature concomitante de la structure en âge sont importantes. Comme noté précédemment, la troncature de la population altère le recrutement, augmente le lien à l'environnement et diminue la résilience des stocks en diminuant l'effet tampon de la biomasse féconde (Beamish *et al.* 2006; Ottersen *et al.* 2006). Les modifications des traits d'histoire de vie (croissance plus lente, maturité précoce, longévité réduite) réduisent la productivité totale du stock (Law & Grey 1989; Law 2000; Conover & Munch 2002; Hutchings 2005). Au-delà d'une baisse de productivité, les changements des caractéristiques démographiques naturelles des stocks entraînent des changements dans la dynamique de la population.

Depuis longtemps, la pêche est suspectée d'augmenter la variabilité des stocks (Beddington & May 1977). Cependant cette idée s'est révélée difficile à prouver de façon empirique en raison du manque de mesures d'abondance sur des stocks inexploités (groupes de contrôle). L'avènement d'un jeu de données constitué de séries temporelles d'abondance larvaire à long-terme sur des populations exploitées et inexploitées, a permis de réaliser cette comparaison et de montrer que la variabilité des stocks exploités était plus grande que celle des stocks inexploités (Hsieh *et al.* 2006). Bien que des pistes aient été avancées, les facteurs responsables de ce phénomène n'ont pas été identifiés. Dans une récente étude, Anderson *et al.* (2008) réutilisent le même jeu de données et montrent que les effets liés à la troncature de la structure en âge de la population sont vraisemblablement responsables de l'augmentation de la variabilité des stocks exploités (Fig. 4.3). Les deux processus qu'ils avancent sont que (i) une biomasse fé-

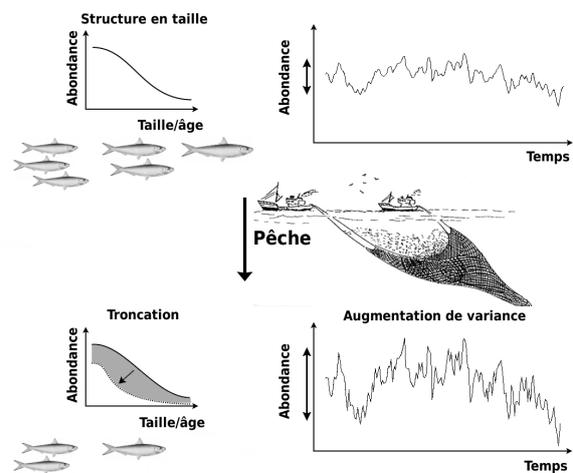


Figure 4.2: Effets de la troncature de la structure d'âge des stocks par la pêche. Modifié de Stenseth & Rouyer (2008).

conde plus jeune est plus susceptible de suivre les changements environnementaux et que (ii) la troncation peut affecter les paramètres démographiques de la population et ainsi augmenter la non-linéarité de la dynamique de population, en couplant de façon plus forte les paramètres démographiques à l'environnement. Si la variabilité de l'exploitation (i.e. mortalité par pêche) a été avancée pour expliquer la variabilité du stock de morue de mer Baltique (Jonzén *et al.* 2001), cette hypothèse n'a pas été retenue par les auteurs.

## 4.2 Réponse des stocks exploités à la couleur du bruit environnemental

Parce que l'exploitation affecte la démographie et les traits d'histoire de vie des stocks qui sont les déterminants de la dynamique de population, l'effet de la couleur du bruit environnemental sur les populations exploitées a été abordé dans le manuscrit 4. Un jeu de données extensif a été construit en compilant le plus grand nombre de sources possible de données pour l'Atlantique. Des séries temporelles de débarquement, de captures et d'estimation d'abondance ont été récupérées pour 117 stocks représentant 30 espèces différentes. Afin d'étudier l'effet de la pêche sur la démographie, des séries temporelles de données structurées en âge (captures et abondance) ont été collectées, mais aussi des données d'exploitation (mortalité par pêche) afin de quantifier l'effet de la variabilité de l'exploitation et l'état de surexploitation des espèces. Enfin des séries de biomasse féconde ont été utilisées pour décrire la tendance du stock. Les traits d'histoire de vie des espèces et des stocks, lorsque cela était possible, ont été estimés ou collectés dans la littérature. Les données concernent la croissance somatique, l'âge à maturité, la fécondité, la longévité, la taille maximale et le volume des oeufs pour les différents stocks et espèces.

**Orthogonalité et dépendance phylogénétique.** La sélection de modèle est courante pour tester et hiérarchiser l'effet relatif de différentes variables. Ce n'est pas un problème très compliqué dans les cas idéaux, c'est à dire lorsque les variables explicatives sont orthogonales et que le jeu de données est équilibré. Malheureusement un jeu de données non équilibré est souvent la règle en écologie et particulièrement dans notre cas où la diversité des stocks analysés n'est pas issue d'un échantillonnage aléatoire mais plutôt due au fait que le stock soit exploité ou non. Les stocks exploités sont donc généralement mieux représentés que les stocks non-exploités. Bien souvent les variables explicatives ne sont pas non-plus indépendantes, comme c'est le cas pour les traits d'histoire de vie qui vont avoir tendance à être plus similaires pour deux espèces phylogénétiquement proches mais dont nombre d'entre eux sont aussi affectés par la taille des individus (p. ex. Rochet *et al.* 2000). Dans le manuscrit 4 on utilise des méthodes afin de tenir compte de la non-orthogonalité et de la dépendance phylogénétique.

**Remarques sur la sélection de modèles.** La sélection de modèles sur la base des covariables à inclure ou non n'est pas une question triviale qui nécessite une métrique adéquate. Cette aspect est très important car comme mis en avant par Anderson *et al.* (2000) il y a une différence entre la significativité statistique et l'importance biologique et on peut toujours rejeter une hypothèse nulle sur la base de la p-value avec un échantillon suffisamment grand, même si la différence biologique réelle est

très faible. Aborder a priori un jeu de données avec des hypothèses multiples plutôt qu'une hypothèse favorite semble une approche conservative permettant de rigoureusement tester la validité d'une hypothèse biologique (et non pas statistique) par rapport à une autre. Anderson *et al.* (2000) rappellent que les moyens d'une telle approche ont été fournis par les travaux d'Akaike basés sur l'estimation de l'information de Kullback-Leibler (Kullback & Leibler 1951),  $I(f, g)$ , qui mesure l'information perdue lorsque un modèle  $g$  est utilisé pour mesurer la réalité  $f$  :

$$I(f, g) = E[\log(f(x))] - E[\log(g(x|\theta))]$$

avec  $E$  désignant l'espérance et  $x_{|\theta}$  désignant les données sachant les paramètres.

La réalité étant inconnue mais identique pour les différents modèles, le premier terme devient une constante et seul le second terme, celui du modèle, varie. La sélection du «meilleur» modèle dans le jeu de modèles testés (autant d'hypothèses biologiques) se résume alors à chercher celui qui perd le moins d'information, c'est à dire à minimiser  $I(f, g)$ . Akaike montra l'existence d'une relation linéaire entre  $I(f, g)$  et le maximum de vraisemblance, ce qui relia information et estimation statistique en un seul cadre et fournit le critère d'information d'Akaike,  $AIC$  :

$$AIC = -2 \log(I(\hat{\theta}_{|données})) + 2K$$

où  $\log(I(\hat{\theta}_{|données}))$  est la valeur de la vraisemblance maximisée sur les paramètres inconnus  $\theta$ , sachant les données et le modèle,  $K$  étant le nombre de paramètres estimés dans le modèle. Lorsque  $K$  est grand par rapport à la taille de l'échantillon  $n$ , soit  $n < 40K$ , on utilise une version corrigée, l' $AICc$  :

$$AICc = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-k+1}$$

Ré-échelonner les  $AICc$  pour le modèle «i» tel que  $\Delta_i = AIC_i - \min(AIC_i)$  permet d'obtenir que le «meilleur» des modèles examiné soit à 0 et afin de classer les modèles (ou hypothèses), il est pratique d'utiliser les poids d'Akaike,  $W_i$  :

$$W_i = \frac{e^{-\frac{1}{2}\Delta_i}}{\sum_i e^{-\frac{1}{2}\Delta_i}}$$

Ces  $W_i$  peuvent être interprétés comme les probabilités que le modèle  $i$  soit le meilleur modèle dans la gamme des modèles considérés.

Cette approche permet de hiérarchiser les hypothèses (modèles) non pas selon un test d'hypothèse mais suivant le concept de la meilleure inférence sachant les données et le jeu de modèles testé. Ce jeu de modèles a priori doit donc être biologiquement interprétable et constituer des hypothèses alternatives réalistes.

**Un algorithme pour les cas non-orthogonaux et les hypothèses multiples.** L'approche par modèles emboîtés couplée au calcul des poids d'Akaike fournit un cadre de sélection efficace, mais il reste délicat dans les cas non-orthogonaux où l'ordre d'inclusion des co-variables compte car la décomposition de variance n'est pas unique. Comme il n'existe pas d'heuristique formelle nous permettant de savoir a priori quel ordre mènera au meilleur modèle et comme l'approche par brute-force est exclue pour des raisons de temps de calcul et de non-pertinence biologique (ainsi que d'inélégance), notre approche a consisté à bâtir un cadre d'exploration de familles de modèles dans lequel est pris en compte l'ordre d'inclusion des variables. Pour ce faire un algorithme a été développé, inspiré par le principe des algorithmes génétiques, permettant d'explorer de façon orientée l'univers des possibles. Des familles de modèles sont créées à partir des covariables d'intérêt et représentent autant d'hypothèses alternatives de départ ou en d'autres termes de branches de l'arbre des possibilités de modèles (Fig. 4.3). La première itération fixe les modèles de départ, il y en a autant que de co-variables. A chaque itération suivante les familles de modèles évoluent par l'incrémentement des co-variables et leur «fitness» est mesurée par leur AICc (Fig. 4.3). On sélectionne ensuite une quantité donnée des meilleurs individus pour chaque famille, qui serviront de point de départ à l'incrémentement suivante. Après itérations, dont le nombre correspond au nombre de covariables, les modèles restant sont comparés à l'aide des poids d'Akaike, permettant de hiérarchiser les modèles. L'approche permet de regarder quelles ont été les familles de modèles favorisées et de comparer les résultats à ceux issus des autres familles. Elle permet ainsi une comparaison rigoureuse des différents modèles, donc d'autant d'hypothèses biologiques. L'application de cette approche dans le manuscrit 4 a mené à des résultats à la fois parcimonieux et robustes.

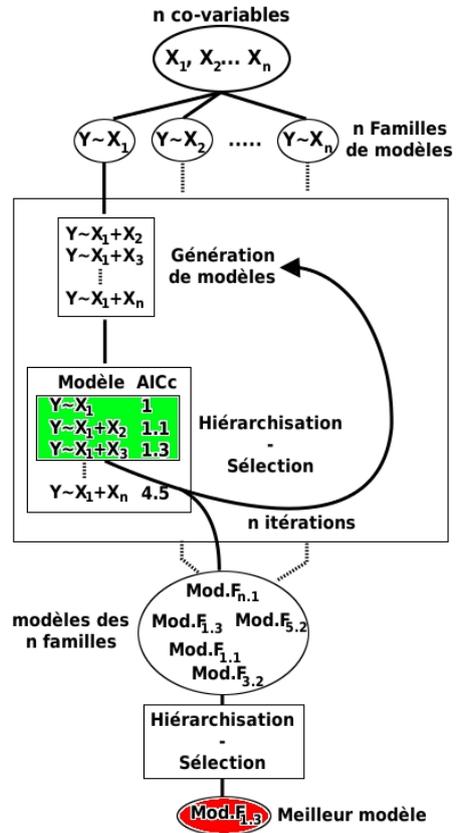


Figure 4.3: Présentation schématique du fonctionnement de l'algorithme de sélection de modèles.

**Dépendance phylogénétique.** Les comparaisons interspécifiques posent le problème de l'autocorrélation phylogénétique. En effet, la parenté taxonomique entre certaines espèces entraîne que leurs traits d'histoire de vie vont avoir tendance à refléter cette parenté (par exemple une grande taille) et conduit à violer l'hypothèse d'indépendance sérielle des observations. Un autre problème est lui plus conceptuel. Dans le manuscrit 4 on ne s'intéresse en effet pas qu'à la valeur absolue du paramètre pour une espèce donnée, mais aussi à sa variation intraspécifique. La mesure que l'on va utiliser doit donc refléter ces différents aspects pour nous permettre d'inférer une signification biologique de nos résultats. Une façon de dériver des données statistiquement et phylogénétiquement indépendantes est d'utiliser la méthode des contrastes (Felsenstein 1985). Cette méthode se fonde sur un arbre de classification phylogénétique pour corriger la proximité entre taxons, mais elle est cependant sensible à la classification utilisée ainsi qu'à de nombreux paramètres dont la taille des branches de l'arbre ou le mode de calcul de ces contrastes (Garland *et al.* 1992). Une autre approche, plus simple, est l'utilisation de modèles mixtes emboîtés permettant d'ajuster les traits d'histoire de vie en fonction de la position taxonomique des espèces. Le principe consiste à inclure comme variables aléatoires les différents taxons, emboîtés les uns aux autres ce qui permet d'estimer la distribution des traits pour chacun des taxons (p. ex. Sol *et al.* 2008). Beaucoup de traits d'histoire de vie étant corrélés à la taille (p. ex. Rochet 1998), un effet allométrique fixe a été inclue. Les résidus du modèle sont ainsi indépendants et produisent une mesure des traits taxonomiquement corrigée. Bien que la comparaison avec une méthode prenant en compte de façon explicite une phylogénie n'a pas été faite (p. ex. Rochet *et al.* 2000), la diversité taxonomique est relativement faible dans notre analyse où l'on s'intéresse en premier lieu à la variabilité inter-stocks et on n'attend pas un effet fort de l'ordre ou de la famille, ce qui a été confirmé par l'analyse. Il a de plus déjà été montré que l'ajustement taxonomique par modèle mixte produisait des résultats robustes comparé à ceux obtenus par la méthode des contrastes (Sol *et al.* 2008).

**Les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental modulent la réponse des stocks à l'exploitation.** Le manuscrit 4 n'est encore qu'à l'état de draft, on en présente ici les résultats principaux tout en sachant qu'ils pourront être complétés ou précisés. Afin d'étudier le lien entre les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental ainsi que les effets de l'exploitation, on travaille dans ce manuscrit à l'échelle des stocks qui est l'unité pour laquelle traits d'histoire de vie et données d'exploitation sont documentés. On accède à la variabilité intra-spécifique (inter-stock) en documentant le plus exhaustivement possible les caractéristiques des stocks exploités du Nord Atlantique et en calculant la couleur du bruit environnemental sur leur aire de répartition. Le jeu de données permet ainsi d'étudier les caractéristiques de pratiquement tous les stocks de morue (*Gadus morhua*), de hareng

(*Clupea harengus*) et d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*). Ces trois espèces sont présentes dans une grande diversité de zones et permettent de comparer leurs caractéristiques avec un contraste dans la couleur du bruit environnemental.

La première étape de ce travail est l'étude de la variabilité intra-spécifique des traits d'histoire de vie avec la couleur du bruit environnemental, sur les trois espèces sus-citées. Des corrélations simples mettent en avant des associations entre la couleur du bruit environnemental et les traits d'histoire de vie, cohérentes entre les stocks. La substitution systématique à la température moyenne de la couleur du bruit environnemental permet de contrôler les effets confondus. La couleur du bruit environnemental s'avère un meilleur prédicteur que la température pour certains traits d'histoire de vie et ses effets sont cohérents entre les espèces et les variables. Dans les environnements les plus rouges pour lesquels la saisonnalité est faible, les traits d'histoire de vie sont «plus lents». Particulièrement la taille et le nombre de classes d'âge reproductives sont plus élevés (Fig. 4.4).

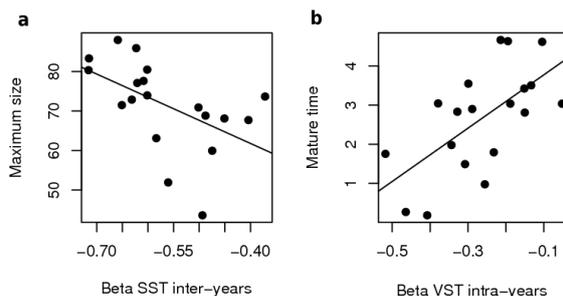


Figure 4.4: Relations entre a) la taille maximale et la couleur du bruit environnemental aux échelles inter-annuelles, b) le nombre de classes d'âge reproductives et la couleur du bruit environnemental aux échelles intra-annuelles pour les stocks de morue (*Gadus morhua*).

La seconde étape consiste à rechercher quels sont les déterminants de la variabilité des séries de débarquement des stocks ainsi que de la tendance de la baisse de biomasse féconde. L'examen de la relation entre les variables suggèrent un effet clair de l'exploitation au travers de la troncation de la structure en âge, qui est associée à une variabilité plus élevée et des tendances négatives plus fortes. Ces résultats sont examinés de façon plus précise avec une approche de comparaison hiérarchique de modèles pour les stocks de morue, de hareng et d'églefin. Pour la variabilité, les résultats ne montrent pas de façon univoque l'importance de la troncation des stocks, mais suggèrent que la couleur du bruit environnemental ainsi que les traits d'histoire de vie jouent un rôle important. De plus, les associations trouvées précédemment entre les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental suggèrent des interactions entre ces facteurs. Cependant les résultats sont clairs pour la tendance de la biomasse féconde, qui pour les trois espèces est principalement expliquée par l'effet de l'exploitation au travers de la troncation.

L'étude des interactions entre bruit environnemental, traits d'histoire de vie et exploitation a été réalisée en discrétisant le jeu de données. Les stocks ont été séparés en fonction de l'intensité de la troncation, puis chacun des deux groupes a été divisé en fonction du taux de renouvellement des espèces. Les effets de la couleur du bruit environnemental sur les tendances de la biomasse féconde et la variabilité des débarquements ont ensuite été examinés pour chacun des quatre groupes. Aucun résultat clair n'a été mis en avant pour les tendances de la biomasse féconde, mais on observe une relation intéressante entre la couleur du bruit environnemental et la variabilité. Les deux groupes de stocks avec la troncation la plus faible ne montrent aucun changement de variabilité avec la couleur du bruit environnemental, mais pour les stocks à troncation forte on observe des effets opposés entre les groupes de stocks à taux de renouvellement rapide et lent. Pour les premiers la variabilité augmente dans le bruit rouge, conformément à la théorie, alors qu'elle augmente dans le bruit blanc pour les seconds, comme dans le manuscrit 3 (Fig. 4.5). Ces résultats sont doubles, (i) ils suggèrent que la troncation de la structure d'âge des stocks les déstabilise et les pousse vers des états où ils deviennent sensibles aux fluctuations environnementales et, (ii) que les traits d'histoire de vie entraînent une réponse différentielle à cette déstabilisation. Pour les stocks à renouvellement plus lent, la troncation altère le tampon quantitatif et qualitatif de la structure d'âge et change leur réponse en les rendant plus sensibles aux fluctuations à court-terme et plus variables dans le bruit blanc. Les stocks à renouvellement rapide sont eux plus adaptés aux environnements blancs. Ils sont cependant moins robustes aux environnements rouges dont ils suivent plus facilement les fluctuations, entraînant une augmentation de la variabilité. Les effets de la déstabilisation des stocks par l'exploitation semblent donc dépendre de l'interaction entre les stratégies d'histoire de vie des espèces et la couleur du bruit environnemental. On suggère que la nature de la réponse des stocks à l'exploitation résulte de l'altération du lien entre traits d'histoire de vie et caractéristiques environnementales.

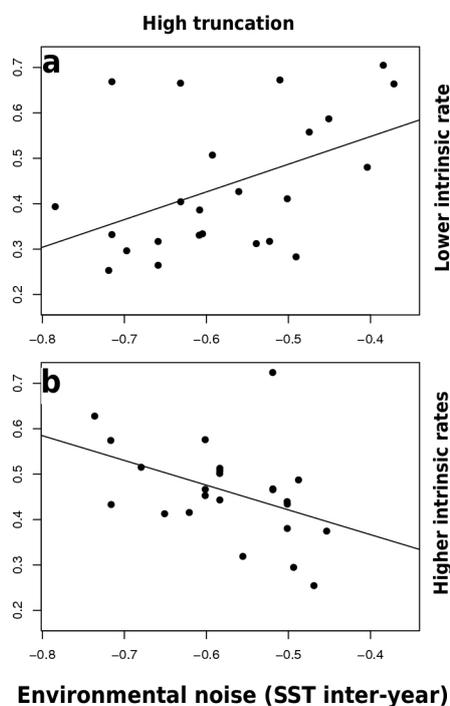


Figure 4.5: Relations entre la variabilité des débarquements et la couleur du bruit environnemental pour les stocks à la troncation la plus forte. a) Stocks à taux de renouvellement lent, b) stocks à taux de renouvellement rapide.

# Chapitre 5

## Conclusion et perspectives

La démarche de la thèse se fonde sur l'idée que les fluctuations des stocks exploités sont le résultat du forçage de l'environnement, filtré par la population et ses interactions biotiques au sein de l'écosystème. Cette conception n'est pas fondamentalement novatrice et elle apparaît en filigranes dans de nombreux travaux historiques (Hjort 1914). Elle a été formellement investiguée en utilisant des fonctions de transfert pour représenter le filtre de la population (Bjørnstad *et al.* 2004; Greenman & Benton 2005b), ou de processus biologiques (Laakso *et al.* 2001; 2003; Humphries & Umbanhowar 2007). Ces approches mécanistes ont permis un pas en avant important en montrant que l'interaction entre le bruit environnemental, stochastique, et le squelette dynamique des populations, déterministe, crée des dynamiques qualitativement différentes qui ne relèvent pas d'une simple surimposition de ces processus. La thèse se propose d'inférer des processus généraux sur le principe de fonctionnement de ce filtre biologique des fluctuations environnementales. La structure sous-jacente des populations étant inconnue, la structure du filtre est considérée comme une «boîte noire» et la problématique de la thèse s'apparente à du «reverse-engineering», utilisé en électronique pour

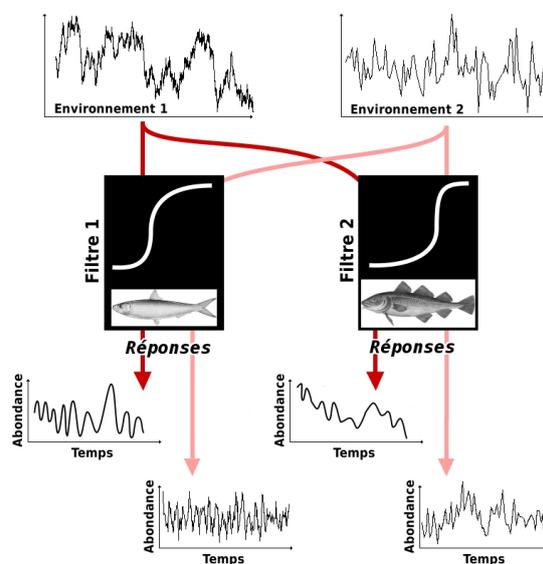


Figure 5.1: Schématisation de l'approche comparative employée durant la thèse. Le filtre de chaque population est une boîte noire à laquelle est appliqué un signal environnemental forçant. La comparaison des réponses permet d'inférer le fonctionnement de la boîte noire.

inférer les propriétés de fonctionnement d'un circuit sans en connaître la structure au préalable, en étudiant sa réponse à des signaux de natures différentes (Fig. 5.1). On utilise une approche inverse afin d'inférer de l'information sur les principes de fonctionnement du filtre en étudiant sa réponse à différents signaux d'entrée (Fig. 5.1). Dans ce cadre, la démarche comparative à grande échelle permet de disposer d'expérimentations naturelles représentant les réponses (séries écologiques) de filtres de différentes natures (espèces/stocks/traits d'histoire de vie) à différentes combinaisons de signaux entrants (environnements) et de perturbations (exploitation). On espère ainsi faire apparaître les principes sous-jacents de ce filtre en étudiant sa réponse pour différentes espèces ou stocks (filtres de différente nature) dans le même environnement (signal entrant) et de la même espèce dans des environnements différents.

En utilisant l'analogie électronique, on présente dans ce dernier chapitre comment les travaux de la thèse ont permis de dégager et de préciser de l'information sur les principes de fonctionnement du filtre biologique. Les résultats sont confrontés aux questions originales de la thèse afin de faire apparaître les apports, limites et perspectives du travail :

1. Quelles sont les caractéristiques stochastiques des environnements marins ? / Quelles sont les caractéristiques du signal forçant ?
2. Comment ces caractéristiques environnementales affectent la réponse des stocks ? / Quels sont les effets de différents signaux entrant sur la réponse ?
3. Comment les traits d'histoire de vie des différentes espèces modulent cette réponse ? / Quel est l'effet de la nature du filtre ?
4. Comment la pêche modifie ces interactions ? / Comment le filtre est-il affecté par une perturbation ?

## 5.1 Quelles sont les caractéristiques stochastiques des environnements marins ?

Déterminer une structuration géographique des écosystèmes marins est une question non-triviale, qui est complexifiée par la superposition des échelles de variation spatio-temporelles des processus physique et biologique (Steele & Henderson 1994). Les travaux de Longhurst (2001) fournissent un cadre approprié pour définir les limites d'unités géographiques pertinentes au point de vue biologique, en couplant les caractéristiques géophysiques à la production biologique. Cette approche résoud certes la variabilité spatiale mais l'auteur précise que les limites entre les provinces

ne tiennent pas compte de la variabilité temporelle et qu'elles peuvent être appelées à être modifiées, selon les saisons ou sous l'effet de changements climatiques à plus long-terme (Longhurst 2001). La couleur du bruit environnemental peut être considérée comme une approche complémentaire parce qu'elle fournit une mesure synthétique, le  $\beta$ , permettant de caractériser la dynamique temporelle des variables géophysiques. Fondée sur la nature fluctuante des données, cette approche fréquentielle donne une description réaliste non-pas de l'état de l'environnement mais de la façon dont il évolue au cours du temps. Elle permet de caractériser quantitativement les propriétés de la variabilité temporelle des provinces, c'est à dire de caractériser le signal forçant. Le Golfe du Mexique constitue par exemple une seule province biogéographique de Longhurst. Cependant, les cartes du  $\beta$  pour les différentes variables environnementales met en évidence des caractéristiques bien différentes entre la partie Nord et la partie Sud. Le Nord du Golfe du Mexique est plutôt un environnement blanc alors que sa partie Sud est rouge. La différence entre ces deux zones est notée dans la description de la province qui est donnée par Longhurst (2001) mais le  $\beta$  permet de quantifier et de donner un sens dynamique et interprétable à cette différence.

Le passage de l'utilisation statique des environnements à la description de leurs propriétés stochastiques s'illustre au travers des approches empruntées dans l'article 2 et le manuscrit 3. Dans l'article 2 les provinces de Longhurst sont utilisées parce qu'elles représentent des unités géographiques qui, a priori, possèdent des caractéristiques environnementales différentes. C'est à dire, pour reprendre l'analogie électronique, qu'elles représentent des signaux entrant qualitativement différents. L'effet géographique détecté sur la variabilité des séries de grands pélagiques (signal sortant) est interprété comme des réponses à des régimes climatiques et des propriétés environnementales différentes. Le manuscrit 3 est un prolongement logique de cette étude. Dans un premier temps le signal entrant de chaque province est identifié et quantifié au travers du  $\beta$  puis, dans un second temps ils sont comparés aux propriétés statistiques du signal sortant. Le manuscrit 4 propose deux évolutions dans la démarche de la caractérisation stochastique des environnements. La première est la différenciation de la mesure du  $\beta$  sur deux échelles temporelles distinctes, les fluctuations intra-annuelles, soit la mesure de l'importance du cycle saisonnier, et les échelles inter-annuelles. Cette approche est motivée par deux raisons. La première raison est l'ajustement de la mesure des propriétés environnementales aux processus biologiques des stocks de poissons. La seconde raison est que cette dissociation permet de lever une ambiguïté d'interprétation de la mesure du  $\beta$ , liée au fait que les spectres des séries environnementales ne représentent pas un pur bruit  $1/f$ . La seconde évolution est l'affranchissement de l'analyse de la structuration par les provinces de Longhurst. Alors que dans l'article 2 et le manuscrit 3 les données écologiques sont extraites dans une grille spatiale pré-déterminée, dans le manuscrit 4 ce sont les données environnementales qui sont extraites en fonction

de la structuration spatiale des données écologiques. La couleur du bruit environnemental est extraite sur l'aire de répartition de chacun des stocks et permet de caractériser l'environnement de chacun d'entre eux afin d'éviter que les populations ne chevauchent différents environnements. Cette démarche constitue une étape supplémentaire dans l'étude de l'association entre les caractéristiques environnementales et les dynamiques des stocks, car elle permet de focaliser l'analyse sur les caractéristiques environnementales effectivement vécues par les populations et de faire un lien plus strict entre les caractéristiques de l'environnement, les caractéristiques biologiques des stocks et de leurs fluctuations.

Plusieurs pistes peuvent être proposées pour prolonger cette approche de caractérisation des environnements physiques, afin d'en inférer des conséquences biologiques. Tout d'abord, les effets de l'environnement sur les processus écologiques ne se font pas au travers de changements dans un seul paramètre de l'environnement, par exemple la température, mais plutôt au travers des variations conjointes, dans le temps et l'espace, de plusieurs variables. La force du recrutement est par exemple déterminée par les conditions de température qui affectent le fonctionnement physiologique des individus (p. ex. maturité des gonades), mais aussi par tous les facteurs environnementaux affectant la survie larvaire, comme le stress du vent et les conditions océanographiques. L'importance de la conjonction de plusieurs variables explique notamment le grand pouvoir prédictif des indices climatiques sur une grande variété de processus écologiques, parce qu'ils reflètent des fluctuations à grande échelle qui gouvernent les dynamiques locales de plusieurs composantes environnementales et capturent ainsi de façon synchrone plusieurs sources de forçage (Hallett *et al.* 2004). Cette idée a été suivie dans le manuscrit 3 par la réalisation d'un index synthétique et intégratif de la variabilité spatiale de la couleur du bruit environnemental pour les différentes variables environnementales. Il est cependant vraisemblable que cette approche pourrait être améliorée en analysant au lieu de variables géophysiques isolées, des indices intégratifs combinant plusieurs de ces variables locales impliquées dans un processus écologique bien identifié (p. ex. le recrutement), comme par exemple le volume de ponte (MacKenzie *et al.* 2000). L'étude de la variabilité de tels indices, spécifiant de facto le lien avec le processus écologique pourrait fournir un outil puissant pour analyser les réponses du filtre biologique en considérant le forçage non-plus de la boîte noire, mais d'un processus écologique précis.

Alors que la piste précédente propose d'étudier plus d'information une seconde piste est, comme souvent, l'amélioration de la précision des données analysées. En particulier, notre approche de grande échelle ne capture pas les structures océanographiques à meso-échelle, comme les tourbillons ou les fronts, qui sont importantes pour comprendre la distribution et l'abondance des populations marines (Cury *et al.* 2008). Augmenter la résolution spatiale devrait permettre de capturer ces struc-

tures mais la détermination de la couleur du bruit environnemental est exigeante sur l'étendue temporelle. Les données à plus haute résolution sont souvent trop courtes pour pouvoir analyser les fluctuations à plus basse fréquence. Cette contrainte forte a limité l'utilisation d'autres variables, comme des données de production primaire qui ne sont pas disponibles sur de longues périodes. Notre approche a volontairement limité l'utilisation de sorties de modèles car ces dernières peuvent ne pas représenter de façon exacte les propriétés spectrales des variables naturelles, en lissant notamment les hautes fréquences. L'amélioration constante des approches de modélisation ou de ré-analyse des données historiques, laisse cependant penser qu'ils constituent une source à ne pas négliger pour l'inclusion de variables de production primaire ou hydrographiques (p. ex. énergie cinétique).

## 5.2 Comment les caractéristiques environnementales affectent la réponse des populations ?

Dans la perspective d'identification des caractéristiques de fonctionnement du filtre biologique, la première étape a consisté à rechercher des structures communes dans les signaux de sortie en faisant varier le signal d'entrée, la structure du filtre et les perturbations, afin d'identifier lequel de ces facteurs (ou leur combinaison) en est à l'origine. Cette démarche est réalisée dans l'article 2 en étudiant les fluctuations de séries temporelles de populations (signaux de sortie) pour différentes espèces de grands pélagiques (différents filtres) dans différents environnements de l'Atlantique (signaux d'entrée) et soumis à différents régimes d'exploitation (perturbation). Comme en électronique, l'analyse du signal de sortie est fondée sur la description détaillée de ses propriétés spectrales. Un outil méthodologique est introduit dans l'article 1 pour permettre de comparer les propriétés des séries temporelles, en utilisant leurs spectres d'ondelettes. Cette méthode est appliquée aux séries temporelles de grands pélagiques dans l'article 2 et permet de déterminer plusieurs propriétés de notre filtre. On montre que le type d'environnement (signal d'entrée) est au moins aussi important que l'espèce (filtre) dans la détermination de la dynamique observée, et que ces facteurs agissent probablement en interaction l'un avec l'autre. Dans cette étude, l'exploitation (perturbation) apparaît comme un facteur qui se surimpose de façon locale à la dynamique créée par l'interaction entre les facteurs précédents et agit comme un filtre d'observation.

Après avoir étudié les facteurs structurant les signaux de sortie, l'étape suivante a consisté à passer un cap quantitatif en spécifiant la nature du signal d'entrée, c'est à dire la couleur du bruit environnemental, ainsi que la nature du filtre (traits d'histoire de vie) afin de déterminer leurs effets sur les caractéristiques du signal de sortie. Dans le manuscrit 3 on examine donc (i) la variabilité spatiale de la couleur du bruit environnemental (ii) quelles sont les propriétés des séries temporelles des grands pélagiques en fonction de la couleur du bruit environnemental et (iii) comment les traits d'histoire de vie (caractéristiques du filtre) modulent ces propriétés. L'effet important de la couleur du bruit environnemental sur les populations est abordée par de nombreuses études théoriques (p. ex. Kaitala *et al.* 1997) ainsi que des expérimentations en microcosmes (p. ex. Petchey 2000). Cependant il n'existe pas d'étude à grande échelle qui confronte les propriétés des fluctuations environnementales aux propriétés des fluctuations des populations en milieu naturel et l'approche du manuscrit 3 est donc novatrice à cet égard. Cette étude permet d'affiner la connaissance des principes de fonctionnement du filtre en mettant en évidence les propriétés différentes des fluctuations en fonction de la couleur du bruit environnemental. On montre en particulier que la couleur du bruit environnemental affecte la variabilité

des stocks mais teinte aussi la couleur de leur dynamique, ce qui donne support aux résultats obtenus dans l'article 2 et se raccroche bien aux prédictions théoriques. Les résultats montrent aussi que les effets de la couleur du bruit environnemental sont modulés par les traits d'histoire de vie des espèces, c'est à dire par la nature du filtre. En particulier, les espèces aux traits «rapides» ont une réponse moins sensible à la couleur du bruit environnemental que les espèces aux traits plus «lents». Cette modulation par les traits d'histoire de vie nuance la conformité des résultats aux prédictions théoriques. Si conformément aux prédictions théoriques la variabilité des séries des espèces aux traits plus «rapides» dans le bruit rouge, est plus élevée que celle des espèces aux traits plus «lents», pour ces dernières la variabilité décroît entre bruit blanc et bruit rouge à l'opposé des prédictions théoriques (Petchey 2000).

Dans le manuscrit 4, on s'attache à préciser la structure de fonctionnement du filtre en augmentant le spectre des espèces étudiées ainsi que la résolution biologique, l'individu statistique est le stock plutôt que l'espèce. On regarde à l'échelle du stock (i) si les traits d'histoire de vie sont associés à la couleur du bruit environnemental, (ii) si on retrouve les effets de la couleur du bruit environnemental (signal d'entrée) sur les caractéristiques des fluctuations des stocks (signal de sortie) et la modulation par les traits d'histoire de vie (filtre), (iii) on étudie enfin les effets de l'exploitation, qui seront détaillés dans la section suivante. Un jeu de données extensif des stocks exploités sur l'Atlantique Nord et tropical a été constitué pour cette étude et documente couleur du bruit environnemental, traits d'histoire de vie, séries de capture et d'abondance ainsi que des données d'exploitation concernant 117 stocks et 30 espèces. Les résultats montrent (i) une association entre les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental. Dans les environnements rouges et à la saisonnalité faible, les stocks ont tendance à avoir des démographies plus étendues, les individus sont plus grands et le nombre de classes d'âges reproductrices est plus élevé que dans les environnements blancs avec une saisonnalité forte. On confirme aussi les résultats du manuscrit 3 sur la baisse de variabilité des espèces à traits d'histoire de vie «lents» dans le bruit rouge, mais on montre aussi la relation inverse, conforme à la théorie, pour les espèces à traits d'histoire de vie plus «rapides».

De nouveaux éléments théoriques sont introduits et permettent de proposer un cadre reliant traits d'histoire de vie et variabilité environnementale afin d'interpréter les résultats obtenus dans les manuscrits 3 et 4. La nomenclature des stratégies de traits d'histoire de vie  $r$  et  $K$ , fournit une liaison avec les caractéristiques environnementales (Fig. 5.2 MacArthur 1962; Reznick *et al.* 2002). Les stratégies de type  $r$  décrivent des populations aux traits «rapides», à la maturité sexuelle précoce, à la croissance rapide, à la taille et à l'espérance de vie réduite (p. ex. la sardine). Ce sont des populations avec un taux de renouvellement élevé qui leur permet d'exploiter efficacement les opportunités environnementales et les rend robustes à des change-

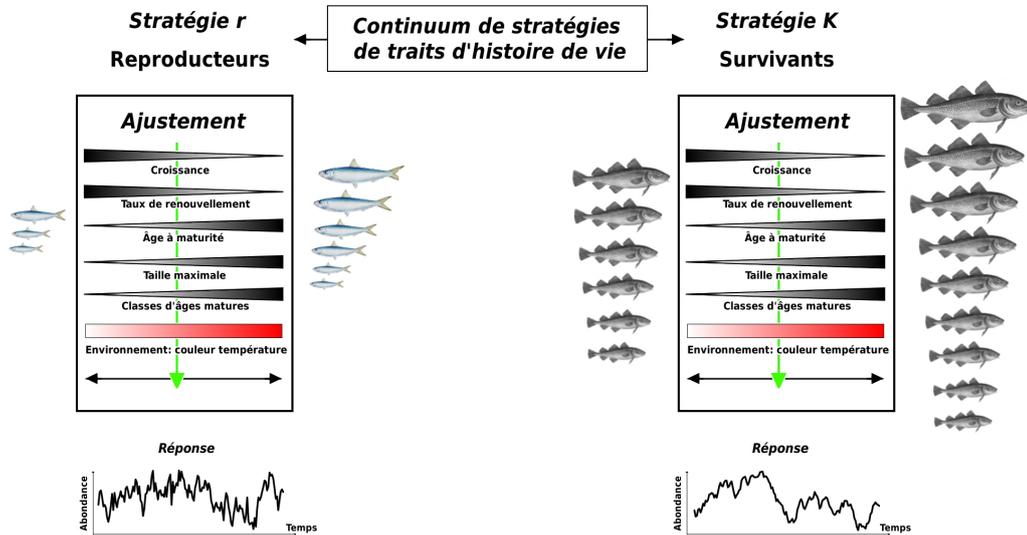


Figure 5.2: Continuum de traits d'histoire de vie et de stratégie reproductive. La plasticité phénotypique permet l'ajustement aux conditions environnementales (bruit, température). Cet ajustement détermine la réponse des stocks.

ments brusques, comme dans le bruit blanc. Cependant leur grande sensibilité à l'environnement les rend sensibles aux environnements rouges car leur structure démographique restreinte ne leur permet pas d'absorber les longues successions de conditions défavorables. Au contraire les stratégies de type K décrivent des populations aux traits plus «lents», à la maturité sexuelle tardive, à la croissance lente, à la taille et à l'espérance de vie plus longues (p. ex. la morue). Ces populations au renouvellement plus lent survivent à des successions de conditions défavorables grâce à leur démographie étendue, qui les rend robustes au bruit rouge mais moins à même de reconstituer efficacement la population à basse densité. Les stratégies reproductives des poissons peuvent s'insérer dans le même schéma (Fig. 5.2), le long d'un continuum séparant les stratégies reproductives de survie des stratégies hautement reproductives (Sæther & Bakke 2000; Denney *et al.* 2002; Goodwin *et al.* 2006). Les espèces avec une longue espérance de vie, une grande taille (stratégies K) peuvent répartir leur investissement reproductif sur plusieurs années, ce sont des espèces à la stratégie de «survivants». Cette stratégie à long-terme est favorable dans les environnements rouges et où le cycle saisonnier n'est pas régulier. A contrario, les espèces à stratégies r plus petites et à la croissance plus rapide exploitent la productivité imprévisible de l'environnement. Cette stratégie opportuniste à court-terme est favorisée dans les environnements blancs et pour lesquels la saisonnalité des conditions est forte, car

elle permet d'exploiter efficacement la régularité du cycle annuel. Dans ce cadre on peut, avec précautions, proposer que l'association entre les traits d'histoire de vie et la couleur du bruit environnemental reflète un ajustement à l'échelle intraspécifique (inter-stocks) aux caractéristiques environnementales (bruit, température), au travers d'une réponse physiologique et/ou adaptative des traits d'histoire de vie à l'environnement physique.

Étudier l'adéquation entre les stratégies de reproduction et les conditions environnementales apparaît comme une perspective logique à ce travail. On sait depuis (Hjort 1914) que le recrutement est un processus clé de la variabilité des stocks, comprendre quelles sont les stratégies de traits d'histoire de vie des espèces permettant d'optimiser l'exploitation des options environnementales afin d'assurer le maintien du recrutement permettrait de comprendre un mécanisme central du fonctionnement de notre filtre. La mise en parallèle des caractéristiques environnementales et des traits d'histoire de vie dans le manuscrit 4 suggère un continuum entre les stratégies hautements reproductrices et de survie, qui pourrait servir de cadre de réflexion pour explorer la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie. La variabilité de la taille de la période de ponte, qui n'a pas été incluse pourrait être utilisée pour compléter ce point de vue. Cette perspective rejoint la proposition de travailler sur la couleur du bruit environnemental de variables composites permettant d'étudier la variabilité des conditions de reproduction.

### 5.3 Comment la pêche modifie ces interactions ?

La perturbation de la pêche décrite dans l'article 2 se traduit par une surimposition de la dynamique de l'exploitation à la dynamique créée par l'interaction entre l'environnement et les dynamiques internes des espèces. En d'autres termes ses effets sont approchés comme un filtre d'observation, qui dépend des stratégies de pêche (p. ex. espèces cibles, dynamique spatiale) et des interactions avec l'environnement (p. ex. modification de la capturabilité). Cette approche qualitative est dépassée dans le manuscrit 4 où on s'attache à décrire les effets de la pêche sur la structure de la population, c'est à dire que l'on s'intéresse à la modification des propriétés du filtre. Les effets de la pêche sont en effet plus subtils qu'un simple prélèvement d'individus et l'exploitation n'agit pas seulement comme un filtre d'observation des stocks. La modification de la structure du filtre induit une réponse différente des stocks (signal sortant) et l'étude de cette perturbation au travers de ses effets structurels sur les stocks permet de préciser le fonctionnement du filtre. L'exploitation n'est pas un processus appliqué uniformément aux stocks, c'est un processus de prélèvement essentiellement sélectif qui cible préférentiellement les individus les plus grands et les plus âgés et tronque la structure d'âge. Les conséquences de cette modification structurelle forte est abordée de façon formelle dans le manuscrit 4. Les effets de la troncation des stocks ont été récemment mis en avant car au travers de la réduction de la réserve quantitative et qualitative permettant de maintenir le recrutement (Longhurst 2002; Birkeland & Dayton 2005) ainsi que d'une modification des traits d'histoire de vie à court et/ou long-terme (Jørgensen *et al.* 2007), ils déstabilisent les stocks en les rendant plus sensibles aux variations environnementales (Ottersen *et al.* 2006; Anderson *et al.* 2008).

Les effets de la modification de la structure du filtre ont été suivis de façon extensive en quantifiant les changements démographiques, ainsi qu'en examinant les tendances de la biomasse féconde des stocks. Cette étude montre que les stocks ayant subi des changements démographiques forts sont aussi ceux qui exhibent la variabilité et la baisse de biomasse féconde les plus importantes. Ces effets sont pondérés par la sensibilité différentielle des stocks à l'exploitation en fonction de leurs traits d'histoire de vie, les espèces aux traits «lents» y étant plus sensibles que les espèces aux traits «rapides» (Jennings & Kaiser 1998; Fromentin & Fonteneau 2001; Denney *et al.* 2002). La connaissance obtenue sur le fonctionnement du filtre dans le manuscrit 3 est réintroduite pour tester l'hypothèse d'interactions entre la couleur du bruit environnemental, les traits d'histoire de vie et la dynamique interne. L'examen de cette interaction éclaire les résultats du manuscrit 3. Lorsque la troncation est faible ou nulle, on ne trouve pas d'effet de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des stocks. A contrario les stocks à la démographie fortement tronquée exhibent une réponse à la couleur du bruit environnemental, qui diffère en fonction du taux de

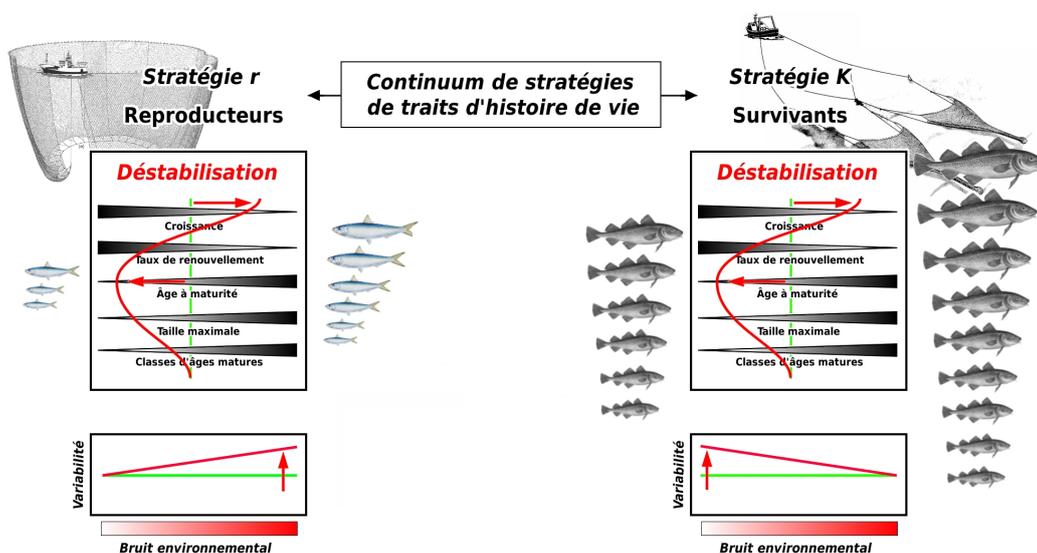


Figure 5.3: Déstabilisation de l'ajustement entre trait d'histoire de vie et propriétés environnementales par l'exploitation. Les stocks à stratégies r répondent différemment des stocks à stratégies K. Les premiers voient leur variabilité augmenter dans le bruit rouge, tandis que les seconds voient leur variabilité augmenter dans le bruit blanc.

renouvellement. Conformément au manuscrit 3 les stocks au renouvellement lent ont une variabilité plus basse dans le bruit rouge, alors que conformément à la théorie les stocks au renouvellement rapide ont une variabilité plus grande dans le bruit rouge.

Ces résultats confirment l'hypothèse de déstabilisation des stocks par la pêche au travers de la modification structurelle des stocks. Cette modification altère les stratégies qui tamponnent les variations environnementales et peuvent déstabiliser le stock (recrutement), ce qui amplifie leurs effets sur la population. Les effets opposés de la couleur du bruit environnemental en fonction du taux de renouvellement ajoute un élément nouveau. On peut interpréter cet effet en reprenant le cadre de réflexion suggérant le lien entre traits d'histoire de vie et caractéristiques environnementales. Sous l'effet de la pêche l'ajustement des traits d'histoire de vie à l'environnement est modifié. La déstabilisation des stocks aux traits rapides, naturellement plus sensibles au bruit rouge, entraînerait une augmentation de variabilité dans le bruit rouge (Fig. 5.3). Inversement, la déstabilisation des stocks aux traits plus lents, naturellement plus sensibles au bruit blanc, entraînerait une augmentation de variabilité dans le bruit blanc. Les effets de la pêche et notamment de la troncation pousseraient les stocks dans des états instables, dus à la modification de l'ajustement des traits

d'histoire de vie aux conditions environnementales (Fig. 5.3). Cette augmentation de variabilité dans des zones d'instabilité trouve du support dans les approches mécanistes et on peut citer cette phrase de Greenman & Benton (2005b) : «*For example, the impact of noise on a system is much greater the closer the system is to an instability threshold. [...] In fact as a threshold is approached the total power and hence the variance of the fluctuation will increase without bound, in linear approximation (Greenman & Benton 2003).*»

La modification de la structure interne du filtre par la pêche ne se fait cependant pas uniquement au travers d'effets démographiques. La sélection induite par la pêche modifie les traits d'histoire de vie en provoquant une réponse adaptative à court-terme due à la plasticité phénotypique, mais qui peut se transformer en une réponse à long-terme, l'évolution induite par la pêche (Law & Grey 1989; Kuparinen & Merilä 2007). Il semble important de considérer les effets de cette modification du filtre non pas uniquement en termes de changement dans le rendement des stocks (Conover & Munch 2002), mais aussi en termes de modification de leur dynamique (Anderson *et al.* 2008; Stenseth & Rouyer 2008). Des études théoriques commencent à examiner les conséquences dynamiques de l'adaptation des traits d'histoire de vie sous l'effet de l'environnement (Laakso *et al.* 2006). Cette ligne de recherche est certainement appelée à se développer et à apporter des éléments de compréhension importants sur le fonctionnement de notre filtre, car elle permet d'appréhender la réponse des populations en reliant les processus biologiques prenant place à court et long-terme.

**Une thèse et des logiciels libres** La somme totale des travaux a été réalisée en utilisant des logiciels libres sous Linux (Debian) <http://www.debian.org/index.fr.html>. Parmi les plus utilisés R <http://www.r-project.org/> et eMac <http://www.gnu.org/software/emacs/> pour la partie statistique, Gimp <http://www.gimp.org/> pour l'édition d'images, OpenOffice <http://www.openoffice.org/> pour les outils bureautiques, L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X 2<sub>ε</sub> <http://www.latex-project.org/> pour la mise en forme de ce document.

# Références

- Aebischer, N., Coulson, J. & Colebrook, J. (1990). Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, 347, 753–755.
- Akçakaya, H. R., Halley, J. M. & Inchausti, P. (2003). Population-level mechanisms for reddened spectra in ecological time series. *J. Anim. Ecol.*, 72, 698–702.
- Alheit, J. & Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of european herring and sardine populations. *Fish. Oceanogr.*, 6, 130–139.
- Anderson, C., Hsieh, C.-H., Sandin, S., Hewitt, R., Hollowed, A., Beddington, J., May, R. & G. Sugihara, G. (2008). Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature*, 452, 835–839.
- Anderson, D., Burnham, K. & Thompson, W. (2000). Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *The Journal of Wildlife Management*, 64, 912–923.
- Ariño, A. & Pimm, S. (1995). On the nature of population extremes. *Evolutionary Ecology*, 9, 429–443.
- Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K. (1987). Self-organized criticality: an explanation for  $1/f$  noise. *Phys. Rev. Lett.*, 59, 381–384.
- Bakun, A. (1996). *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- Bakun, A. & Agostini, V. (2001). Seasonal patterns of wind-driven upwelling/downwelling in the mediterranean sea. *Scientia Marina*, 65, 243–257.
- Bartlett, M. (1954). Problèmes de l'analyse spectrale des séries temporelles stationnaires. *Publs Inst. Statist. Univ. Paris*, 3, 119–134.

- Baumgartner, T., Soutar, A. & Ferreira-Bartrina, V. (1992). Reconstruction of the history of pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the santa-barbara basin, california. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 33, 24–40.
- Beamish, R., McFarlane, G. & Benson, A. (2006). Longevity overfishing. *Progr. Oceanogr.*, 68, 289–302.
- Beckerman, A., Benton, T., Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (2002). Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 263–269.
- Beddington, J. & May, R. (1977). Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. *Science*, 197, 463–465.
- Benton, T., Plaistow, S. & Coulson, T. (2006). Complex population dynamics and complex causation: Devils, details and demography. *Proc. R. Soc. London B*, 273, 1173–1181.
- Berkeley, S., Chapman, C. & Sogard, S. (2004a). Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, 85, 1258–1264.
- Berkeley, S., Hixon, M., Larson, R. & Love, M. (2004b). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries*, 29, 2332.
- Berryman, A. (1999). Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*, 99, 600–606.
- Berryman, A. & Turchin, P. (2001). Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos*, 92, 265–270.
- Birkeland, C. & Dayton, P. K. (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 356–358.
- Biro, P. & Post, J. (2008). Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proc. Nat. Ac. Sc. USA*, 105, 2919–2922.
- Björnsson, B. & Steinarsson, A. (2002). The food-unlimited growth rate of atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 494–502.
- Bjørnstad, O. N., Fromentin, J.-M., Stenseth, N. C. & Gjosaeter, J. (1999). Cycles and trends in cod populations. *Proc. Nat. Ac. Sc. USA*, 96, 5066–5071.

- Bjørnstad, O. N. & Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293, 638–643.
- Bjørnstad, O. N., Nisbet, R. M. & Fromentin, J.-M. (2004). Trends and cohort resonant effects in age-structured populations. *J. Anim. Ecol.*, 73, 1157–1167.
- Blarer, A. & Doebeli, M. (1996). In the red zone. *Nature*, 380, 589–590.
- Bradbury, R., Reichelt, R. & D.G., G. (1984). in ecology -methods and applications. *Mar Ecol Prog Ser*, 14, 295–296.
- Bradshaw, G. & Spies, T. (1992). Characterizing canopy gap structure in forest using wavelet analysis. *J. Ecol.*, 80, 205–215.
- Brander, K. (1995). The effects of temperature on growth of atlantic cod (*gadus morhua* l.). *ICES Journal of Marine Science*, 52, 1–10.
- Breaker, L. C. (2006). Nonlinear aspects of sea surface temperature in monterey bay. *Progr. Oceanogr.*, 69, 61–89.
- Bull, J. & Bonsall, B. (2008). Overcompensatory population dynamic responses to environmental stochasticity. *J. Anim. Ecol.*, 77, 1296–1305.
- Burlando, B. (1993). The fractal geometry of evolution. *J. Theor. Biol.*, 163, 161–172.
- Caddy, J. & Gulland, J. (1983). Historical patterns of fish stocks. *Mar. Policy*, 83, 267–278.
- Casini, M., Lövgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.-C. & Kornilovs, G. (2008). Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proc. Roy. Soc. Lond., B.*, 275, 1893–1801.
- Caswell, H. & Cohen, J. (1995). Red, white and blue: environmental variance spectra and coexistence in metapopulations. *Journ. Theor. Ecol.*, 176, 301–316.
- Cazelles, B., Bottani, S. & Stone, L. (2001). Unexpected coherence and conservation. *Proc. Roy. Soc. B.*, 268, 2595–2602.
- Cazelles, B., Chavez, M., Berteaux, D., Ménard, F., Vik, J., Jenouvrier, S. & Stenseth, N. (2008). Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia*, 156, 287–304.
- Cazelles, B., Chavez, M., McMichael, A. & Hales, S. (2005). Nonstationary influence of el nino on the synchronous dengue epidemics in thailand. *PLoS Medicine*, 2, 313–318.

- Cazelles, B. & Stone, L. (2003). Detection of imperfect population synchrony in an uncertain world. *J. Anim. Ecol.*, 72, 953–968.
- Chatfield, C. (2004). *The Analysis of Time Series : An introduction - Sixth Edition*. CHAPMAN & HALL/CRC.
- Chelton, D. (1984). *The influence of ocean conditions on the production of salmonids in the North Pacific*, chap. Commentary: short-term climatic variability in the Northeast Pacific Ocean. Oregon State University Press, Corvallis, Oreg., pp. 87–99.
- Cohen, A., Gonzalez, A., Lawton, J., Petchey, O., Wildman, D. & Cohen, J. (1998). A novel experimental apparatus to study the impact of white noise and 1/f noise on animal populations. *Proc. Roy. Soc. Lond., B.*, 265, 11–15.
- Cohen, J. E. (1995). Unexpected dominance of high frequencies in chaotic nonlinear population models. *Nature*, 378, 610–612.
- Conover, D. & Munch, S. (2002). Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297, 94–96.
- Cuddington, K. M. & Yodzis, P. (1999). Black noise and population persistence. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 266, 969–973.
- Cury, P. & Miserey, Y. (2008). *Une mer sans poissons*. Calmann-Lévy.
- Cury, P. & Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 670–680.
- Cury, P., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N., Travers, M. & Grimm, V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 338–346.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton reproduction and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249–293.
- Cushing, D. H. & Dickson, R. R. (1976). The biological response in the sea to climatic changes. *Advances in marine Biology*, 14, 1–122.
- Cyr, H. (1997). Does inter-annual variability in population density increase with time ? *Oikos*, 79, 549–558.
- Cyr, H. & Cyr, I. (2003). Temporal scaling of temperature variability from land to oceans. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 1183–1197.

- Daskalov, G., Grishin, A., Rodionov, S. & Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Nat. Ac. Sc.*, 104, 10518–10523.
- Daubechies, I. (1992). *Ten Lectures on Wavelets*. Society for Industrial and Applied Mathematics.
- de Cárdenas, E. (1996). Some considerations about annual growth rate variations in cod stocks. *Northwest Atlantic Fisheries Organization Science Council Studies*, 24, 97–107.
- Denney, N., Jennings, S. & Reynolds, J. (2002). Life-history correlates of maximum population growth rates in marine fishes. *Proc. Roy. Soc. B.*, 269, 2229–2237.
- Dixon, P., Milicich, M. & Sugihara, G. (1999). Episodic fluctuations in larval supply. *Science*, 283, 1528–1530.
- Doumenge, F. (1998). L'histoire des pêches thonières. *ICCAT Scientific Papers*, 50, 753–802.
- Drinkwater, K., Lochman, S., Taggart, C., Thompson, K. & Frank, K. (2000). Entrainment of redfish (sebastes sp.) larvae off the scotian shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 372–382.
- Drinkwater, K. F. (2005). The response of atlantic cod (gadus morhua) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 1327–1337.
- Edeline, E., Carlson, S., Stige, L., Winfield, I., Fletcher, J., James, J., Haugen, T., Vøllestad, L. & Stenseth, N. (2007). Trait changes in a harvested population are driven by a dynamic tug-of-war between natural and harvest selection. *Proc. Nat. Ac. Sc. USA*, 104, 15799–15804.
- Elton, C. (1924). Fluctuations in the numbers of animals, their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.*, 2, 119–163.
- Elton, C. & Nicholson, M. (1942). The ten-year cycle in numbers of the lynx in canada. *J. Anim. Ecol.*, 11, 215–244.
- Ernande, B., Dieckmann, U. & Heino, M. (2004). Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. Roy. Soc. B.*, 271, 415423.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 125, 115.

- Fonteneau, A. (1992). A comparative study of yellowfin tuna in the eastern pacific and in the eastern atlantic. *IATTC Int. Rep.*, 22, 1–71.
- Francis, R. & Hare, S. (1994). Decadal-scale regime shifts in the large marine ecosystems of the north-east pacific: a case for historical science. *Fisheries Oceanography*, 3, 279 – 291.
- Fromentin, J. & Planque, B. (1996). Calanus and environment in the eastern north atlantic. ii. influence of the north atlantic oscillation on c. finmarchicus and c. helgolanicus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134, 111–118.
- Fromentin, J. & Restrepo, V. (2001). Recruitment variability and environment: issues to stock assessment of atlantic tunas. *iccat scientific papers*, 50: 17801792. *ICCAT Scientific Papers*, 50, 1780–1792.
- Fromentin, J.-M. & Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research*, 53, 133–150.
- Fromentin, J.-M., Gjosaeter, J., Bjornstad, O. N. & Stenseth, N. C. (2000). Biological processes and environmental factors regulating the dynamics of the norwegian skagerrak cod populations since 1919. *ICES. J. Mar. Sci.*, 57, 330–338.
- Fromentin, J.-M., Myers, R., Bjørnstad, O., Stenseth, N., Gjøsæter, J. & Christie, H. (2001). Effects of density-dependent and stochastic processes on the regulation of cod populations. *Ecology*, 82, 567–579.
- Fromentin, J.-M., Stenseth, N. C., Gjøsæter, J., Johannessen, T. & Planque, B. (1998). Long-term fluctuations in cod and pollock along the norwegian skagerrak coast. *Mar Ecol Prog Ser*, 162, 265278.
- Garland, T., Harvey, P. & Ives, A. (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independant contrasts. *Syst. Biol.*, 41, 18–32.
- Gaston, K. & MacArdle, B. (1994). The temporal variability of animal populations: measures, methods and patterns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 345, 335358.
- Ghil, M., Allen, M. R., Dettinger, M. D., Ide, K., Kondrashov, D., Mann, M. E., Robertson, A. W., Saunders, A., Tian, Y., Varadi, F. & Yiou, P. (2002). Advanced spectral methods for climatic time series. *Reviews of Geophysics*, 40, 1–41.
- Ghil, M. & Vautard, R. (1991). Interdecadal oscillations and the warming trend in global temperature time series. *Nature*, 350, 324–327.

- Goodwin, N. B., Grant, A., Perry, A. L., Dulvy, N. K. & Reynolds, J. D. (2006). Life history correlates of density-dependent recruitment in marine fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63, 494–509.
- Greenman, J. V. & Benton, T. (2003). The amplification of environmental noise in population models: Causes and consequences. *Am. Nat.*, 161, 225–239.
- Greenman, J. V. & Benton, T. G. (2005a). The frequency spectrum of structured discrete time population models: its properties and their ecological implications. *Oikos*, 110, 369–389.
- Greenman, J. V. & Benton, T. G. (2005b). The impact of environmental fluctuations on structured discrete time population models: Resonance, synchrony and threshold behaviour. *Theor. Popul. Biol.*, 68, 217–235.
- Grenfell, B. T., Bjørnstad, O. & Kappey, J. (2001). Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature*, 414, 716–723.
- Guisande, C., Cabanas, J., Vergara, A. & I., R. (2001). Effect of climate on recruitment success of atlantic iberian sardine *sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 223, 243–250.
- Hallett, T. B., Coulson, T., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M. & Grenfell, B. T. (2004). Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430, 71–75.
- Halley, J., Hartley, S., Kallimanis, A., Kunin, W., Lennon, J. & Sgardelis, S. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 254–271.
- Halley, J. M. (1996). Ecology, evolution and  $1/f$  noise. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 33–38.
- Halley, J. M. (2005). Comparing aquatic and terrestrial variability: at what scale do ecologists communicate? *Mar Ecol Prog Ser*, 304, 274–280.
- Halley, J. M. & Kunin, W. E. (1999). Extinction risk and the  $1/f$  family of noise models. *Theor. Popul. Biol.*, 56, 215–230.
- Halley, J. M. & Stergiou, K. I. (2005). The implications of increasing variability of fish landings. *Fish and Fisheries*, 6, 266–276.
- Hasselmann, K. (1976). Stochastic climate models. i. theory. *Tellus*, 28, 473–485.
- Hastings, A. (2001). Transient dynamics and persistence in ecological systems. *Ecol. Lett.*, 4, 215–220.

- Heino, M. (1998). Management of evolving fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 1971–1982.
- Heino, M., Dieckmann, U. & Gødo, O. (2002). Estimating reaction norms for age and size at maturation with reconstructed immature size distributions: a new technique illustrated by application to northeast arctic cod. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 562575.
- Heino, M., Ripa, J. & Kaitala, V. (2000). Extinction risk under coloured environmental noise. *Ecography*, 23, 177184.
- Heino, M. & Sabadell, M. (2003). Influence of coloured noise on the extinction risk in structured population models. *Biol. Cons.*, 110, 315–325.
- Hilborn, R. (2006). Faith-based fisheries. *Fisheries*, 31, 554–555.
- Hilborn, R. & Walters, C. J. (2003). *Quantitative Fisheries Stock Assessment*. Springer.
- Hjermann, D. O., Ottersen, G. & Stenseth, N. C. (2004). Competition among fishermen and fish causes the collapse of barents sea capelin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 11679–11684.
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern europe. *Rapp. P.-V. Cons. Int. Explor. Mer*, 20, 1–227.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 1, 5–38.
- Hofmann, E. & Powell, T. (1998). Environmental variability effects on marine fisheries: Four case histories. *Ecological Applications*, 8, S23–S32.
- Holt, R. (1984). Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.*, 124, 377–406.
- Hsieh, C.-H., Glaser, S. M., Lucas, A. J. & Sugihara, G. (2005). Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the north pacific ocean. *Nature*, 435, 336–340.
- Hsieh, C.-H., Reiss, C., Hunter, J., Beddington, J., May, R. & Sugihara, G. (2006). Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443, 859–862.
- Humphries, M. & Umbanhowar, J. (2007). *The impact of environmental variability on ecological systems*, chap. Filtering Environmental Variability: Activity optimization, thermal refuges, and the energetic responses of endotherms to temperature. Springer, pp. 61–87.

- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the north atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*, 269, 676–679.
- Hurst, H., Black, R. & Sinaika, Y. (1965). *Long-Term Storage in Reservoirs: An Experimental Study*. Constable, London.
- Hutchings, J. (2001). Influence of population decline, fishing, and spawner variability on the recovery of marine fishes. *J. Fish. Biol.*, 59(Suppl. A), 306322.
- Hutchings, J. (2005). Life history consequences of overexploitation to population recovery in northwest atlantic cod (*gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62, 824832.
- Hutchings, J. & Baum, J. (2005). Measuring marine fish biodiversity: temporal changes in abundance, life history and demography. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 360, 315–338.
- Hutchings, J. A. (1996). Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53, 943–962.
- Hutchings, J. A. & Myers, R. A. (1994). Timing of cod reproduction: interannual variability and the influence of temperature. *Mar Ecol Prog Ser*, 108, 21–31.
- Inchausti, P. & Halley, J. (2001). Investigating long-term ecological variability using the global population dynamics database. *Science*, 293, 655–657.
- Inchausti, P. & Halley, J. (2002). The long-term temporal variability and spectral colour of animal populations. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1033–1048.
- Inchausti, P. & Halley, J. (2003). On the relation between temporal variability and persistence time in animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 72, 899–908.
- Jennings, S. & Kaiser, M. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in marine biology*, 34, 201–352.
- Jennings, S., Reynolds, J. & Mills, C. (1999). Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 265, 333–339.
- Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Park, Y. & Cazelles, B. (2005). Evidence of a shift in the cyclicity of antarctic seabirds dynamics linked to climate. *Proc. Roy. Soc. Lond., B*, 272, 887–895.
- Johnson, D., Bjørnstad, O. & Liebhold, A. (2006). Landscape mosaic induces traveling waves of insect outbreaks. *Oecologia*, 148, 51–60.

- Johst, K. & Wissel, C. (1997). Extinction risk in a temporally correlated fluctuating environment. *Theor. Popul. Biol.*, 52, 91–100.
- Jonzén, N., Lundberg, P., Cardinale, M. & Arrhenius, F. (2001). Variable fishing mortality and the possible commercial extinction of the eastern baltic cod. *Mar Ecol Prog Ser*, 210, 291–296.
- Jonzén, N., Lundberg, P., Ranta, E. & Kaitala, V. (2002). The irreducible uncertainty of the demography-environment interaction in ecology. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 269, 221–225.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E., Arlinghaus, R., Boukal, D., Brander, K., Ernande, B., Gårdmark, A., Johnston, F., Matsumura, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A., Vainikka, A., Heino, U. D. M. & Rijnsdorp, A. (2007). Managing evolving fish stocks. *Science*, 318, 1247–1248.
- Kaitala, V., Ylikarjula, J., Ranta, E. & Lundberg, P. (1997). Population dynamics and the colour of environmental noise. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 264, 943–948.
- Keitt, T. & Stanley, H. (1998). Dynamics of north-american breeding bird populations. *Nature*, 393, 257–260.
- Kendall, A. & Duker, G. (1998). The development of recruitment fisheries oceanography in the united states. *Fisheries Oceanography*, 7, 69–88.
- Keshner, M. (1982). 1/f noise. *Proc. IEEE*, 70, 212–218.
- Kullback, S. & Leibler, R. (1951). On information and sufficiency. *Annals of Mathematical Statistics*, 22, 79–86.
- Kuparinen, A. & Merilä, J. (2007). Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 652–659.
- Laakso, J., Kaitala, V. & Ranta, E. (2001). How does environmental variation translate into biological processes. *Oikos*, 92, 119–122.
- Laakso, J., Kaitala, V. & Ranta, E. (2003). Non-linear biological responses to disturbance: consequences on population dynamics. *Ecological Modelling*, 162, 247–258.
- Laakso, J., Kaitala, V. & Ranta, E. (2006). Population dynamic consequences of adaptive growth rate in fluctuating environment. *Ecological Modelling*, 194, 132–140.
- Labat, J.-B. (1722). *Voyage aux isles : chronique aventureuse des Caraïbes, 1693-1705*. Phébus.

- Lambert, T. (1987). Duration and intensity of spawning in herring *clupea harengus* as related to the age structure of the mature population. *Mar Ecol Prog Ser*, 39, 209220.
- Lasker, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.*, 73, 453–462.
- Lau, K. M. & Weng, H. (1995). Climate signal detection using wavelet transform: How to make a time series sing. *B. Am. Meteorol. Soc.*, 76, 2391–2402.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 659–668.
- Law, R. (2007). Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Mar Ecol Prog Ser*, 335, 271–277.
- Law, R. & Grey, D. (1989). Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evolutionary Ecology*, 3, 343–359.
- Lawton, J. H. (1988). More time means more variation. *Nature*, 334, 563.
- Lees, J. & Park, J. (1995). Multiple-taper spectral analysis: A stand-alone c-subroutine. *Computers & Geosciences*, 21, 199–236.
- Lehodey, P. (2004). *Marine ecosystems and climate variation*, chap. Climate and fisheries: an insight from the Central Pacific Ocean. Oxford University Press, pp. 137–146.
- Lehodey, P., Bertignac, M., Hampton, J., Lewis, A. & Picaut, J. (1997). El nino southern oscillation and tuna in the western pacific. *Nature*, 389, 715–718.
- Levin, P., Holmes, E., Piner, K. & Harvey, C. (2006). Shifts in a pacific ocean fish assemblage: the potential influence of exploitation. *Conservation Biology*, 20, 1181–1190.
- Likens, G. (1992). *Excellence in ecology, Book 3*, chap. The ecosystem approach: its use and abuse. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Longhurst, A. (1998). Cod: perhaps if we all stood back a bit. *Fish. Res.*, 38, 101–108.
- Longhurst, A. (1999). Does the benthic paradox tell us something about surplus production models? *Fish. Res.*, 41, 111–117.
- Longhurst, A. (2002). Murphys law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fish. Res.*, 56, 125–131.
- Longhurst, A. R. (2001). *Ecological geography of the sea*. Elsevier.

- Lotka, A. (1925). *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins Co.
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J. & Kaitala, V. (2000). Population variability in space and time. *Trends Ecol. Evol.*, 15, 460–464.
- Lundberg, P. & Ripa, J. (2002). Visibility of demography-modulating noise in population dynamics. *Oikos*, 96, 379–382.
- MacArthur, R. H. (1962). Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Ac. Sc. USA*, 48, 1893–1897.
- MacKenzie, B., Hinrichsen, H.-H., Plikshs, M., Wieland, K. & Zezera, A. (2000). Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *gadus morhua* eggs in the baltic sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 193, 143–156.
- Mandelbrot, B. (1983). *The Fractal Geometry of Nature*. W.H. Freeman.
- Maraun, D. & Kurths, J. (2004). Cross wavelet analysis: significance testing and pitfalls. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 11, 505–514.
- Marsac, F. (1999). Changements hydroclimatiques observés dans l'atlantique depuis les années 50 et impacts sur quelques stocks de thons et leur exploitation. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 49, 346–370.
- Marteinsdottir, G. & Steinarsson, A. (1998). Maternal influence on the size and viability of iceland cod *gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.*, 52, 1241–1258.
- May, R. (1976). Mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261, 459–467.
- McKenzie, R. A. (1938). Cod take smaller bites in ice-cold water. *Fisheries Research Board of Canada, Atlantic Progress Report*, 22, 12–14.
- Miller, T., Herra, T. & Leggett, W. C. (1995). An individual-based analysis of the variability of eggs and their newly hatched larvae of atlantic cod (*gadus morhua*) on the scotian shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52, 1088–1093.
- Miramontes, O. & Rohani, P. (1998). Intrinsically generated coloured noise in laboratory insect populations. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 265, 785–792.
- Miramontes, O. & Rohani, P. (2002). Estimating 1/f scaling exponents fom short time-series. *Physica D*, 166, 147–154.
- Morales, J. M. (1999). Viability in a pink environment: why "white noise" models can be dangerous. *Ecol. Lett.*, 2, 228–232.

- Murdoch, W. (1994). Population regulation in theory and in practice. *Ecology*, 75, 271–287.
- Murphy, G. (1968). Pattern in life history and the environment. *The American Naturalist*, 102, 391–403.
- Myers, R., Barrowman, N., Hutchings, J. & Rosenberg, A. (1995). Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science*, 269, 1106–1108.
- Myers, R., Drinkwater, K., Barrowman, N. & Baird, J. (1993). Salinity and recruitment of atlantic cod (*gadus morhua*) in the newfoundland region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50, 1599–1609.
- Myers, R. & Hoenig, J. (1997). Direct estimates of gear selectivity from multiple tagging experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 19.
- Myers, R., Hutchings, J. & Barrowman, N. (1997). Why do fish stock collapse ? the example of cod in atlantic canada. *Ecological Applications*, 7, 91–106.
- Myers, R. A. & Drinkwater, K. (1989). influence of gulf stream warm core rings on recruitment of fish in the northwest atlantic. *Journal of Marine Research*, 47, 635–656.
- Ménard, F., Marsac, F., Bellier, E. & Cazelles, B. (2007). Climatic oscillations and tuna catch rates in the indian ocean: a wavelet approach to time series analysis. *Fish. Oceanogr.*, 16, 95–104.
- Newman, M. (1996). Self-organized criticality, evolution and the fossil record. *Proc. Roy. Soc. Lond., B*, 263, 1605–1610.
- O'Brien, L., Rago, P., Lough, R. & Berrien, P. (2003). Incorporating early-life history parameters in the estimation of the stockrecruitment relationship of georges bank cod (*gadus morhua*). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 33, 191–205.
- O'Connell, J. & Tunnicliffe, V. (2001). The use of sedimentary fish remains for interpretation of long-term fish population fluctuations. *Marine Geology*, 174, 177–195.
- Olsen, E., Heino, M., Lilly, G., Morgan, M., Brattey, J., Ernande, B. & Dieckmann, U. (2004). Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428, 932–935.
- O'Reilly, C., Alln, S., Plisnier, P.-D., Cohen, A. & McKee, B. (2003). Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of lake tanganyika, africa. *Nature*, 424, 766–768.

- Ottersen, G. (2008). Pronounced long-term juvenation in the spawning stock of arcto-norwegian cod (*gadus morhua*) and possible consequences for recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65, 523–534.
- Ottersen, G., Alheit, J., Drinkwater, K., Friedland, K., Hagen, E. & Stenseth, N. C. (2004). *Marine ecosystems and climate variation*, chap. The response of fish populations to ocean climate fluctuations. Oxford University Press, pp. 73–94.
- Ottersen, G., Hjermann, D. & Stenseth, N. (2006). Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*gadus morhua*) stock. *Fisheries Oceanography*, 15, 230–243.
- Ottersen, G. & Stenseth, N. (2001). Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the barents sea. *Limnology and Oceanography*, 46, 1774–1780.
- Ottersen, G. & Sundby, S. (1995). Effects of temperature, wind and spawning stock biomass on recruitment of arcto-norwegian cod. *Fisheries Oceanography*, 4, 278–292.
- Pascual, M. & Ellner, S. (2000). Linking ecological patterns to environmental forcing via nonlinear time series models. *Ecology*, 81, 2767–2780.
- Pelletier, J. & Turcotte, D. (1997). Long-range persistence in climatological and hydrological time series: analysis, modeling and application to drought hazard assessment. *Journal of Hydrology*, 203, 198–208.
- Percival, D. B. & Walden, A. (1993). *Spectral analysis for physical applications—Multitaper and conventional univariate techniques*. Cambridge University.
- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Mollman, C. & Planque, B. (2008). Sensitivity of marine systems to climate change and fishing: concepts, issues and management responses. *J. Mar. Sys.*, In press.
- Petchey, O. L. (2000). Environmental colour affects aspects of single-species population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 267, 747–754.
- Petchey, O. L., Gonzalez, A. & Wilson, H. B. (1997). Effects on population persistence: the interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 264, 1841–1847.
- Pike, N., Tully, T., Haccou, P. & Ferrière, R. (2004). The effect of autocorrelation in environmental variability on the persistence of populations: an experimental test. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 271, 2143–2148.
- Pimm, S. & Redfearn, A. (1988). The variability of animal populations. *Nature*, 334, 613–614.

- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. & Kifani, S. (2008). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J. Mar. Sys.*, in press.
- Planque, B. & Frédou, T. (1999). Temperature and the recruitment of atlantic cod (*gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 2069–2077.
- Pounds, J., Fogden, M. & Campbell, J. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611–615.
- Pyper, B. & Peterman, B. (1998). Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 2127–2140.
- Quéro, J. (1998). Changes in the euro-atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. *The italian journal of zoology*, 65, 493–499.
- Ranta, E., Lundberg, P., Kaitala, V. & Laakso, J. (2000). Visibility of the environmental noise modulating population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 267, 1851–1856.
- Ravier, C. & Fromentin, J. M. (2001). Long-term fluctuations in the eastern atlantic and mediterranean bluefin tuna population. *ICES. J. Mar. Sci.*, 58, 1299–1317.
- Ravier, C. & Fromentin, J. M. (2004). Are the long-term fluctuations in atlantic bluefin tuna (*thunnus thynnus*) population related to environmental changes ? *Fish. Oceanogr.*, 13, 145–160.
- Reznick, D., Bryant, M. & Bashey, F. (2002). r- and k-selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83, 1509–1520.
- Rhodes, B. & Anderson, R. (1996). laws governing epidemics in isolated populations. *Nature*, 381, 600–602.
- Rijnsdorp, A. (1993). Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of north sea plaice, *pleuronectes platessa* l. *Oecologia*, 96, 391–401.
- Ripa, J. & Heino, M. (1999). Linear analysis solves two puzzles in population dynamics: the route to extinction and extinction in coloured environments. *Ecol. Lett.*, 2, 219–222.
- Ripa, J. & Lundberg, P. (1996). Noise colour and the risk of population extinctions. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 263, 1751–1753.
- Ripa, J., Lundberg, P. & Kaitala, V. (1998). A general theory of environmental noise in ecological food webs. *Am. Nat.*, 151, 256–263.

- Rochet, M.-J. (1998). Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 371–391.
- Rochet, M.-J., Cornillon, P.-A., Sabatier, R. & Pontier, D. (2000). Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos*, 91, 255–270.
- Rose, G. (2005). On distributional responses of north atlantic fishes to climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 1360–1374.
- Roy, C., Cury, P. & Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science*, 12, 135–146.
- Royer, F. & Fromentin, J. (2006). Recurrent and density-dependent patterns in long-term fluctuations of atlantic bluefin tuna trap catches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 319, 237–249.
- Royer, F. & Fromentin, J.-M. (2007). Environmental noise in spawning areas: the case of atlantic bluefin tuna (*thunnus thynnus*). *Fish. Oceanogr.*, 16, 202–206.
- Rudnick, D. L. & Davis, R. E. (2003). Red noise and regime shifts. *Deep-Sea Research*, 50, 691–699.
- Ruokolainen, L., Fowler, M. & Ranta, E. (2007). Extinctions in competitive communities forced by coloured environmental variation. *Oikos*, 116, 439–448.
- Santiago, J. (1997). The north atlantic oscillation and recruitment of temperate tunas. *ICCAT Scientific Papers*, 40.
- Schoener, T. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122, 240–285.
- Schreiber, T. & Schmitz, A. (2000). Surrogate time series. *Physica D*, 142, 346–382.
- Schwager, M., Johst, K. & Jeltsch, F. (2006). Does red noise increase or decrease extinction risk? single extreme events versus series of unfavorable conditions. *Am. Nat.*, 167, 879–888.
- Scott, B., Marteinsdottir, G. & Wright, P. (1999). Potential effects of maternal factors on spawning stock-recruitment relationships under varying fishing pressure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 1882–1890.
- Sinclair, M. (1988). *Marine Populations: An Essay on Population Regulation and Speciation*. Washington Press.

- Sissenwine, M. & Shepherd, J. (1987). An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 913-918.
- Slepian, S. (1978). Prolate spheroidal wave functions, fourier analysis and uncertainty, v, the discrete case. *Bell. Syst. Tech. J.*, 57, 1371-1430.
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S. & Lefebvre, L. (2008). Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *Am. Nat.*, 172, S63-S71.
- Solemdal, P. (1997). Maternal effects - a link between the past and the future. *Journ. Sea Res.*, 37, 213-227.
- Solow, A. R. (2005). Power laws without complexity. *Ecol. Lett.*, 8, 361-363.
- Solé, R. & Manrubia, S. (1995). Are rainforests self-organized in a critical state? *J. Theor. Biol.*, 173, 31-40.
- Solé, R., Manrubia, S., Luque, B., Delgado, J. & Bascompte, J. (1996). Phase transitions and complex systems. *Complexity*, 2, 13-26.
- Solé, R. V., Manrubia, S. C., Benton, M., Kauffman, S. & Bak, P. (1999). Criticality and scaling in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 14, 156-160.
- Soutar, A. (1967). The accumulation of fish debris in certain california coastal sediments. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 11, 136-139.
- Southward, A., Hawkins, S. & Burrows, M. (1995). Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western english channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, 20, 127-155.
- Stanley, H., Amaral, L., Buldyrev, S., Goldberger, A., Havlin, S., Keshorn, H., Maass, P., Makse, H., Peng, C.-K., Salinger, M., Stanley, M. & Viswanathan, G. (1996). Scaling and universality in animate and inanimate systems. *Physica A*, 231, 20-48.
- Stearns, S. (1976). Life history tactics: a review of the ideas. *q. Rev. Biol.*, 51, 347.
- Stebbing, A., Turk, S., Wheeler, A. & Clarke, K. (2002). Immigration of southern fish species to south-west england linked to warming of the north atlantic (1960-2001). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 82, 177-180.
- Steele, J. (1996). Regime shifts in fisheries management. *Fish. Res.*, 25, 19-23.
- Steele, J. (1998). Regime shifts in marine ecosystems. *Ecol. Appl.*, 8, S33-S36.

- Steele, J. H. (1984). Modeling long-term fluctuations in fish stocks. *Science*, 224, 985–987.
- Steele, J. H. (1985). A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature*, 313, 355–358.
- Steele, J. H. (1991). Can ecological theory cross the land-sea boundary ? *J. Theor. Biol.*, 153, 425–436.
- Steele, J. H. & Henderson, E. W. (1994). Coupling between physical and biological scales. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 343, 5–9.
- Stenseth, N. & Rouyer, T. (2008). Destabilized fish stocks. *Nature*, 452, 825–826.
- Sugihara, G. (1995). From out of the blue. *Nature*, 378, 559–560.
- Sugihara, G. & May, R. M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 5, 79–86.
- Sundby, S., Ellertsen, B. & Fossum, P. (1994). Encounter rates between first-feeding cod larvae and their prey during moderate to strong turbulent mixing. *ICES Marine Science Symposia*, 198, 393–405.
- Sundby, S. & Nakken, O. (2008). Spatial shifts in spawning habitats of arcto-norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 953–962.
- Swain, D., Sinclair, A. & Hanson, J. (2007). Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proc. Roy. Soc. Lond., B*, 274, 1015–1022.
- Sætersdal, G. & Loeng, H. (1987). Ecological adaptation of reproduction in northeast arctic cod. *Fisheries Research*, 5, 253–270.
- Sæther, B.-E. & Bakke, Ø. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81, 642–653.
- Tan, C., Thornhill, N. & Belchamber, R. (2002). Principal component analysis of spectra, with application to acoustic emissions from mechanical equipment. *Transactions of Institute of Measurement and Control*, 24, 333–353.
- Thomson, D. (1982). Spectrum estimation and harmonic analysis. *Proc. IEEE*, 70, 1055–1096.
- Thomson, D. (1990). Quadratic-inverse spectrum estimates: applications to paleoclimatology. *Phil. Trans. R. Soc. London A*, 332, 593–597.

- Toresen, R. & Oestvedt, O. (2000). Variation in abundance of norwegian spring-spawning herring (*clupea harengus*, *clupeidae*) throughout the 20th century and the influence of climatic fluctuations. *Fish and Fisheries*, 1, 231–256.
- Torrence, C. & Compo, G. P. (1998). A practical guide to wavelet analysis. *B. Am. Meteorol. Soc.*, 79, 61–78.
- Tort, L., Rotllant, J., Liarte, C., Acerete, L., Hernandez, A., Ceulemans, S., Coutteau, P. & Padros, F. (2004). Effects of temperature decrease on feeding rates, immune indicators and histopathological changes of gilthead sea bream *sparus aurata* fed with an experimental diet. *Aquaculture*, 229, 55–65.
- Vallin, L. & Nissling, A. (2000). Maternal effects on egg size and egg buoyancy of baltic cod, *gadus morhua* implications for stock structure effects on recruitment. *Fish. Res.*, 49, 21–37.
- Vasseur, D. A. & Yodzis, P. (2004). The color of environmental noise. *Ecology*, 85, 1146–1152.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei.*, 2.
- Voss, R. & Clarke, J. (1978). "1/f noise" in music: Music from 1/f noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1, 258–263.
- Werner, F. E., Aretxabaleta, A. & Edwards, K. P. (2004). *Marine ecosystems and climate variation*, chap. Modelling marine ecosystems and their environmental forcing. Oxford University Press, pp. 33–46.
- White, A., Begon, M. & Bowers, R. G. (1996). Explaining the colour of power spectra in chaotic ecological models. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 263, 1731–1737.
- Wichmann, M., Johst, K., Moloney, K., Wissel, C. & Jeltsch, F. (2003). Extinction risk in periodically fluctuating environments. *Ecol. Mod.*, 167, 221–231.
- Wood, S. (1997). *Structured Population Models in Marine, Terrestrial and Freshwater Systems*, chap. Inverse problems and structured population dynamics. Chapman & Hall.
- Wornell, G. (1993). Wavelet-based representations for the 1/f family of fractal processes. *Proc. IEEE*, 81, 1428–1450.
- Wunsch, C. (1999). The interpretation of short climate records, with comments on the north atlantic and southern oscillations. *B. Am. Meteorol. Soc.*, 80, 245–255.

**6**

**Articles et manuscrits liés à la thèse**

## Article 1

### *ANALYSING MULTIPLE TIME SERIES AND EXTENDING SIGNIFICANCE TESTING IN WAVELET ANALYSIS*

Par :

Tristan Rouyer, Jean-Marc Fromentin, Nils Chr. Stenseth et Bernard Cazelles.

Publié en 2008 dans :

*Marine Ecology Progress Series*

Vol. 359: 11-23

# Analysing multiple time series and extending significance testing in wavelet analysis

Tristan Rouyer<sup>1,2,\*</sup>, Jean-Marc Fromentin<sup>1</sup>, Nils Chr. Stenseth<sup>2,3</sup>, Bernard Cazelles<sup>4,5</sup>

<sup>1</sup>IFREMER, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France

<sup>2</sup>Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biology, University of Oslo, PO Box 1066, Blindern, 0316 Oslo, Norway

<sup>3</sup>Institute of Marine Research, Department of Coastal Zone Studies, Flødevigen Research Station, 4817 His, Norway

<sup>4</sup>CNRS UMR 7625, École Normale Supérieure (ENS), 46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05, France

<sup>5</sup>IRD, UR 079, GEODES Centre IRD Ile de France, 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France

**ABSTRACT:** In nature, non-stationarity is rather typical, but the number of statistical tools allowing for non-stationarity remains rather limited. Wavelet analysis is such a tool allowing for non-stationarity but the lack of an appropriate test for statistical inference as well as the difficulty to deal with multiple time series are 2 important shortcomings that limits its use in ecology. We present 2 approaches to deal with these shortcomings. First, we used  $1/f^\beta$  models to test cycles in the wavelet spectrum against a null hypothesis that takes into account the highly autocorrelated nature of ecological time series. To illustrate the approach, we investigated the fluctuations in bluefin tuna trap catches with a set of different null models. The  $1/f^\beta$  models approach proved to be the most consistent to discriminate significant cycles. Second, we used the maximum covariance analysis to compare, in a quantitative way, the time–frequency patterns (i.e. the wavelet spectra) of numerous time series. This approach built cluster trees that grouped the wavelet spectra according to their time–frequency patterns. Controlled signals and time series of sea surface temperature (SST) in the Mediterranean Sea were used to test the ability and power of this approach. The results were satisfactory and clusters on the SST time series displayed a hierarchical division of the Mediterranean into a few homogeneous areas that are known to display different hydrological and oceanic patterns. We discuss the limits and potentialities of these methods to study the associations between ecological and environmental fluctuations.

**KEY WORDS:** Non-stationarity · Multivariate time series · Wavelet clustering · Wavelet significance testing · Surrogates · Maximum covariance analysis

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

## INTRODUCTION

Following the work of Steele (1985), Pimm & Redfearn (1988) and Lawton (1988), the time–frequency properties of a signal have become of major interest to ecologists (e.g. Petchey et al. 1997). In nature, non-linear and non-stationary processes are the rule rather than the exception (Stenseth et al. 1998, Hsieh et al. 2005), and many classical tools for time series analysis, such as Fourier analysis, require stationarity (or more often second-order stationarity, Chatfield 2004). As many eco-

logical time series do not meet such requirements and as growing evidence supports recognition of the importance of transient dynamics in ecological processes (Hastings 2001, Cazelles et al. 2008), the spectral properties are not always well suited to analyse ecological time series. Wavelet analysis (Daubechies 1992) is a time scale and/or time–frequency decomposition of the signal that overcomes these problems and provides a powerful tool for analysing non-stationary, aperiodic and noisy signals often found in ecological time series (Torrence & Compo 1998).

\*Email: rouyer.tristan@bio.uio.no

Unlike the Fourier transform which decomposes the time series into a sum of sine and cosine functions that are not resolved in time, wavelet analysis uses a set of functions locally defined in both time and frequency domains. Wavelet analysis has spread into many fields of research, such as signal processing, geophysics and climatology, and is becoming more and more popular within ecology (e.g. Bradshaw & Spies 1992, Grenfell et al. 2001, Klvana et al. 2004, Keitt & Urban 2005, Keitt & Fischer 2006, Ménard et al. 2007). Nonetheless, wavelet analysis still displays 2 shortcomings with respect to its use in ecology. First, the time and frequency locations of the wavelet spectra are not uncorrelated, and the statistical inference is therefore difficult (Maraun & Kurths 2004). If standard bootstrapping methods allow testing the wavelet spectra with various re-sampling procedures, the underlying null hypotheses are most often invalid for ecological time series. For instance, in a number of cases, white noise and red noise are not supported by the observations. Second, although wavelet analysis is a powerful univariate or bivariate analysis, it remains limited to analysing a large number of (shorter) time series; this is, however, a situation commonly encountered by ecologists.

We present 2 approaches to circumvent these limitations and to extend the use of wavelets within the field of ecology. First, we propose to test the wavelet spectra using surrogates. The surrogates have been introduced by Theiler et al. (1992) to determine the consistency of experimental time series with various null hypotheses of simple systems. Each surrogate is consistent with a specific null hypothesis about the underlying system (e.g. a random variable or an autoregressive-like process) while retaining some of the statistical features of the original time series (e.g. mean and variance, power spectrum). Statistics are then computed for the original data and a large set of surrogates, thus allowing testing of the original data against an empirical distribution consistent with the null hypothesis (Royer & Fromentin 2006). We propose a class of surrogates that models the underlying statistical structure of the time series as  $1/f$  noise (Halley 1996). Such a model is rather convenient as it allows for the 'more time, more variation' effect displayed by many ecological time series (Lawton 1988, Inchausti & Halley 2002, Vasseur & Yodzis 2004). This class of surrogates is thus adapted to ecological time series, as it is, in addition, designed to deal with short time series.

Second, understanding ecological phenomena using time series often requires the analysis of large datasets. Wavelet cross analyses allow investigation of the association between 2 signals by extending the wavelet transform to bivariate cases. The wavelet cross-spectrum and the wavelet coherence are respectively used to quantify

the local covariance and correlation between 2 non-stationary signals (e.g. Cazelles et al. 2008). However, these methods only enable the study of associations between pairs of time series, and their use remains limited in the case of large datasets. In addition, wavelet analyses yield outputs in both time and frequency domains and comparing wavelet spectra of numerous time series quickly turns into a very complex issue. When dealing with large datasets of time series, a classical and useful approach in ecology is to use hierarchical clustering. A matrix of dissimilarities between the time series is constructed, over which a clustering algorithm is applied. The dissimilarity matrix can either be performed on the raw properties of the time series or on their power spectrum, according to whether interest is more in the temporal or frequency aspects. We present here an approach that combines both time and frequency domains, as the matrix of dissimilarities used for clustering is constructed from the comparison between pairs of wavelet spectra. The wavelet spectra are compared using a procedure based on the maximum covariance analysis (MCA), a multivariate method that was originally used to compare spatio-temporal fields (Bretherton et al. 1992). Both the surrogate and the clustering approaches are applied in this paper to several datasets of time series, either simulated or real, to illustrate their applicability. Wavelet analysis and the proposed approaches applied to ecological questions illustrate how these methods can bring fruitful insights to the study of coupling between environmental and biological fluctuations.

## MATERIALS AND METHODS

**Wavelet analysis.** The wavelet methodology is well suited for signals whose frequencies change with time. This is because this methodology enables description of the variability of a time series in both time and frequency domains, and it can cope with aperiodic components, noise and transients (Daubechies 1992, Lau & Weng 1995, Torrence & Compo 1998). The wavelet transform is based on the convolution product between the time series and a mathematical function, the so-called 'daughter wavelet'. For a given set of parameters  $a$  (scale parameter related to frequency) and  $\tau$  (translation parameter related to time position), the wavelet functions  $\Psi$ , are defined at time  $t$  as follows:

$$\Psi_{a,\tau}(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \psi\left(\frac{t-\tau}{a}\right) \quad (1)$$

The wavelet transform,  $W$ , is then defined as a convolution integral of the time series with the wavelet function:

$$W_x(a,\tau) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int x(t) \psi^*\left(\frac{t-\tau}{a}\right) dt = \int x(t) \psi^*_{(a,\tau)} dt \quad (2)$$

where \* indicates complex conjugate. We used the Morlet wavelet, a continuous and complex wavelet adapted to wavelike signals, that allows extraction of time-dependent amplitude and whose scales are related to frequencies in a simple way (Mallat et al. 1998). The relative importance of frequencies for each time step may then be represented in the time/frequency plane that forms the wavelet power spectrum:

$$S_x(a, \tau) = |W_x(a, \tau)|^2 \quad (3)$$

where  $S$  is the wavelet power spectrum and  $x$  is the raw time series. The wavelet power spectrum,  $S_x(a, \tau)$ , is plotted as a function of time and period in a 2-dimensional graph. This representation, classically referred to as a 'contour plot', displays contours as identical power spectrum values, coded in the figures of this paper by different colors. The wavelet transform acts as a local filter that directly relates the magnitude of the signal to time and thus enables one to track how the frequency components change over time. Therefore, wavelet analysis is particularly adapted to investigation of non-stationary and transient signals.

**Statistical inference of the wavelet spectrum. Point-wise testing:** While analytical tests for significance can be straightforwardly calculated in Fourier analysis, the validity of such tests is greatly questioned in the case of wavelet analysis (Maraun & Kurths 2004). The point-wise testing approach, used by Torrence & Compo (1998), relies on a parametric bootstrap to assess the significance of areas. A reasonable null model of a given form is first chosen (e.g. a white noise or a first order autoregressive process, AR[1]), and a large number of random realisations is produced. Computing the wavelet spectrum for each realisation generates an empirical distribution for each point under the null model hypothesis. The test is then performed by comparing the values obtained for the original time series with the empirical distributions. As for all Monte Carlo approaches, the choice of the null model used to test the wavelet spectrum is central. Making the assumption of a white noise process is generally not appropriate for ecological data, while an autoregressive process (e.g. an AR[1]) can be an acceptable null model in some cases, for both ecological and geophysical data (Steele 1985, Vasseur & Yodzis 2004). However ecological time series display a large variety of autocorrelation structures that neither a white noise, nor an autoregressive process could consistently describe (Arino & Pimm 1995, Cuddington & Yodzis 1999, Inchausti & Halley 2002, Halley & Stergiou 2005).

**A traditional surrogate approach:** The surrogates can be best suited to test wavelet spectra, as they produce synthetic time series that share given statistical

properties with the original time series (or with a given null model). This method has already been used for testing purposes in ecology (e.g. nonlinearity in time series, recurrence patterns, similarity of rhythms between time series, phase analysis), as several null models can be chosen according to the different algorithms employed to create the surrogates (Schreiber & Schmitz 2000, Cazelles & Stone 2003, Cazelles 2004, Royer & Fromentin 2006). The surrogate approach has also been used to test the wavelet spectrum using a hidden Markov process as a null model (Klvana et al. 2004, Saitoh et al. 2006). Other null models are the 'Type 0' surrogates, equivalent to a white noise assumption, whereas the null model referred to as 'Type 1' surrogates (or Fourier surrogates), preserves the autocorrelation structure of the time series (or equivalently its power-spectrum). The more complex null model, 'Type 2' surrogates, preserves both the Fourier spectrum and the original distribution of the data (Schreiber & Schmitz 1996, Royer & Fromentin 2006). The Fourier Type 1 and Type 2 surrogates are very interesting in an ecological perspective, as they preserve the Fourier spectrum of the original time series, allowing the oscillations that cannot be produced by an autoregressive process to be tested. However, these classes of surrogates require the length of the time series to be much larger than the dominant frequency in order to lead to satisfying surrogates, a requirement often difficult to obtain for ecological time series. They also present the disadvantage of introducing spurious low-frequency effects due to the phase randomization, but also spurious high-frequency effects when the time series are short and non-stationary (for more details see Schreiber & Schmitz 1996).

**Surrogates using the slope of the spectrum:** We proposed a class of surrogates, the 'beta surrogates', that display a similar variance and autocorrelation structure as the original time series and that form a less constrained hypothesis than the Fourier and Type 2 surrogates. The beta surrogates display the same relative distribution of frequencies, i.e. the same slope of the Fourier spectrum, as the original time series; this allows the dominance of low frequencies often displayed by ecological time series to be taken into account. To do so, we estimated the exponent of a power law model  $1/f^\beta$ , often called 'beta' in the literature, fitted to the power spectrum of the time series (Halley 1996), using the multiple segmenting method proposed by Miramontes & Rohani (2002) for short time series. Like Cuddington & Yodzis (1999), we used the spectral synthesis to generate surrogates with the previously estimated exponent. In the spectral synthesis, the amplitudes of the Fourier spectrum are scaled according to the estimated spectral exponent of

the  $1/f^\beta$  model, and the phases are drawn by a uniform variable on the interval  $(0, 2\pi)$ . A back transformation with the inverse Fourier Transform (Voss 1988) produces the surrogates. Using this approach, we thus obtain surrogates that mimic the shape of the original ecological time series by displaying a power spectrum with the same slope, but without exactly reproducing it.

**Comparing the wavelet spectra with the MCA method. The maximum covariance analysis:** Many ecological time series, especially from the marine environment, such as phytoplankton, zooplankton or fisheries time series, contain a substantial amount of zeros together with periods of low variability. This leads to wavelet spectra that often display areas with poor, or even without, power. As a consequence, a direct comparison of the wavelet spectra will lead to a classification that could be driven by the areas with poor power. We addressed this by focusing on the common time–frequency properties between the pairs of wavelet spectra, extracted by the MCA. The MCA, historically called ‘singular value decomposition’ (Bretherton et al. 1992), has been widely used in meteorology to compare spatio-temporal fields (von Storch & Zwiers 1999). The MCA is close to a combined empirical orthogonal function analysis, but with a better efficiency and robustness. It relies on a singular value decomposition (which here designs the solution of the matrix problem) performed on the covariance matrix between 2 spatio-temporal fields. The first axis of the MCA thus corresponds to the largest fraction of the covariance between the 2 fields, which in this case will be the wavelet spectra (for more details on MCA, see Newman & Sardeshmukh 1995, Cheng & Dunkerton 1995). In other words, the first axis extracts the most important common pattern between the 2 fields.

Constructing the covariance matrix implies, as an underlying assumption, that the frequencies compositions at different times are independent. This is generally not true but, like the eigenvalue decomposition, the singular value decomposition is rather robust to such bias and is therefore often used in this context (e.g. Cheng & Dunkerton 1995). We compute the covariance matrix  $R_{ij}$  between each pair of wavelet spectra  $W_i$  and  $W_j$  (Fig. 1):

$$R_{i,j} = W_i W_j^t \quad (4)$$

with  $W_j^t$  denoting the transposition of  $W_j$ . Then, the singular value decomposition is applied on  $R_{ij}$ :

$$R_{ij} = U \Gamma V^t \quad (5)$$

The columns of the matrix  $U$  are orthogonal and contain the singular vectors for  $W_i$ ; the rows of the matrix  $V^t$  are also orthogonal and contain the singular vectors for  $W_j$ .  $\Gamma$  is a diagonal matrix whose diag-

onal elements are the singular values; they are disposed in decreasing order of magnitude, and they are proportional to the squared covariance accounted for each axis. Each singular value is thus associated to common patterns of decreasing importance between the 2 spectra. The singular value decomposition finds an orthonormal basis for each spectrum, determined by their respective singular vectors maximizing their mutual covariance. The singular value

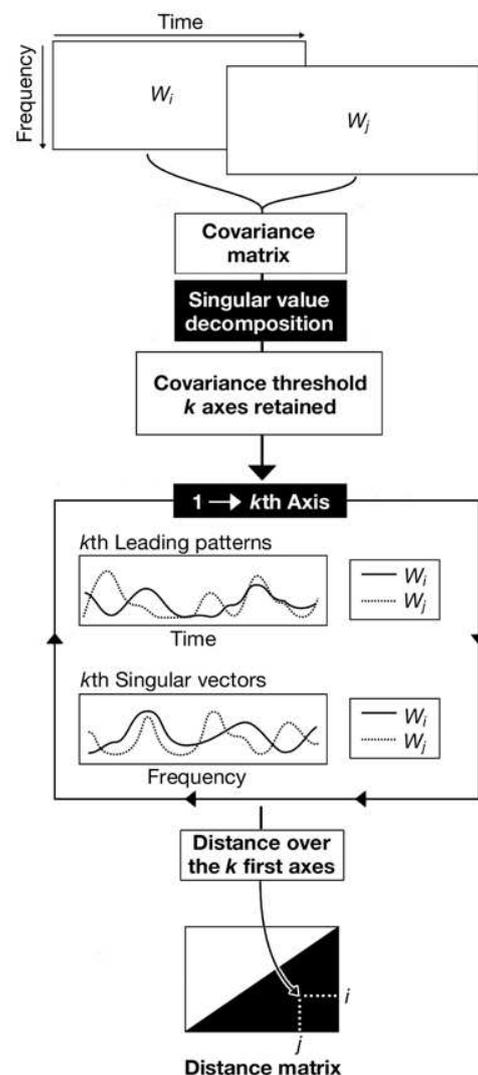


Fig. 1. Methodology employed to build the distance matrix for a set of wavelet spectra. The cross-covariance matrix is computed for a pair of wavelet spectra  $W_i$  and  $W_j$ . The singular value decomposition is applied to the covariance matrix. The  $k$  first axes are then extracted,  $k$  being chosen so that the sum of the covariance associated with the axes is below or equal to the covariance threshold. The distance index is then computed between the  $k$  first leading patterns of each wavelet spectrum and between the  $k$  first singular vectors of each wavelet spectrum

decomposition is more general than the eigenvalue decomposition used for principal component analysis, but the 2 decompositions are nevertheless related. A singular value decomposition performed on the covariance matrix between 2 similar wavelet spectra would yield the same results as an eigenvalue decomposition. The number of non-zero singular values ( $k$ ) of  $\Gamma$  is inferior or equal to the number of frequencies analysed and each one is associated with a pair of singular vectors (frequency patterns), that are respectively associated with each spectrum.

The leading patterns show how respective frequency patterns evolve in time, and are obtained by projecting each wavelet spectrum onto its respective singular vectors.  $L_i^k(t)$  and  $L_j^k(t)$  are respectively the  $k$ th leading patterns for  $W_i$  and  $W_j$ , and are computed as follows:

$$\begin{aligned} L_i^k(t) &= \sum_{f=1}^{f=F} \mathbf{U}^k \times W_i(f,t) \\ L_j^k(t) &= \sum_{f=1}^{f=F} \mathbf{V}^k \times W_j(f,t) \end{aligned} \quad \text{and} \quad (6)$$

with  $F$  the maximum frequency common to both spectra. It is then possible to reconstruct the initial wavelet spectra with a given number,  $N$ , of leading patterns by the following relationships:

$$\begin{aligned} W_i^N &= \sum_{k=1}^{k=N} \mathbf{U}^k \times L_i^k \\ W_j^N &= \sum_{k=1}^{k=N} \mathbf{V}^k \times L_j^k \end{aligned} \quad \text{and} \quad (7)$$

These correspond to the product of a matrix formed with  $N$  singular vectors and another one formed with the  $N$  corresponding leading patterns. The reconstruction for the  $k$ th axis is therefore determined by the  $k$ th singular vector and the  $k$ th leading pattern, and the larger  $k$  is, the less important is the common covariance explained. A reconstruction corresponds to a filtered representation of the spectrum; the less important  $N$  is, the more important is the filter.

**Computing the distance between the wavelet spectra:** The distance between 2 wavelet spectra was measured by comparing the leading patterns and the singular vectors obtained by the MCA over a given number of axes (that correspond to a fixed percentage of the total covariance). As the relationships between the 2 singular vectors and between the 2 leading patterns were not linear, they could not be compared using a simple correlation. We thus computed the following distance ( $D$ ) measure adapted from Keogh & Pazzani (1998):

$$D(L_i^k, L_j^k) = \sum_{t=1}^{n-1} \text{atan}[(L_i^k(t) - L_j^k(t)) - (L_i^k(t+1) - L_j^k(t+1))] \quad (8)$$

with  $n$  being the length of the vectors, and  $L_i^k(t)$  and  $L_j^k(t)$  being the  $k$ th pair of leading patterns for  $W_i$  and  $W_j$ . This metric compares 2 vectors by measuring the angle between each pair of corresponding segments, defined by the consecutive points of the 2 vectors; 2 parallel vectors will thus lead to a null distance (Fig. 2). This metric could be interpreted as a robust version of the correlation between the derivatives of the leading patterns and/or the leading vectors.

The sum of angles obtained is a comparable metric between each pair of leading patterns and singular vectors. The distance was then computed as the weighted mean of the distance for each of the  $k$  pairs of singular vectors and leading patterns retained (the weights being equal to the amount of covariance explained by each axis). For the comparison of the wavelet spectra  $i$  and  $j$ , we compute the distance  $DT(i, j)$  according to the following formula:

$$DT(i, j) = \frac{\sum_{k=1}^{k=K} w_k \times (D(L_i^k, L_j^k) + D(\mathbf{U}_i^k, \mathbf{V}_j^k))}{\sum_{k=1}^{k=K} w_k} \quad (9)$$

with  $w_k$  being the weights, set equal to the amount of covariance explained by each axis. The distances,  $DT(i, j)$ , were then used to fill a distance matrix suitable for cluster analysis (Fig. 1). The larger the amount of covariance, the larger the number of axes retained; a large number of axes will enable to take into account more detailed common time–frequency features between the 2 spectra.

All the computations were done using R version 2.4 (R Development Core Team [2006] R: a language and environment for statistical computing). This is available online at: [www.R-project.org](http://www.R-project.org).

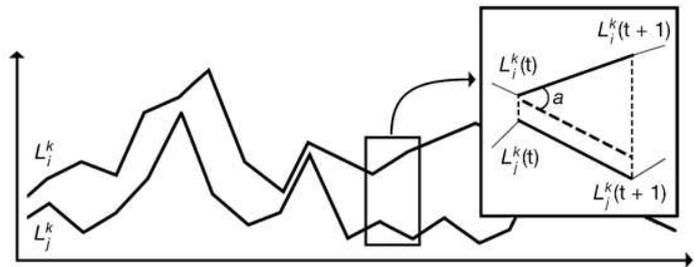


Fig. 2. Computation of the distance index used between the pair of  $k$ th leading patterns (or singular vectors),  $L_i^k$  and  $L_j^k$  (see Eq. 8). The absolute difference between the pair of vertical dashed lines for every pair of segments of the 2 series is computed and the angle  $a$ , between each pair of segments is obtained by taking the atan of the absolute differences. Summing over the segments yields the total angle between the 2 series

**RESULTS**

**Significant cycles in bluefin tuna time series**

Time series

An extensive description of the whole dataset can be found in Ravier & Fromentin (2001, 2004). These data consist of 7 time series of trap catches from various Mediterranean locations: Sicily (Favignana

and Formica), Sardinia (Saline, Porto Paglia, Portoscuso, Isola Piana) and Tunisia (Sidi Daoud) (Fig. 3). These time series were selected from an extensive dataset of more than 100 time series, as they displayed a common period of 83 contiguous years (1878 to 1960) without missing values. They also displayed synchronous long-term and short-term fluctuations, and they thus constituted good examples for comparing various null models (Ravier & Fromentin 2001, Royer & Fromentin 2006). We used the beta surrogates to test whether or not the fluctuations detected in these time series were artefacts of the autocorrelation structure of the time series. The results were then compared to those obtained using Type 1 surrogates (Fourier surrogates), AR[1] and white noise, in order to assess their relevance.

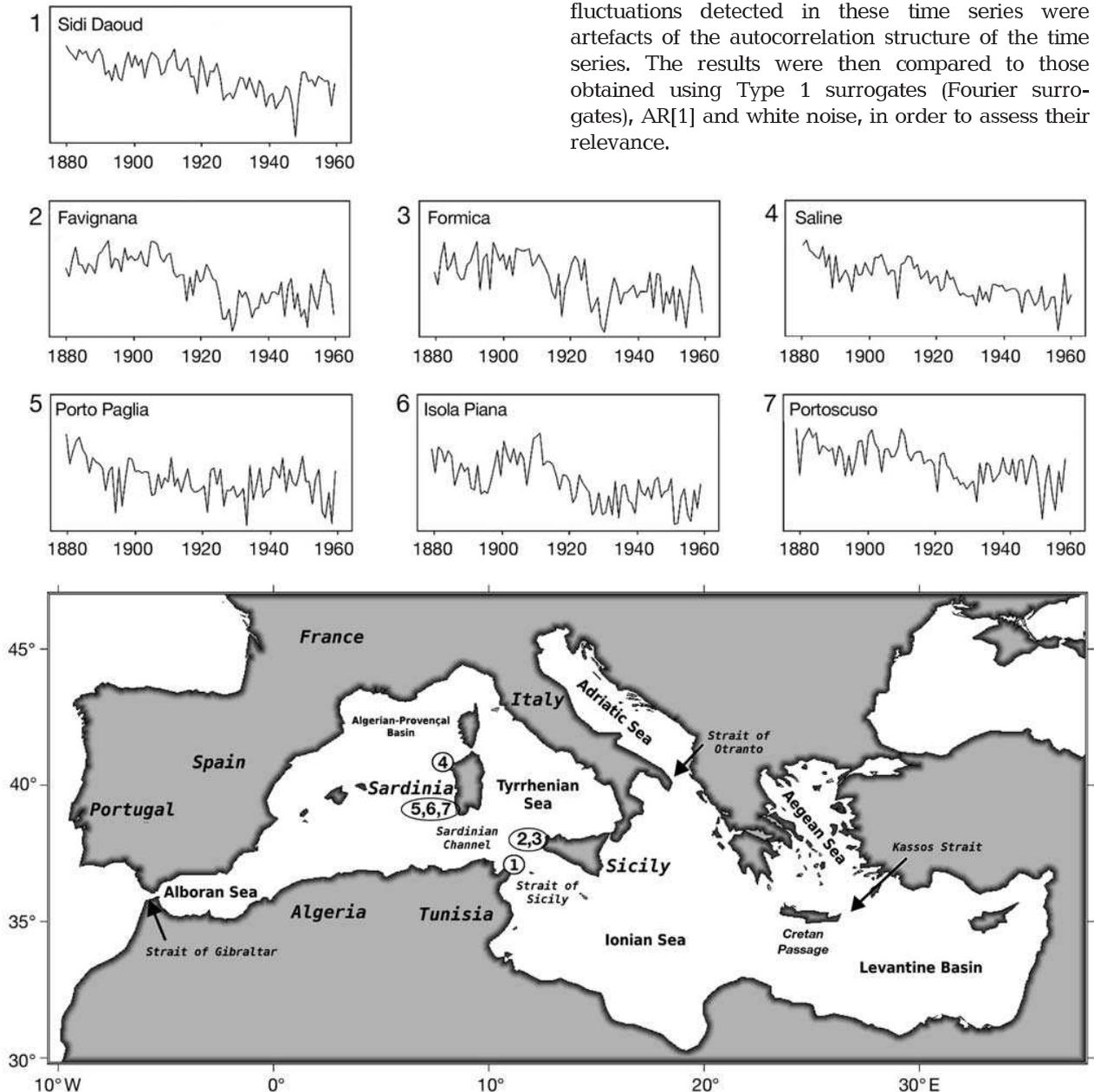


Fig. 3. Mediterranean Sea and geographic origin (1 to 7) of the Bluefin tuna trap time series. Adapted from Ravier & Fromentin (2004)

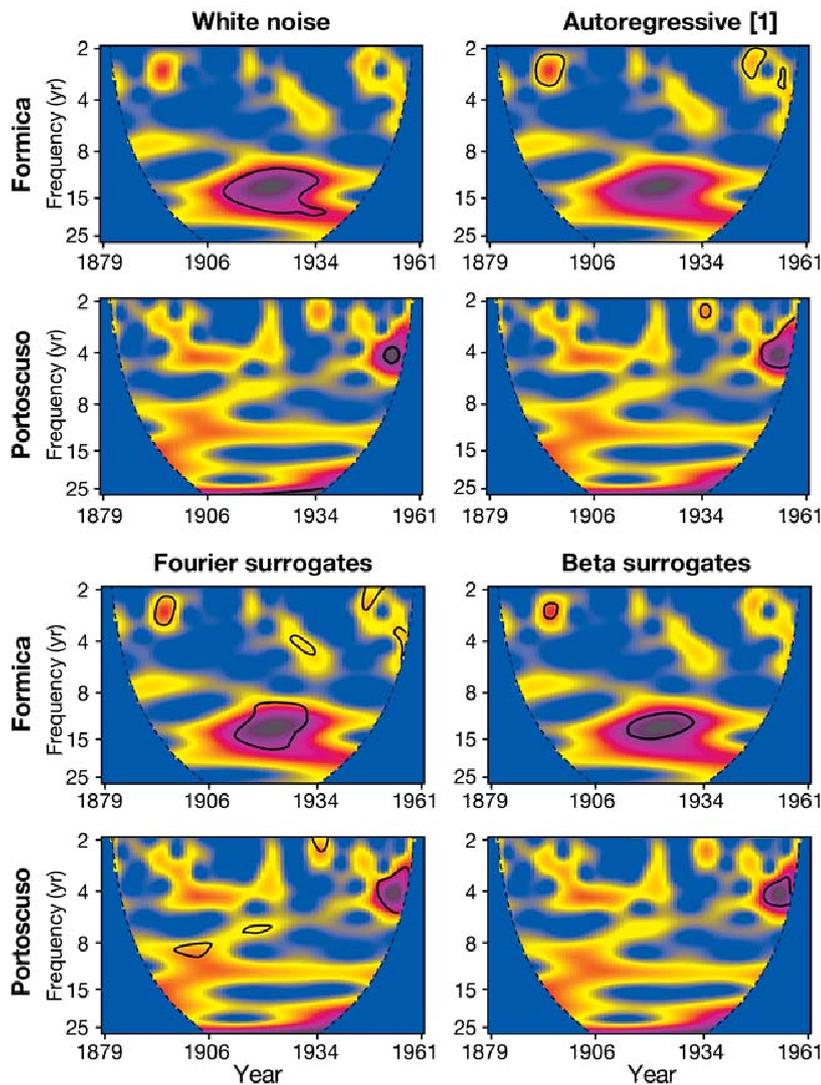


Fig. 4. Wavelet spectra of the Formica and Portoscuso time series, tested with different null hypotheses. We used a white noise process, an AR[1] process, the Fourier surrogates (Type I) and our class of surrogates (Beta surrogates). Solid black lines indicate significant areas at the 5% level. The colour gradient, from dark blue to dark red, codes for low to high power values. Curved dashed lines: limit of the cone of influence, the area where edge effects are present

#### Time series results

The results for the Formica and Portoscuso time series are presented to illustrate the differences between the methods (Fig. 4). The wavelet spectra displayed different significant areas (indicated by solid black lines in Fig. 4), according to the null model against which they were tested. The spectra tested against white noise displayed large significant areas at low frequencies, whereas the AR[1] process identified significant areas mostly at high frequency (e.g. Formica). These results were expected; an AR[1] is

dominated by low-frequency oscillations, whereas white noise does not produce such highly autocorrelated signals. On the contrary, the Fourier surrogates identified significant areas in the whole range of frequencies. However, their locations were sometimes not consistent (e.g. Portoscuso), and many small areas were identified. These spurious effects were likely to be created by the Fourier surrogates applied on short and non-stationary time series, as explained in ‘Methods’. The beta surrogates identified significant areas in the whole range of frequencies. However, unlike the Fourier surrogates, the size of the time series and its non-stationarity did not influence the algorithm used to produce the surrogates. The locations of significant pseudo-cyclic components were well defined, and no spurious effects were detected. This approach thus allowed us to identify cycles significantly different from the expected behaviour of ecological time series displaying similarly coloured noise.

#### Clustering wavelet spectra

Signals with determined time–frequency properties

In order to illustrate how the classification procedure extracts common time–frequency patterns to compare the wavelet spectra, we first formed a data set with time series displaying known and controlled properties in time and frequency. Six time series displaying contrasting time–frequency properties were simulated, using sine and cosine functions (Fig. 5). The changes in frequency were either abrupt (Fig. 5, time series 2, 3, 5 and 6) or smooth (Fig. 5, time series 1 and 4). Indeed, these

time series displayed different dynamics compared to real ecological time series or outputs from models (e.g. a stochastic version of the Ricker model). However, they allowed us to control both the time and frequency properties of the time series, and we could thus obtain wavelet spectra with desired time–frequency patterns.

The dataset with determined time–frequency properties was first analysed using wavelet analysis (Fig. 6). The wavelet spectra (WS) displayed clearly different patterns: (1) an increase in frequency with time; (2) a decrease in frequency with time; and (3) continuous patterns.

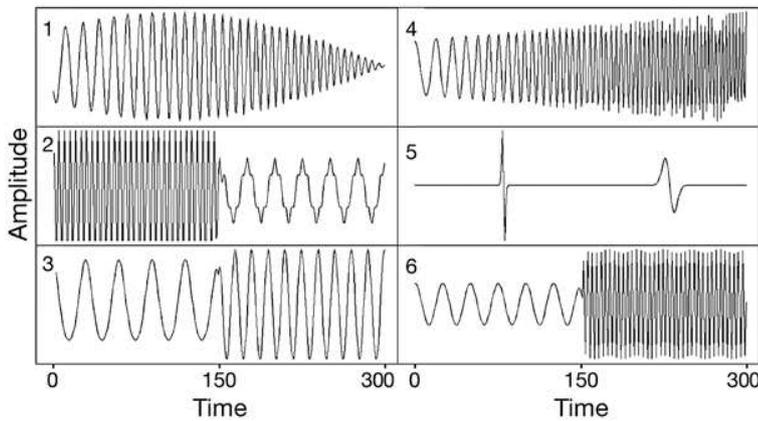


Fig. 5. Simulated dataset. The time series were designed to produce controlled and contrasting time frequency–patterns on their wavelet spectrum

Applying the classification method with a covariance threshold set at  $C = 99\%$  of the total covariance, thus retaining all the details between the wavelet spectra, clustering the results produced a cluster tree revealing 2 main groups (Fig. 6). The group comprising WS 2 and

5 displayed a decrease in frequency with time, while that consisting of WS 3, 6, 1 and 4 displayed an increase in frequency with time. Examining the cluster in more detail confirmed that the procedure grouped the WS displaying similar time–frequency patterns. For instance, WS 1 and 4 displayed continuous time–frequency patterns that were the same from  $t = 0$  up to  $t = 150$  (see also Fig. 6); these were the closest of the dataset. On the contrary, WS 2 and 5, that displayed a discontinuous decrease in frequency with time, only shared a reduced common area that was expressed through the height of their connection in the cluster tree.

In order to illustrate how the multivariate method classifies the wavelet spectra, the

first leading patterns, first singular vectors and the reconstructed WS by the first axis were plotted for the comparison of WS 1 and 4 and the comparison of WS 2 and 6 from the simulated dataset (Fig. 6). These 2 comparisons were contrasted, as the time–frequency patterns

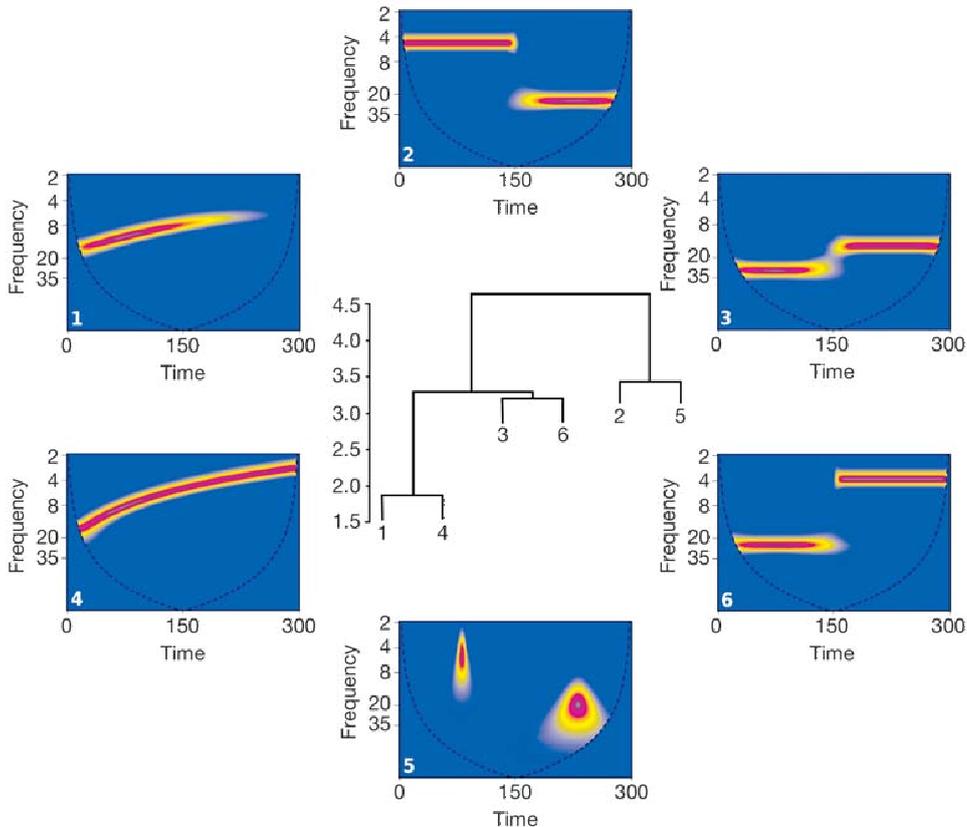


Fig. 6. Wavelet spectra (WS 1 to 6) and cluster tree for the simulated data. The colour gradient, from dark blue to dark red, codes for low to high power values. The cluster tree was obtained using the distance matrix constructed for the simulated data using the classification method. The covariance threshold was set to  $C = 99\%$  of the total covariance. Curved dashed lines: limit of the cone of influence, the area where edge effects are present

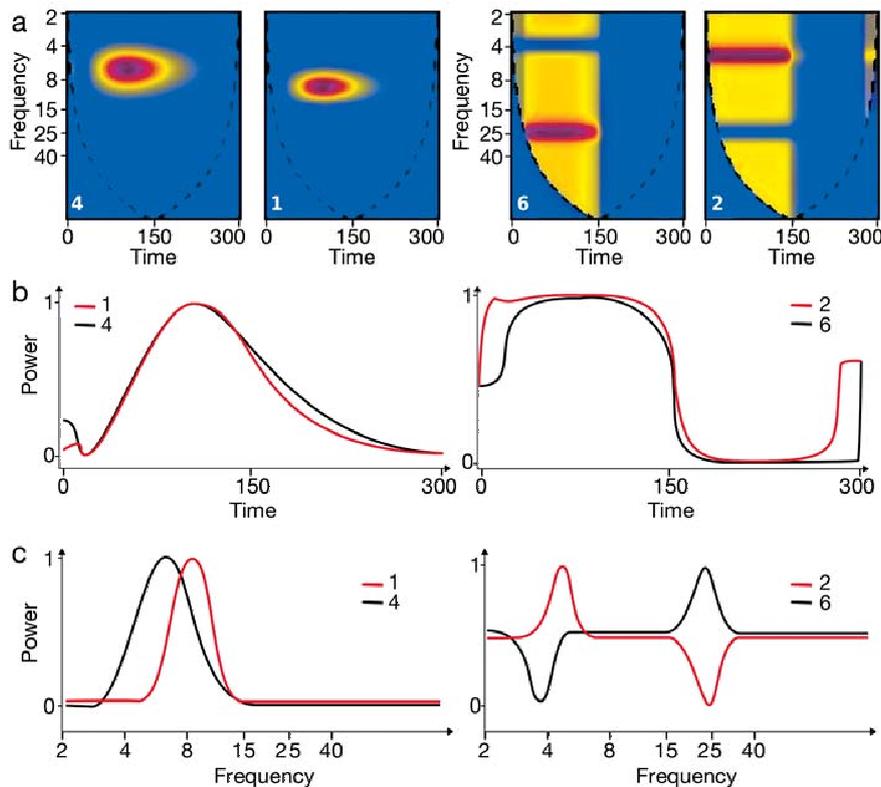


Fig. 7. Comparisons between wavelet spectra (WS) 1 and 4 (comparable patterns) and between WS 2 and 6 (dissimilar patterns) from the simulated dataset. Shown are (a) the first reconstructed WS, (b) leading patterns and (c) singular vectors for each comparison. The WS in (a) were reconstructed using the first leading pattern and the first singular vector extracted from each comparison. The 2 reconstructed WS on the left correspond to the comparison of WS 4 and 1, and the 2 on the right corresponded to the comparison of WS 6 and 2. The colour gradient, from dark blue to dark red, codes for low to high power values. Curved dashed lines: limit of the cone of influence, the area where edge effects are present

between WS 1 and 4 presented a good match, whereas WS 2 and 6 displayed opposed patterns (Fig. 7). WS 1 reconstructed by the first axis displayed a similar pattern with the reconstructed WS 4 (Fig. 7a). The leading patterns (Fig. 7b) and the singular vectors (Fig. 7c) reflected this similarity with, however, a slightly different frequency mode for the singular vectors. The difference between the patterns of the reconstructed WS 6 and 2 (Fig. 7a) was not expressed through the leading patterns (Fig. 7b), but was very well expressed through the singular vectors (Fig. 7c), as they displayed a clearly opposed fluctuation.

#### Sea surface temperature time series in the Mediterranean

The cluster method was applied to a large data set of Mediterranean sea surface temperature (SST). The Mediterranean is a semi-enclosed basin connected to the Atlantic Ocean by the narrow strait of Gibraltar (Fig. 3) and that consists of 2 main parts — Eastern and Western. The SST data used were extracted from the National Oceanic and Atmospheric Administration Extended Reconstructed Sea Surface Temperature, which is based on the COADS dataset ([www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.ersst.html](http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.ersst.html)). The dataset is available

on a 2 by 2° grid from 1854 to 2005 on a monthly basis. We selected the period 1900 to 2005 in order to avoid spatial coverage problems in the historic part of the dataset. We extracted the monthly time series on each of the 80 pixels available over the Mediterranean and, in order to focus on the interannual variations, we used wavelets to filter the time series and remove the seasonal component. SST is a highly spatially-correlated variable, so that the 80 SST time series only differed by small features. Therefore, checking whether the procedure is able to discriminate spatially homogenous areas among this data set is a good test. In other words, it allows us to test whether it is powerful enough to detect differences among a large number of time series with mainly similar time–frequency properties.

The procedure was run with a covariance threshold fixed at  $C = 99\%$  of total covariance and analyzed using flexible clustering. The cluster tree obtained (not presented here) was cut at 4 different heights to interpret the first levels of clustering. This led to 2, 3, 4 and 5 groups of pixels, that were then mapped (Fig. 8a–d).

The results obtained divided the Mediterranean into geographically homogenous and consistent units at each aggregation level. The first level of aggregation cut the Mediterranean into 2 clear parts near the Sicilian Strait, that separated the western Mediterranean from the eastern Mediterranean (Fig. 8a). The second

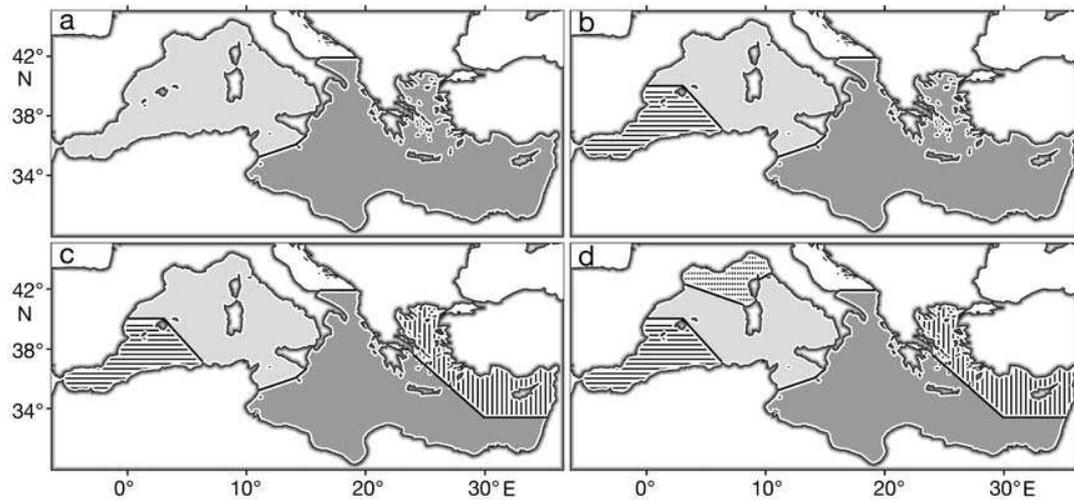


Fig. 8. Classification of the wavelet spectra for the yearly time series of sea surface temperature in the Mediterranean Sea. The classification method was applied with the covariance threshold fixed at  $C = 99\%$  of the total covariance. The cluster tree was cut to identify (a) 2, (b) 3, (c) 4 and (d) 5 groups of pixels that were mapped and identified by the different shading or hatching. SST time series were extracted from the COADS dataset on a  $2 \times 2^\circ$  grid and covered the period 1900 to 2005

level of aggregation identified an area located in the western Mediterranean, that extended from the Alboran Sea (see Fig. 3) up to the Balearic islands (Fig. 8b). The third level of aggregation divided the eastern Mediterranean, with a group that combined the Aegean sea with the northern part of the Levantine Basin (Fig. 8c). Finally, the last level of aggregation identified pixels from the Gulf of Lions and the Ligurian Sea, that were separated from the rest of the western Mediterranean (Fig. 8d).

## DISCUSSION

### Testing the wavelet spectra

The class of surrogates presented in this study offers a consistent and more powerful approach to the significance testing of the wavelet spectra of ecological time series. The autocorrelation structure of time series is here described as a  $1/f^\beta$  process, which takes into account the 'spectral redness' often displayed by real time series (Lawton 1988, Pimm & Redfearn 1988, Rybski et al. 2006). While Fourier Type 1 and Type 2 exactly reproduce the initial spectrum, the beta surrogate uses the fit of a  $1/f^\beta$  model to generate the surrogates. As fitting such models with the classical fast Fourier transform regression is problematic for short time series, we used the multiple segmenting method to overcome this (Miramontes & Rohani 2002). However, a time series dominated by low frequency fluctuations must be long enough to contain sufficient long-

term fluctuations to reliably fit the model. Following Miramontes & Rohani (2002), and from an empirical perception, a size of 40 points seems to be the lesser bound to apply the beta surrogates. The generation of the  $1/f^\beta$  process can then be achieved by different techniques. Even if complex techniques proved to be more optimal to generate discrete  $1/f^\beta$  processes (Wornell 1993, Kasdin 1995), we used the spectral synthesis as it produced consistent results and displayed a good trade-off between simplicity, accuracy and computational speed. The underlying null model assumed is critical for testing the wavelet spectrum. The beta surrogates build time series that mimic the slope of the power spectrum of the original time series; in other words, the same relative importance of frequencies in the signal. Therefore, the beta surrogates assume a large range of autocorrelation structures that are not constrained to a reduced frequency band; unlike autoregressive processes, the beta surrogates consistently test the wavelet spectrum at both low and high frequencies. It can also be of further interest when there is important shift in the autocorrelation structure between different time periods, as the surrogates enable an assessment of the significance of this change in the frequency content of the signal.

### Time series clustering

Many approaches have been developed in the field of signal processing to compare time series by using their raw properties, the fitted parameters of autoregressive moving average (ARMA) models or their

rhythmic properties (e.g. Henson et al. 1998, Keogh & Pazzani 1998, Xiong & Yeung 2002, Cazelles 2004). Other approaches have compared time series at various resolutions, but comparing the time series focusing on their time–frequency properties using the continuous wavelet transform as we did has not, to our knowledge, been done (Lukasik 2000, Keogh et al. 2001). Comparing time series based on their wavelet spectra is similar to comparing a set of images, and many methods from this field of research (e.g. face recognition) have used multivariate approaches coupled to wavelet transform techniques to extract features of the original image (Feng et al. 2000, Gupta & Jacobson 2006). The multivariate method used here proved to be powerful for indexing images and also for comparing spatio-temporal fields (Wu et al. 1996). It also allowed us to put the emphasis on the common time–frequency properties of the time series, as this can be of central interest to ecologists dealing with non-stationarity (Hastings 2001, Hsieh et al. 2005, Cazelles & Hales 2006). Transformation, and particularly log-transformation, is a common procedure for ecological data. This is useful for many analyses (e.g. to stabilize or rescale the variance) but it is not a requirement for wavelet analysis because it can handle non-stationary signals. Such transformations may further be applied carefully, as they affect the relative changes in amplitude between time steps and can thus distort the time–frequency patterns detected by the wavelet analysis.

Being fairly robust, the method is not expected to fail in common ecological cases. However, simulated cases showed that wavelet spectra displaying patchy patterns without a dominant frequency mode and no clear common areas could lead the procedure to produce spurious associations. One could also get counter-intuitive groupings when a wavelet spectrum shares different areas with 2 spectra, and when these 2 other spectra do not clearly share a common area (an artefact that is also known for cluster analysis computed from a distance matrix between raw time series). In fact, the main limitation of the method is that it does not specify the common patterns detected; one has to go back to the wavelet spectra to identify them. However, using the reconstruction by the first axes of the MCA to identify the common patterns between wavelet spectra may help in detecting such spurious grouping (e.g. Fig. 7a).

#### **Classification of the Mediterranean sea surface temperature**

As expected with such a spatially autocorrelated variable, the results obtained by the classification

procedure on the SST time series clearly separated different areas. However, the areas obtained did not consist of random groups of contiguous locations, but rather reflected different hydrological conditions, as they were consistent with outputs from oceanic models of the Mediterranean Sea. For instance, the separation found between the eastern and the western part of the Mediterranean at the relatively shallow and narrow Sicily Strait (some 450 m depth and 140 km wide) conforms with the literature, as it separates their respective gyral circulation (e.g. Zavatarelli & Mellor 1995). The combination of the Alboran Sea and the south of the Balearic Basin (Fig. 8b) identifies an area of more dynamic circulation. The Atlantic water that enters the basin forms anticyclonic gyres in the Alboran sea (Fig. 3), and it defines a front at their eastern boundary from which mesoscale eddies arise and drift into the Balearic Basin (Millot 1985, Tintore et al. 1988). The joining of the Aegean sea with the northern part of the Levantine Basin (Fig. 8c) separates the Rhodes Gyre from the more southwestern Shikmona and Mersa-Matruh gyres (Pinaridi & Masetti 2000). The last level of aggregation roughly separates the Gulf of Lions and the Ligurian Sea from the rest of the western Mediterranean (Fig. 8d). This area corresponds to a gyre but is also the source — with the northern Adriatic, that was not covered by our dataset — of deep water (Zavatarelli & Mellor 1995). If spatial groups were expected from a classification of such a spatially autocorrelated variable, the boundaries obtained well matched the different hydrological conditions over the region. This showed that the procedure was able to detect consistent groups over a large number of rather similar wavelet spectra.

#### **CONCLUSIONS**

Associations between environmental and ecological signals are often transient and difficult to identify. Wavelet analysis offers a powerful way to investigate these associations, but it has so far been restricted to univariate or bivariate analyses. Our approach in the present study allows the exterior of the use of wavelet analysis to multiple ecological and environmental time series. For instance, this procedure can be used as a basis for investigating potential statistical links between ecological and environmental time series or how an environmental variable can affect different populations. The beta surrogate addresses a second critical point, i.e. the assessment of whether or not the associations detected are likely to be an artefact caused by the intrinsic autocorrelation structure. The 2 approaches presented in this study might thus form

consistent tools for quantitative ecologists that often face non-stationary time series and their potential associations with environmental fluctuations, in a multiple time series framework.

*Acknowledgements.* We thank 3 anonymous referees who helped to improve the quality and the clarity of this manuscript. Financial support from IFREMER and the University of Oslo through the Marie Curie training site (PhD fellowship for T.R.) made this work possible. B.C. is partly supported by the program REMIGE - ANR Biodiversité 2005-11. This study is part of the WP 6 of the NeO Eur-Oceans.

#### LITERATURE CITED

- Arino A, Pimm SL (1995) On the nature of population extremes. *Evol Ecol* 9:429–443
- Bradshaw GA, Spies TA (1992) Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *J Ecol* 80:205–215
- Bretherton CS, Smith C, Wallace JM (1992) An intercomparison of methods for finding coupled patterns in climate data. *J Clim* 5:541–560
- Cazelles B (2004) Symbolic dynamics for identifying similarity between rhythms of ecological time series. *Ecol Lett* 7:755–763
- Cazelles B, Hales S (2006) Infectious diseases, climate influences and nonstationarity. *PLoS Med* 3:1212–1213
- Cazelles B, Stone L (2003) Detection of imperfect population synchrony in an uncertain world. *J Anim Ecol* 72:953–968
- Cazelles B, Chavez M, Berteaux D, Ménard F, Vik JO, Jenouvrier S, Stenseth NC (2008). Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* (in press), doi: 10.1007/s00442-008-0993-2
- Chatfield C (2004). *The analysis of time series: an introduction*, 6th edn. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL
- Cheng X, Dunkerton TJ (1995) Orthogonal rotation of spatial patterns derived from singular value decomposition. *J Clim* 8:2631–2643
- Cuddington KM, Yodzis P (1999) Black noise and population persistence. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 266:969–973
- Daubechies I (1992). *Ten lectures on wavelets*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, PA
- Feng GC, Yuen PC, Dai DQ (2000) Human face recognition using PCA on wavelet subband. *J Electron Imaging* 9:226–233
- Grenfell BT, Bjørnstad O, Kappey J (2001) Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* 414:716–723
- Gupta M, Jacobson N (2006). Wavelet principal component analysis and its application to hyperspectral images. In: *Proc IEEE Int Conf on Image Processing 2006*, 8–11 Oct., Atlanta, GA. IEEE Signal Processing Society, Washington, DC, p 1585–1588
- Halley JM (1996) Ecology, evolution and 1/f noise. *Trends Ecol Evol* 11:33–38
- Halley JM, Stergiou KI (2005) Increasing variability of fish landings. *Fish Fish* 6:266–276
- Hastings A (2001) Transient dynamics and persistence in ecological systems. *Ecol Lett* 4:215–220
- Henson SM, Cushing JM, Constantino RF, Dennis B, Desharnais RA (1998) Phase switching in population cycles. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 265:2229–2234
- Hsieh CH, Glaser SM, Lucas AJ, Sugihara G (2005) Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature* 435:336–340
- Inchausti P, Halley JM (2002) The long-term temporal variability and spectral colour of animal populations. *Evol Ecol Res* 4:1033–1048
- Kasdin NJ (1995) Discrete simulation of colored noise and stochastic-processes and 1/f(Alpha) power-law noise generation. *Proc IEEE* 83:802–827
- Keitt TH, Fischer J (2006) Detection of scale-specific community dynamics using wavelets. *Ecology* 87:2895–2904
- Keitt TH, Urban DL (2005) Scale-specific inference using wavelets. *Ecology* 86:2497–2504
- Keogh E, Pazzani M (1998). An enhanced representation of time series which allows fast and accurate classification, clustering and relevance feedback. In: *Agrawal R, Stolorz P, Piatetsky-Shapiro G (eds) Proc 4th Int Conf Knowledge Discovery and Data Mining (KDD'98)*. ACM Press, New York, p 239–241
- Keogh E, Chakrabarti K, Pazzani M, Mehrotra S (2001) Dimensionality reduction for fast similarity search in large time series databases. *Knowl Inf Syst* 3:263–286
- Klvana I, Berteaux D, Cazelles B (2004) Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *Am Nat* 164:283–297
- Lau KM, Weng H (1995) Climate signal detection using wavelet transform: how to make a time series sing. *Bull Am Meteorol Soc* 76:2391–2402
- Lawton JH (1988) More time means more variation. *Nature* 334:563
- Lukasik E (2000). Wavelet packets based features selection for voiceless plosives classification. In: *ICASSP '00: Proc IEEE Int Conf on Acoustic, Speech and Signal Processing, Istanbul, Turkey, 5–9 June, 2000, Vol 2*. IEEE Computer Society, Washington, DC, p II689–II692
- Mallat S, Papanicolaou G, Zhang Z (1998) Adaptive covariance estimation of locally stationary processes. *Ann Stat* 26:1–47
- Maraun D, Kurths J (2004) Cross wavelet analysis: significance testing and pitfalls. *Nonlinear Processes in Geophysics* 11:505–514
- Ménard F, Marsac F, Bellier E, Cazelles B (2007) Climatic oscillations and tuna catch rates in the Indian Ocean: a wavelet approach to time series analysis. *Fish Oceanogr* 16:95–104
- Millot C (1985) Some features of the Algerian current. *J Geophys Res* 90:7169–7176
- Miramontes O, Rohani P (2002) Estimating 1/f scaling exponents for short time-series. *Physica D* 166:147–154
- Newman M, Sardeshmukh P (1995) A caveat concerning singular value decomposition. *J Clim* 8:352–360
- Petchey OL, Gonzalez A, Wilson HB (1997) Effects on population persistence: the interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 264:1841–1847
- Pimm S, Redfearn A (1988) The variability of animal populations. *Nature* 334:613–614
- Pinardi N, Masetti E (2000) Variability of the large scale general circulation of the Mediterranean Sea from observations and modelling: a review. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 158:153–173
- Ravier C, Fromentin JM (2001) Long-term fluctuations in the eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. *ICES J Mar Sci* 58:1299–1317
- Ravier C, Fromentin JM (2004) Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? *Fish Oceanogr* 13:145–160
- Royer F, Fromentin JM (2006) Recurrent and density-dependent patterns in long-term fluctuations of Atlantic bluefin

- tuna trap catches. *Mar Ecol Prog Ser* 319:237–249
- Rybski D, Bunde A, Havlin S, Von Storch H (2006) Long-term persistence in climate and the detection problem. *Geophys Res Lett* 33:L06718
  - Saitoh T, Cazelles B, Vik JO, Viljugrein H, Stenseth NC (2006) Effects of the regime shift on population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan. *Clim Res* 32:109–118
  - Schreiber T, Schmitz A (1996) Improved surrogate data for nonlinearity tests. *Phys Rev Lett* 77:635–638
  - Schreiber T, Schmitz A (2000) Surrogate time series. *Physica D* 142:346–382
  - Steele JH (1985) A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature* 313:355–358
  - Stenseth NC, Falck W, Chan KS, Bjørnstad ON and others (1998) From patterns to processes: phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:15430–15435
  - Theiler J, Eubank S, Longtin A, Galdrikiana B, Farmer JD (1992) Testing for nonlinearity in time series: the method of surrogate data. *Physica D* 58:77–94
  - Tintore J, La Violette P, Blade I (1988) A study of an intense density front in the eastern Alboran Sea: the Almeria-Oran front. *J Phys Oceanogr* 18:1384–1397
  - Torrence C, Compo GP (1998) A practical guide to wavelet analysis. *Bull Am Meteorol Soc* 79:61–78
  - Vasseur DA, Yodzis P (2004) The color of environmental noise. *Ecology* 85:1146–1152
  - von Storch H, Zwiers F (1999). *Statistical analysis in climate research*. Cambridge University Press, Cambridge
  - Voss RF (1988) Fractals in nature: from characterization to simulation. In: Peitgen HO, Saupe D (eds). *The science of fractal images*. Springer-Verlag, New York, p 21–70
  - Wornell GW (1993) Wavelet-based representations for the 1/f family of fractal processes. *Proc IEEE* 81:1428–1450
  - Wu D, Agrawal D, El Abbadi A, Singh A, Smith TR (1996). Efficient retrieval for browsing large image databases. In: *Proc 5th Int Conf on Knowledge Information*. ACM Press, New York, p 11–18
  - Xiong Y, Yeung DY (2002). Mixtures of ARMA models for model-based time series clustering. In: *Proc 2nd IEEE Int Conf on Data Mining (ICDM'02)*, Maebashi City, Japan, 9–12 Dec 2002. IEEE Computer Society, Los Alamitos, CA, p 717–720
  - Zavatarelli M, Mellor GL (1995) A numerical study of the Mediterranean Sea circulation. *J Phys Oceanogr* 25:1384–1414

*Initial editorial responsibility: Howard Browman, Storebø, Norway (until November 5, 2007); Final editorial responsibility: Matthias Seaman, Oldendorf/Luhe, Germany*

*Submitted: July 17, 2007; Accepted: November 6, 2007  
Proofs received from author(s): April 11, 2008*

## Article 2

*COMPLEX INTERPLAYS AMONG POPULATION DYNAMICS,  
ENVIRONMENTAL FORCING, AND EXPLOITATION IN FISHERIES*

Par :

Tristan Rouyer, Jean-Marc Fromentin, Frédéric Ménard, Bernard Cazelles, Karine Briand, Renaud Pianet, Benjamin Planque et Nils Chr. Stenseth.

Publié en 2008 dans :

*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*

Vol. 105: 5420-5425

# Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries

T. Rouyer<sup>\*†</sup>, J.-M. Fromentin<sup>\*\*‡</sup>, F. Ménard<sup>§</sup>, B. Cazelles<sup>||</sup>, K. Briand<sup>\*\*</sup>, R. Pianet<sup>§</sup>, B. Planque<sup>††</sup>, and N. C. Stenseth<sup>††,‡‡</sup>

<sup>\*</sup>Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer and <sup>§</sup>Institut de Recherche pour le Développement, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéen et Tropical, Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète Cedex, France; <sup>†</sup>Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1066, Blindern, N-0316 Oslo, Norway; <sup>||</sup>Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 7625, Ecole Normale Supérieure, 46, Rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France; <sup>||</sup>Unité de Recherche GEODES 079 Centre, Institut de Recherche pour le Développement, Ile de France, 32, Avenue Henri Varagnat, 93142 Bondy Cedex, France; <sup>\*\*</sup>Secretariat of the Pacific Community, BP D5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia; <sup>††</sup>Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France; and <sup>‡‡</sup>Department of Coastal Zone Studies, Flødevigen Research Station, Institute of Marine Research, N 4817 His, Norway

Edited by Simon A. Levin, Princeton University, Princeton, NJ, and approved February 12, 2008 (received for review September 24, 2007)

The patterns of variations in fisheries time series are known to result from a complex combination of species and fisheries dynamics all coupled with environmental forcing (including climate, trophic interactions, etc.). Disentangling the relative effects of these factors has been a major goal of fisheries science for both conceptual and management reasons. By examining the variability of 169 tuna and billfish time series of catch and catch per unit effort (CPUE) throughout the Atlantic as well as their linkage to the North Atlantic Oscillation (NAO), we find that the importance of these factors differed according to the spatial scale. At the scale of the entire Atlantic the patterns of variations are primarily spatially structured, whereas at a more regional scale the patterns of variations were primarily related to the fishing gear. Furthermore, the NAO appeared to also structure the patterns of variations of tuna time series, especially over the North Atlantic. We conclude that the patterns of variations in fisheries time series of tuna and billfish only poorly reflect the underlying dynamics of these fish populations; they appear to be shaped by several successive embedded processes, each interacting with each other. Our results emphasize the necessity for scientific data when investigating the population dynamics of large pelagic fishes, because CPUE fluctuations are not directly attributable to change in species' abundance.

Atlantic tuna | North Atlantic Oscillation | time-series analysis

Fish stocks are highly variable in size at most time scales (i.e., from the short-term to the long-term) (1, 2). Understanding the underlying mechanisms of such variations has been of focal interest during the past century (3) for both conceptual and management perspectives. On one hand we now know that fish populations are affected by a broad spectrum of environmental factors, be it biotic or abiotic. However, on the other hand it is now widely accepted that fishing activity cannot be reduced to a simple removal of individuals, because such removals profoundly modify the population demography and structure and alter species and trophic interactions (4–8).

Time series of commercial catch contain (as is generally the case for most ecological time series) noisy and mixed information on the respective effects of climate variability, environmental forcing, population dynamics, and exploitation. Disentangling the relative effects of the many factors affecting the dynamics of populations has been considered to be the ultimate target of fisheries science. Recent work, however, has demonstrated that such effects are not simply additive, but rather do interact (9–12). Analyzing the patterns of variations of different fish species, in contrasting environments and subject to a variety of fishing pressures, is, thus, expected to shed light on the relative effects of these factors and/or the way they interact.

As part of this study we have examined an original and extensive data set of 169 time series, composed with 75 catch per unit effort (CPUE) and 94 catch time series of tuna and billfish

species from the Atlantic Ocean. These large pelagic top predators inhabit the open ocean, and their population dynamics are affected by climatic factors (4, 13, 14). Tropical and temperate Atlantic tuna and billfish display different exploitation history but also different geographic locations (15) and contrasting life history traits (16), all of which constitute an appropriate case study for comparative purposes.

Because nonlinearity and nonstationarity in ecological time series are the rule rather the exception (17–20) we have applied wavelet analysis, a time–frequency decomposition that is especially powerful for analyzing nonstationary, aperiodic, and noisy signals (21). Using this approach enabled us to describe the variability of the time series on a time–frequency plane, the wavelet spectra, but also to investigate in time and frequency the local covariance and linear correlation between the fisheries time series and the North Atlantic Oscillation (NAO), obtained by bivariate wavelet analyses. Then, quantifying the similarity between time–frequency patterns enabled us to classify these results using hierarchical clustering, to evaluate the impact of four key factors (i.e., species, fishing gear, geographical location, and NAO) on the variability of the Atlantic tuna and billfish fisheries time series.

Our results are twofold. First we show that neither catch nor CPUE data are simply linked to the underlying fluctuations of tuna and billfish abundance. Second, we show that the variability of the fisheries time series is the result of several successive embedded processes acting like filters (22) that modify the real ecological variations at different spatial and temporal scales. On this basis we conclude that research on Atlantic large pelagics requires the availability of scientific data tracking the population dynamics of the species under study and an understanding of how environmental variability modulates the ecological dynamics.

## Results

**Patterns of Variation Among the Fisheries Time Series.** We first applied the wavelet analysis on each CPUE time series. The wavelet spectra displayed the variability of the time series in time and frequency domains, enabling us to characterize the changes of frequency through time. To ensure comparable and relevant results, the time series were analyzed on the same time period and on the same range of frequencies. These patterns of

Author contributions: T.R., J.-M.F., F.M., B.C., and N.C.S. designed research; T.R., J.-M.F., F.M., B.C., K.B., R.P., and B.P. performed research; T.R. and B.C. analyzed data; and T.R., J.-M.F., F.M., B.C., K.B., R.P., B.P., and N.C.S. wrote the paper.

The authors declare no conflict of interest.

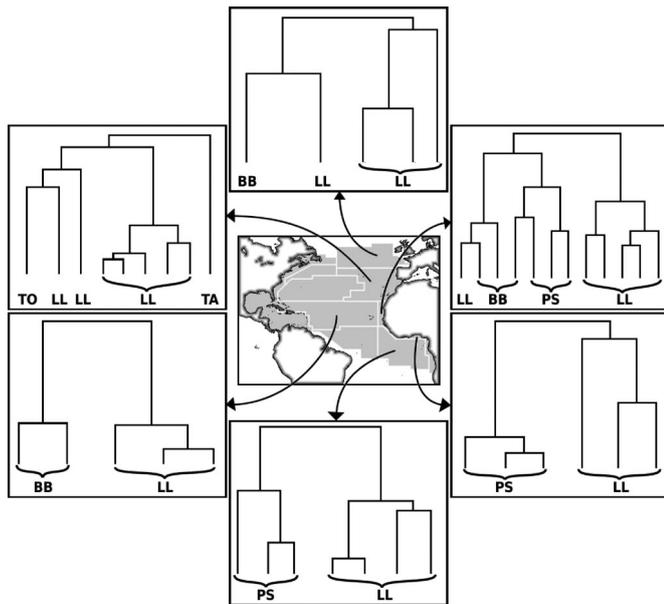
This article is a PNAS Direct Submission.

<sup>†</sup>To whom correspondence may be addressed. E-mail: jean.marc.fromentin@ifremer.fr or n.c.stenseth@bio.uio.no.

This article contains supporting information online at [www.pnas.org/cgi/content/full/0709034105/DCSupplemental](http://www.pnas.org/cgi/content/full/0709034105/DCSupplemental).

© 2008 by The National Academy of Sciences of the USA





**Fig. 3.** Clusters trees of wavelet spectra in the provinces that displayed several gears. The cluster trees were obtained by using the dissimilarity matrix constructed with the wavelet spectra of the CPUE time series, on which flexible clustering was applied. LL, longline; BB, baitboats; PS, purse seine; TA, trap; TO, troll.

rable fluctuations during the 1990s. The last group, which included the three purse seine spectra and the yellowfin spectrum from baitboats, were mostly characterized by high-frequency fluctuations during the 1980s.

The same “gear effect” was found in all provinces that displayed a sufficient number of time series required for the analysis (Fig. 3). The longliners were in general clearly separated from the other gears, even if they were more numerous and concerned species with very different life history traits. Whereas baitboat and purse seiner fleets also formed distinct groups no grouping was found according to any of the species, the same species being separated by gears. These results indicated that, at the province scale, the patterns of variation of the CPUE time series were more related to the type of fishing gear than to the species. In other words, the CPUE of different species fished with the same gear displayed more common fluctuations than the CPUE of a given species fished with different gears.

**Influence of the Climate.** Using bivariate wavelet analyses allowed us to investigate the patterns of covariation between the NAO and the CPUE time series, by identifying time periods with common frequencies between the different signals (see *Materials and Methods*). As previously, we compared the bivariate spectra to each other and grouped them according to the similarity of their time–frequency patterns.

These results confirmed the previously found spatial pattern, as the classification mainly separated the northern and southern provinces (Figs. S2 and S3). Computing the mean dissimilarity by main factor showed that the common time–frequency patterns between the NAO and the CPUE time series were further found more similar within provinces than within species or gears. This demonstrates that the NAO and the CPUE time series displayed linkages that involved different frequencies and time periods in the different geographical areas. This result was confirmed by the individual inspection of the bivariate spectra that revealed numerous consistent patterns of covariation between the NAO and the CPUE time series in the northern provinces, whereas in the southern ones they were often weak and poorly consistent.

These results demonstrate that the NAO seems, thus, to structure the patterns of variations of the CPUE time series over the North Atlantic at a larger scale than the province.

**Comparison with the Catch Data Set.** We redid all of the analyses using the catch data to check the previous results. Even if the wavelet spectra computed on catch time series were different from those computed on CPUE time series, we found the same qualitative results. Considering the whole Atlantic, the patterns of variations between catch time series were more similar within provinces than within species or gears, whereas at the province scale the gears had the most important effect. The analyses of the catch data set thus strongly supported the above findings and indicated that these results were not simply linked to the intrinsic properties of the CPUE time series.

## Discussion

Our analysis demonstrates that the catch and CPUE time series of tuna and billfish can hardly reflect the underlying population dynamics. This is because of complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation, whose effects are expressed differently according to the spatial scale considered. We highlight here that the observed variability of the fisheries time series (both CPUE and catch data) is the result of several embedded processes that shape, at different spatial and temporal scales, the observed fluctuations.

At the province scale, the variability of the time series was importantly affected by the type of fishing gear. This indicated that differences in catchability (i.e., the probability to catch a fish by a unit of effort of a given boat) and fishing strategies have a major influence on the fluctuations observed (4). At the inter-province scale, the results counterintuitively revealed that the variability of the time series was more related to the province than to the species. Indeed, this result may be partly explained by the confounded province and species effects; the larger the spatial extent of a species, the more different the fluctuations of the fisheries time series. However, this also suggest that the different environmental profiles displayed by the Longhurst provinces (24) can consistently interact with the catchability of gears and the ecology of species, through biological processes, and thus affect the variability of the fisheries time series.

Considering the results at the oceanic scale further demonstrates that the variability of the fisheries time series was affected at a even higher scale, with the fluctuations of the fisheries time series being significantly more similar in the southern than in the northern provinces. This large-scale effect was also supported by the relationships found between the NAO and the fisheries time series, because stronger and more consistent links were found in the northern provinces than in the southern ones. Past studies already advocated for a potential impact of the NAO or sea surface temperature on local time series of bluefin tuna or albacore (14, 25, 26). In this study we have shown that the NAO may affect many fisheries time series of Atlantic tuna and billfish species, but we also demonstrate that its effect is strongly spatially structured, complying with the stronger impacts of the NAO in the North Atlantic than in the South Atlantic (27, 28).

Our results stress the key role of the spatial scales when analyzing fisheries data (catch and CPUE) (1, 8, 29). The patterns of variations in CPUE and catch time series are complex because they exhibited, at different spatial scales, different facets of the interplays among the environment, the fishing strategies, and the population dynamics. Consequently, CPUE or catch time series cannot reflect accurately annual stock trends. The standardization of such series can further hardly help because these different effects are not simply additive but interactive. Our results thus confirm that aggregating CPUE over the whole oceanic basin can strongly blur most of the signature of the underlying processes that shape the fluctuations (30). According



and gears did not display all species. This led to an unbalanced data set that has constrained the methodological approach.

Nine tropical and temperate tuna and billfish species were finally retained (Table S1). Skipjack, yellowfin, and bigeye constitute the bulk of the catches of tropical tuna (15) whereas the billfishes (i.e., white marlin, blue marlin, and sailfish) are generally bycatch of these tropical fisheries and, as a result, are of interest because they are affected differently by changes in fishing strategy and techniques (45). Albacore and swordfish are considered as subtropical species, but they are also common in temperate waters whereas bluefin tuna is the only strict temperate tuna (16).

If populations experience (and often respond to) their environment locally, large-scale climate indices seem to be better predictors of ecological processes than local environmental variables because local climate often fails to capture complex associations between weather and ecological process (46). For this reason, and because the North Atlantic Oscillation (NAO) governs the pattern and strength of wind, temperature, and precipitation over the whole North Atlantic, northeast American, and western European coasts, we chose to investigate potential relationships between Atlantic tuna and climate using the winter NAO index (27).

**The Wavelet Analysis.** Analyzing the frequency composition of time series is classically achieved by using the Fourier decomposition of time series. However, it requires the second-order stationarity of the time series, and it is further not able to characterize changes in frequency through time, as is often the case in ecological or environmental time series (19, 20). The wavelets methodology is thus highly suited for such signals because it enables us to describe the variability of a time series in both time and frequency domains and to cope with aperiodic components, noise, and transient dynamics (21, 47, 48).

The wavelet transform is based on the convolution product between the time series and mathematical functions that are dilated/translated onto the

signal. We used the Morlet wavelet, a continuous and complex wavelet adapted to wavelike signals, which allows us to extract time-dependent amplitude and whose scales are related to frequencies in a simple way (49, 50). The relative importance of frequencies for each time step may be represented in the time–frequency plane to form the wavelet power spectrum on a 2D plot (see *SI Text*). The wavelet analysis may be extended to bivariate cases, to analyze patterns of covariation between two signals. We compared the fisheries time series and the NAO using the wavelet cross-spectrum and the wavelet coherency, which identify the transient covariance and the transient linear correlation between the two signals, respectively (see *SI Text*).

**Analyzing Large Data Sets of Wavelet Spectra.** We have computed 169 wavelet spectra that describe the time–frequency pattern of each CPUE or catch time series. To compare all these patterns of variations, we calculated the dissimilarities among all of the wavelet spectra using a method based on the maximum correlation analysis (23). Doing so, we generated two dissimilarity matrices (one for the CPUE and one for the catch time series) on which the cluster analysis was finally performed. We applied the same methodological approach to compare all of the cross-spectra and cross-coherency obtained between each tuna time series and the NAO. The relative importance of each factor (i.e., province or space, gear, and species) was then analyzed through the cluster tree (see *SI Text*).

All of the computations were done by using R version 2.4 (ref. 51; www.R-project.org) on the basis of the wavelet libraries developed by B.C. and M. Chavez.

**ACKNOWLEDGMENTS.** We are grateful to the secretariat of the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas and Papa Kébé for providing some catch and CPUE statistics. Financial support from Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer and the University of Oslo through the Marie Curie training site (Ph.D. fellowship for T.R.) made the analyses possible. This study is part of the WP 6 of the NeO Eur-Oceans.

- Cushing DH, Dickson RR (1976) The biological response in the sea to climatic changes. *Adv Mar Biol* 14:1–122.
- Ravier C, Fromentin JM (2001) Long-term fluctuations in the eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. *ICES J Mar Sci* 58:1299–1317.
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer* 20:1–227.
- Lehodey P, Bertignac M, Hampton J, Lewis A, Picaud J (1997) El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature* 389:715–718.
- Planque B, Frédou T (1999) Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can J Fish Aquat Sci* 56:2069–2077.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912–1915.
- Jennings S, Kaiser M (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv Mar Biol* 34:201–352.
- Hilborn R, Walters CJ (1992) *Quantitative Fisheries Stock Assessment* (Chapman & Hall, New York).
- Bjørnstad ON, Grenfell BT (2001) Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science* 293:638–643.
- Stenseth NC, et al. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Planque B, et al. (2008) How does fishing alter marine populations and ecosystems' sensitivity to climate? *J Mar Sys*, in press.
- Perry RI, et al. (2008) Sensitivity of marine systems to climate change and fishing: Concepts, issues and management responses. *J Mar Sys*, in press.
- Polovina J (1996) Decadal variation in the trans-Pacific migration of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) coherent with climate-induced change in prey abundance. *Fish Oceanogr* 5:114–119.
- Ravier C, Fromentin JM (2004) Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? *Fish Oceanogr* 13:145–160.
- Fonteneau A (1997) *Atlas of the Tropical Tuna Fisheries. Worldwide Catch and Environment* (Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, Paris) (in French).
- Fromentin JM, Fonteneau A (2001) Fishing effects and life history traits: A case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fish Res* 53:133–150.
- Stenseth NC, et al. (1998) From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:15430–15435.
- Grenfell BT, et al. (1998) Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394:674–677.
- Hsieh CH, Glaser SM, Lucas AJ, Sugihara G (2005) Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature* 435:336–340.
- Cazelles B, Hales S (2006) Infectious diseases, climate influences, and nonstationarity. *PLoS Med* 3:1212–1213.
- Daubechies I (1992) *Ten Lectures on Wavelets* (Soc for Indust and Appl Math, Philadelphia).
- Laakso J, Kaitala V, Ranta E (2001) How does environmental variation translate into biological processes? *Oikos* 92:119–122.
- Rouyer T, Fromentin JM, Stenseth NC, Cazelles B (2008) Analysing multiple time series and extending significance testing in wavelet analysis. *Mar Ecol Prog Ser*, in press.
- Longhurst AR (1998) *Ecological Geography of the Sea*, ed Longhurst A (Academic, London).
- Marsac F (1999) Hydroclimatic changes observed in the Atlantic since the 1950s and possible impacts on some tuna stocks and their exploitation. *Collect Vol Sci Papers ICCAT* 49:346–370 (in French).
- Bard F (2001) Extension of geographical and vertical habitat of albacore (*Thunnus alalunga*) in the North Atlantic. Possible consequences on true rate of exploitation of this stock. *Collect Vol Sci Papers ICCAT* 52:1447–1456.
- Hurrell JW (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science* 269:676–679.
- Stenseth NC, et al. (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: The North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and Beyond. *Proc R Soc London Ser B* 270:2087–2096.
- Bjørnstad ON, Nisbet RM, Fromentin JM (2004) Trends and cohort resonant effects in age-structured populations. *J Anim Ecol* 73:1157–1167.
- Myers RM, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280–283.
- Walters C (2003) Folly and fantasy in the analysis of spatial catch rate data. *Can J Fish Aquat Sci* 60:1433–1436.
- Hampton J, Sibert JR, Kleiber P, Maunder MN, Harley SH (2005) Decline of Pacific tuna populations exaggerated? *Nature* 434:E1–E2.
- Maunder MN, et al. (2006) Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *ICES J Mar Sci* 63:1373–1385.
- Polacheck T (2006) Tuna longline catch rates in the Indian Ocean: Did industrial fishing result in a 90% rapid decline in the abundance of large predatory species? *Mar Policy* 30:470–482.
- Sibert JS, Hampton J, Kleiber P, Maunder M (2006) Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *Science* 314:1773–1776.
- International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (2006) *Report of the Standing Committee on Research and Statistics* (Biennial Report, International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Madrid), Vol 2.
- Cotter A, et al. (2004) Are stock assessment methods too complicated? *Fish Fisheries* 3:235–254.
- Worm B, et al. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787–790.
- Gurney WSC, Nisbet RM (1985) Fluctuation periodicity, generation separation, and the expression of larval competition. *Theor Popul Biol* 28:150–180.
- Fromentin JM, Gjosaeter J, Bjørnstad ON, Stenseth NC (2000) Biological processes and environmental factors regulating the dynamics of the Norwegian Skagerrak cod populations since 1919. *ICES J Mar Sci* 57:330–338.
- Petchey OL, Gonzalez A, Wilson HB (1997) Effects on population persistence: The interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc R Soc London Ser B* 264:1841–1847.

42. Ripa J, Ranta E (2007) Biological filtering of correlated environments: Towards a generalised Moran theorem. *Oikos* 116:783–792.
43. Royer F, Fromentin JM (2007) Environmental noise in spawning areas: The case of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Fish Oceanogr* 16:202–206.
44. Block BA, et al. (2005) Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434:1121–1127.
45. Serafy JE, Diaz GA, Prince ED, Orbesen ES, Legault CM (2004) Atlantic blue marlin, *Makaira nigricans*, and white marlin, *Tetrapterus albidus*, bycatch of the Japanese Pelagic Longline Fishery, 1960–2000. *Mar Fish Rev* 66:9–20.
46. Hallett TB, et al. (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430:71–75.
47. Lau KM, Weng H (1995) Climate signal detection using wavelet transform: How to make a time series sing. *Bull Am Meteorol Soc* 76:2391–2402.
48. Torrence C, Compo GP (1998) A practical guide to wavelet analysis. *Bull Am Meteorol Soc* 79:61–78.
49. Cazelles B, et al. (2008) Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia*, 10.1007/s00442-008-0993-2.
50. Ménard F, Marsac F, Bellier E, Cazelles B (2007) Climatic oscillations and tuna catch rates in the Indian Ocean: A wavelet approach to time series analysis. *Fish Oceanogr* 16:95–104.
51. R Development Core Team (2007) *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R Foundation for Statistical Computing, Vienna).

# Supporting Information

Rouyer et al. 10.1073/pnas.0709034105

## Supporting Text

**Catch and CPUE Time Series.** We firstly extracted time series of CPUE and catch from various institutional data sets (mostly from the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas secretariat, see below), using expert knowledge. Japanese longliners time series were extracted from the ICCAT task I detailed statistics ([www.iccat.int/](http://www.iccat.int/)). The time series from tropical species mostly come from baitboat and purse seiner fleets from France, Ivory Coast and Senegal. During the period 1969–1991, the catches of these three countries were combined under the acronym “FIS” because they operated with the same crews and in the same areas (1). These data, which were collected by the Institut pour la Recherche et le Développement (IRD) since the late 1960s are also available at ICCAT secretariat, but we here used spatially disaggregated information. The other time series (i.e., for albacore and bluefin tuna, as well as for bigeye tuna) were also extracted from ICCAT task I detailed statistics and mostly concern various fleets and gears from the Mediterranean and Northeast Atlantic.

Longliners catches and effort (in number of hooks) were available on a  $5 \times 5^\circ$  grid and the FIS data were available on a  $1 \times 1^\circ$  grid. For the FIS fleets (baitboats and purse-seine) and the Japanese longliners, the CPUE time series were calculated as described by Walters (2), using the spatiotemporal disaggregated data. For each species and each province, tables with a row for each year and a column for each cell were filled with catch ratios (catch/effort). The CPUE was then calculated as the yearly spatial average catch rate over those cells that were fished during the whole period. The effort of FIS purse seiners and baitboats changed importantly from the late 1980s to the 1990s, due to the apparition of Fishing Aggregative Devices (FADs). However the apparition of FADs was not sufficiently documented before 1991 and thus caused important problems of homogeneity. To cope with this, we derived an index based on the carrying capacity of each boat, a metric proportional to the maximum catch that a boat can do in one trip. The carrying capacity of each boat has been multiplied by the duration of each fishing trip. The total carrying capacity was then calculated by year. As this yearly index of total carrying capacity was not spatialized, we used the amount of total initial effort in each year for each spatial cell to allocate it within each province. The other CPUE time series have been collected from the ICCAT detailed stock assessment reports. Note that the CPUE are not fully homogeneous, because a majority of time series are nominal CPUE, while five are standardized CPUE time series. We used yearly time series to work with an homogenous data set and, in addition, to avoid the problems related to the seasonality of catches.

**The NAO.** The winter NAO index is calculated by the difference in normalized sea level pressures between Lisbon (Portugal) and Reykjavik (Iceland) over the winter season and is available at <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>.

**The Wavelet Analysis.** The wavelet transform is based on the convolution product between the time series and a mathematical function called “daughter wavelet.” These daughter wavelets are dilated/translated versions of a previously chosen mother wavelet. For a given set of parameters  $a$  (scale parameter related to frequency) and  $\tau$  (translation parameter related to time position), wavelet functions are defined as:

$$\psi_{a,\tau}(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \psi\left(\frac{t-\tau}{a}\right)$$

The Morlet wavelet used in the study is a continuous and complex wavelet adapted to wavelike signals that allows to extract time-dependent amplitude, and whose scales are related to frequencies in a simple way. It is defined as:

$$\psi(t) = \pi^{1/4} e^{-i2\pi f_0 t} e^{-1/2(t^2)}$$

The wavelet transform is then defined as a convolution integral of the time series with the wavelet function:

$$W_x(a, \tau) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int x(t) \psi^*\left(\frac{t-\tau}{a}\right) dt = \int x(t) \Psi^*(a, \tau) dt$$

Where  $*$  indicates complex conjugate.

Following classical spectral approaches, the relative importance of frequencies for each time step can be represented in the time/frequency plane to form the wavelet power spectrum,  $S_x(a, \tau)$ :

$$S_x(a, \tau) = |W_x(a, \tau)|^2.$$

The usual representation of the wavelet power spectrum is a 2D plot of  $S_x(a, \tau)$  versus  $a$  and  $\tau$ .

The wavelet analysis can be extended to bivariate cases to compare transient covariance and linear correlation. First, the cross-spectrum that quantifies the local covariance of two time series is computed as:

$$W_{x,y}(f, \tau) = W_x(f, \tau) W_y(f, \tau).$$

Then the wavelet coherency, that gives an estimate of the local linear correlation between the two time series, is calculated. As for the coherence in Fourier analysis, the wavelet coherency uses smoothing in both time and frequency domain. Convolution smoothing with a constant-length window was used here. The wavelet coherency is defined as:

$$R_{x,y}(f, \tau) = \frac{|\langle W_{x,y}(f, \tau) \rangle|^2}{|\langle W_x(f, \tau) \rangle|^2 |\langle W_y(f, \tau) \rangle|^2}$$

with  $\langle \rangle$  indicating smoothing over time and scales.

All of the analyses have been applied on untransformed data and the scales range was set from 2 years up to the third of the length of the time series.

**Comparing Time–Frequency Patterns.** To compare the time–frequency patterns displayed by the wavelet spectra, we applied a method based on the Maximum Covariance Analysis (MCA). It was historically called “Singular Value Decomposition” (3) and it has been widely used in meteorology to compare spatio-temporal fields (4, 5). It relies on a singular value decomposition (which here designs the solution of the matrix problem) performed on the covariance matrix between two wavelet spectra. The first axis of the MCA thus corresponds to the largest fraction of the covariance between the two wavelet spectra (for more details on MCA, see refs. 6 and 7). The covariance matrix  $R_{i,j}$  is first calculated between each pair of wavelet spectra  $W_i$  and  $W_j$ :

$$R_{i,j} = W_i W_j^A$$

And then the singular value decomposition is applied on  $R_{i,j}$ :

$$R_{i,j} = U\Gamma V^t$$

The columns of  $U$  are orthogonal and contain the singular vectors for  $W_i$ , the rows of  $V^t$  are also orthogonal and contains the singular vectors for  $W_j$ .  $\gamma$  is a diagonal matrix whose diagonal elements are the singular values, they are disposed in decreasing order of magnitude and they are proportional to the squared covariance accounted for each axis. The singular value decomposition finds an orthonormal basis for each spectrum, determined by their respective singular vectors, that maximize their mutual covariance.  $\gamma$  has only  $K \leq \text{Min}(\text{Dim}(W_i), \text{Dim}(W_j))$  non-zero singular values and each one is associated to a pair of singular vectors (frequency patterns), that are respectively associated with each spectrum.

The leading patterns show how respective frequency patterns evolve in time, and are obtained by simply projecting each wavelet spectrum onto its respective singular vectors.  $L_i^k(t)$  and  $L_j^k(t)$  that are respectively the  $k$ th leading patterns for  $W_i$  and  $W_j$ , are computed as follows :

$$L_i^k(t) = \sum_{f=1}^{f=F} U^k \times W_i(f, t)$$

$$L_j^k(t) = \sum_{f=1}^{f=F} V^k \times W_j(f, t)$$

with  $F$  the maximum frequency common to both spectra.

The distance between two wavelet spectra was measured by comparing the leading patterns and the singular vectors obtained by the MCA over a given number of axes (that correspond to a

fixed percentage of the total covariance). As the relationships between the two singular vectors and between the two leading patterns were not linear, they could not be compared using a simple correlation and we computed the following distance measure adapted from Keogh and Pazzani (8).

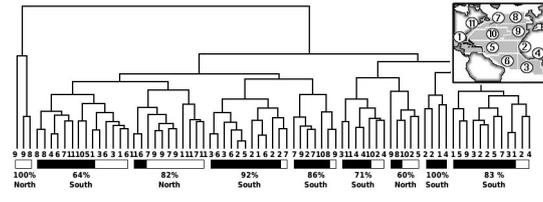
$$D(A, B) = \sum_{i=1}^{n-1} \text{atan}(|(A_i - B_i) - (A_{i+1} - B_{i+1})|)$$

with  $n$  the length of the vectors. This metric measures the angle between each pair of segments of the vectors  $A$  and  $B$ , two parallel vectors leading thus to a null distance. The distance was then computed as the weighted mean of the distance for each of the  $k$  pairs of singular vectors and leading patterns retained (the weights being equal to the amount of covariance explained by each axis). For the comparison of the wavelet spectra  $i$  and  $j$ , we compute the distance  $DT_{(i,j)}$  according to the following formula:

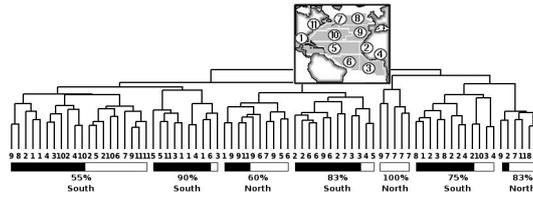
$$DT_{(i,j)} = \frac{\sum_{k=1}^{k=K} w_k \times (D(L_i^k, L_j^k) + D(U_i^k, V_j^k))}{\sum_{k=1}^{k=K} w_k}$$

with  $w_k$  the weights, set equal to the amount of covariance explained by each axis. The distances,  $DT_{(i,j)}$  were then used to fill a distance matrix, thus suitable for cluster analysis. The highest the amount of covariance retained the larger the number of axes retained, and a large number of axes will roughly make the procedure to take into account more detailed time-frequency features between the two spectra, we here used 99% of covariance.





**Fig. S2.** Cluster tree constructed on all of the wavelet spectra of the CPUE data set. The numbers represent the different provinces in the enclosed map. The cluster tree was cut at a sensible height to interpret the different groups. The percentages and the rectangles indicate the composition in northern/southern provinces for each identified group. Except in a few cases, the groups were rather clearly constituted by either northern or southern provinces.



**Fig. S3.** Cluster tree constructed on all of the coherency spectra obtained between the CPUE data set and the NAO. The numbers represent the different provinces in the enclosed map. The cluster tree was cut at a sensible height to interpret the different groups. The percentages and the rectangles indicate the composition in northern/southern provinces for each identified group. Except in a few cases, the groups were rather clearly constituted by either northern or southern provinces, and the two main groups mainly separate the northern from the southern provinces.



**Table S1. Common name, scientific name, and code used for the species**

Common name	Scientific name	Code
Albacore	<i>Thunnus alalunga</i>	ALB
Bigeye	<i>Thunnus obesus</i>	BET
Bluefin	<i>Thunnus thynnus</i>	BFT
Blue marlin	<i>Makaira nigricans</i>	BUM
Sailfish	<i>Istiophorus platypterus</i>	SAI
Skipjack	<i>Katsuwonus pelamis</i>	SKJ
Swordfish	<i>Xyphias gladius</i>	SWO
White marlin	<i>Tetrapterus albidus</i>	WHM
Yellowfin	<i>Thunnus albacares</i>	YFT

## **Manuscrit 3**

*ENVIRONMENTAL NOISE AFFECTS THE FLUCTUATIONS OF ATLANTIC  
LARGE PELAGICS*

Par :

Tristan Rouyer, Jean-Marc Fromentin et Nils Chr. Stenseth.

Soumis à :

*Progress in Oceanography*

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22

ENVIRONMENTAL NOISE AFFECTS THE FLUCTUATIONS OF ATLANTIC LARGE  
PELAGICS

Tristan Rouyer<sup>1,2</sup>, Jean-Marc Fromentin<sup>2</sup>, Nils Chr. Stenseth<sup>1,3</sup>.

*1: Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biology, University of Oslo, PO Box 1066  
Blindern, N-0316 Oslo, Norway*

*2: IFREMER - Centre de Recherche Halieutique Méditerranéen et Tropical, Avenue Jean Monnet - BP 171 - 34203 Sète  
cedex – France*

*3: Institute of Marine Research, Department of coastal zone studies, Flødevigen Research Station, N 4817 His, Norway*

23 ABSTRACT

24 Environmental variables affect many processes of fish biology and their fluctuations are thought to  
25 be one of the main factor for fish stocks variability. Recent work has shown that the variability of  
26 environmental variables in the frequency domain (i.e., the environmental noise) can interact with  
27 endogenous processes (e.g., density dependence) and affect the fluctuations of populations. In this  
28 study, we investigate whether the fluctuations of large pelagics time series are affected by  
29 environmental noise and whether life history traits of species modulate this response. By analysing  
30 several environmental variables and a large data-set of tuna and billfish catch per unit effort (cpue)  
31 time series from the Atlantic, we show that in environments dominated by long-term fluctuations  
32 (i.e., red noise) cpue time series were less variable and displayed smoother fluctuations.  
33 Furthermore, larger, slower-growing and later-maturing species were found to be more sensitive to  
34 changes of environmental noise than species with a shorter turn-over rate. Our results suggest that  
35 environmental noise interact with fish biology; understanding how it is integrated into biological  
36 processes and accounting for its effects would provide important insights to understand the effects  
37 of exploitation and environmental changes on fish stocks dynamics.

38

39 Key Words: environmental noise, Atlantic tuna, life-history traits, population variability

## 40 INTRODUCTION

41 Many environmental variables, particularly in marine environments, exhibit highly autocorrelated  
42 fluctuations that are well described by power law models; these variables are said to display  $1/f^\beta$   
43 noise (Steele, 1985; Vasseur and Yodzis, 2004). In this formulation, the scaling exponent ( $\beta$ )  
44 describes the relative importance of the different frequencies in the variance of the signal and it is  
45 usually estimated as the slope of the power spectrum in log-coordinates (Halley, 1996; Royer and  
46 Fromentin, 2007). The more negative the scaling exponent, the more important the low frequencies.  
47 Unlike for white noise in which the low- and high-frequencies have the same importance ( $\beta = 0$ ),  
48 the variance of marine environmental variables (e.g. sea surface temperature) is rather dominated by  
49 low-frequencies. Such signals are said to display “reddened spectra” with reference to visible light  
50 (Steele 1985). Such reddened spectra are not restricted to environmental variables. Using long-term  
51 ecological time series, including fisheries data, other studies exhibited an increase of population  
52 variability with census time, the so-called “more time more variation” effect, which also describes  
53 reddened spectra (Pimm and Redfearn, 1988; Cyr, 1997; Inchausti and Halley, 2002; Halley and  
54 Stergiou, 2005).

55

56 Importantly, red noise could enhance the probability of extinction of populations because of higher  
57 probability of consecutive adverse conditions (Lawton, 1988; Miramontes and Rohani, 1998;  
58 Lundberg et al., 2000; Akçakaya et al., 2003). However, this issue turned out into a more complex  
59 question as results on population extinction proved to depend upon complex interactions between  
60 environmental noise and endogenous processes, such as the strength of density dependence (Ripa  
61 and Lundberg, 1996, 2000; Morales, 1999; Jonzén et al., 2002; Lundberg and Ripa, 2002). Because  
62 marine environments generally display more reddened noise than terrestrial ones and because  
63 exploitation reduces the population size, modifies its demographic structure and can further alter

64 trophic interactions (e.g. Jennings and Kaiser, 1998; Vasseur and Yodzis 2004), exploited fish stocks  
65 can be particularly prone to be affected by environmental noise. Given its potential implications for  
66 management, conservation as well as for conceptual reasons, understanding if environmental noise  
67 can affect the fluctuations of fish stocks is of particular interest.

68

69 To address this issue, we investigated whether the fluctuations in long time series of large pelagic  
70 fish displayed different properties between marine environments characterized by contrasting  
71 environmental noises. In addition, since environmental noise interacts with endogenous processes  
72 and since the biological characteristics of species can affect the response to environmental noise  
73 (e.g., Petchey, 2000), we further aimed at investigating how life-history traits can modulate the  
74 response of species to environmental noise. In concrete terms, we confronted the statistical  
75 properties of 75 catch per unit effort (cpue) time series of 9 tunas and billfishes species, with those  
76 of 4 oceanographic variables in 11 Atlantic areas. Tuna and billfish are highly migratory species  
77 displaying a broad range of life histories and a large geographic repartition that thus constitute a  
78 well suited case study to investigate the effects of environmental noise on fish stock fluctuations.

79 MATERIALS AND METHODS

80

81 Atlantic Tuna and billfish time series

82 The data-set was obtained using long-term catch and effort spatially disaggregated data, from the  
83 International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT) and from the Institut  
84 pour la Recherche et le Développement (IRD). The time series of annual catch per unit effort (cpue)  
85 for each species were produced in a common and neutral spatial grid. To do so, we chose the  
86 Longhurst provinces which are based on the classification of the world oceans into biomes  
87 displaying homogeneous and specific environmental properties (Longhurst, 2001), as already did by  
88 Rouyer et al. (2008). We finally removed time series that were either too short, plagued with  
89 missing values or poorly informative (i.e., flat pattern), using the advices of experts on these  
90 fisheries.

91

92

93

94

95

96

97

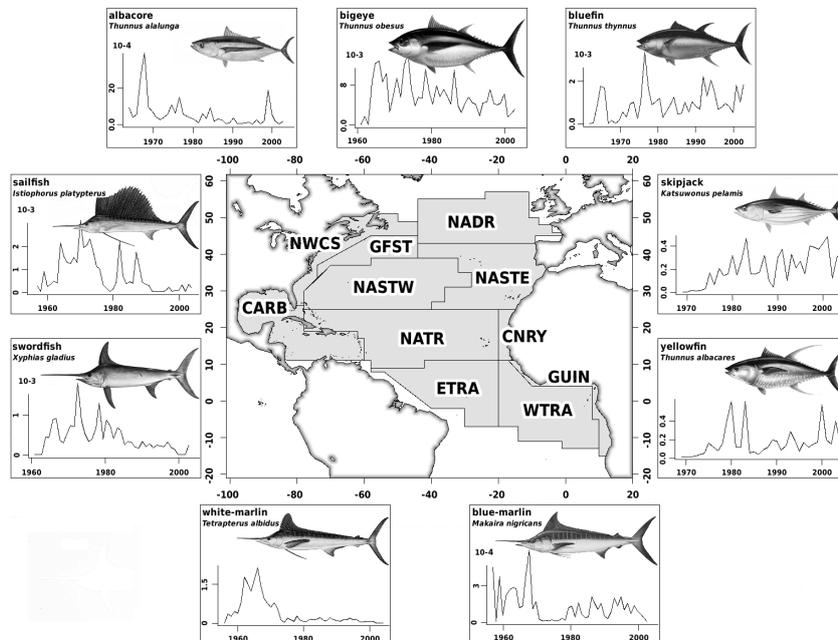
98

99

100

101

102



103 Figure 1: Geographical provinces used in this study (Longhurst Provinces) and some illustrative time series for the  
104 species studied. The dataset is constituted by 75 cpue time series of 9 different species from 11 different areas over the  
105 Atlantic (see the data section).

106

107 The final data-set was validated with 75 time series of 9 tuna and billfish species in 11 Longhurst  
108 provinces (Fig. 1). The most important source of catch data (i.e. 70% of the time series) came from  
109 Japanese longlines because they were amongst the oldest ones operating in the Atlantic and because  
110 their catches concern all the species throughout the whole Atlantic. They were available from 1956  
111 up to 2004. Other time series mostly come from European baitboat and purse seiner fleets and were  
112 mainly available over the 1969-2004 period. The length of the time series in the final data-set  
113 ranged between 22 and 49 years and displayed a mean length of 42 years (see Rouyer et al. 2008 for  
114 a more complete description of the data-set). Skipjack (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin (*Thunnus*  
115 *albacares*) and bigeye (*Thunnus obesus*) constitute the bulk of the catches of tropical tuna  
116 (Fonteneau, 1997) whereas the billfishes, i.e., white marlin (*Tetrapterus albidus*), blue marlin  
117 (*Makaira nigricans*) and sailfish (*Istiophorus platypterus*) are generally bycatch of these tropical  
118 fisheries and are, thus, of interest since they are affected differently by changes in fishing strategy  
119 and techniques (Serafy et al., 2004). Albacore (*Thunnus alalunga*) and swordfish (*Xyphias gladius*)  
120 are considered as sub-tropical species, but they are also common in temperate waters whereas  
121 bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) is the only strict temperate tuna (Fromentin and Fonteneau 2001).

122

### 123 **Environmental variables**

124 Various environmental factors are known to affect key biological and ecological processes of tuna  
125 and billfish populations (e.g., Lehodey, 1997; Royer et al., 2004; Prince and Goodyear, 2006). Many  
126 environmental variables might thus be relevant. Our final choice was directed by the spatio-  
127 temporal range and resolution as well as the occurrence of missing values while taking into account

128 for redundancy/correlation between variables.

129 The most studied geophysical variable, the sea surface temperature (SST) was retained as it  
130 influences numerous key parameters of fish biology, such as growth and distribution. We also  
131 retained the longitudinal (U) and latitudinal (V) wind stress components because of their impacts on  
132 local/regional oceanographic processes which may affect biological processes, especially  
133 recruitment success and distribution (e.g.; Bakun, 1996). Finally, sea surface salinity (SAL) was also  
134 retained as gradients of this hydrological variable is often associated with the distribution range, the  
135 abundance of larvae and the displacements of tuna species (e.g.; Lang et al., 1993; Lehodey et al.,  
136 1998; Maury et al., 2001).

137 We used in priority *in-situ* measurements being re-analysed and validated from various institutional  
138 data-sets (Fromentin et al., 2005) as outputs from models may alter the environmental signals (e.g.,  
139 smoothing high-frequencies). The SST was extracted from the NOAA Extended Reconstructed Sea  
140 Surface Temperature, which is reconstructed on the basis of the *in-situ* measurements from the  
141 ICOADS data-set coupled with improved statistical methods  
142 (<http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.ersst.html>). It consists in monthly time series defined on a  
143 2.0x2.0 degree global grid and whose temporal extent ranges from 1800 to 2005. The U and V wind  
144 velocity components came from the 40 years re-analysis (ERA40) provided by the European Centre  
145 for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF, [http://data.ecmwf.int/data/d/era40\\_mnth/](http://data.ecmwf.int/data/d/era40_mnth/)). This  
146 data-set is a re-analysis of observed data and consists in monthly time series defined in a 2.5x2.5  
147 degree global grid and whose temporal extent ranges from 09/1957 up to 08/2002. Finally, the SAL  
148 data was extracted from the University of Maryland Carton Global Ocean Analysis  
149 (<http://ingrid.cwb.gov.tw/SOURCES/.UMD/.Carton/.goa/.beta7/>). It is available on a 1x1 degree  
150 global grid, from 01/1950 up to 12/2001 on a monthly basis. For each environmental variable, the  
151 time series were extracted from each available pixel in each province.

152

### 153 **Life history traits**

154 To investigate how different life histories may modulate species responses to environmental noise,  
155 we retained three traits for each species. We used size-based rather than age-based traits because the  
156 former are more reliable and more easily available across species. We first retained the maximum  
157 length (Lm) as larger fishes have generally a longer life-span and more numerous age classes, that  
158 can affect the population fluctuations due to generation overlapping (Petchey, 2000; Fromentin and  
159 Fonteneau, 2001; Bjørnstad et al., 2004). To depict the size at maturity and the growth speed of  
160 species we retained the length at maturity (L50), defined as the length at which 50% of the  
161 individuals are mature, as well as the growth parameter from the von Bertalanffy curve (K).  
162 Together these three parameters give a general picture of the species generation time as larger, later-  
163 maturing and slower-growing species have, in general, a longer generation time than the smaller,  
164 earlier-maturing and faster growing ones. A PCA has been finally carried on the correlation matrix  
165 among the different life history traits to get an index that combines all traits (see Fromentin and  
166 Fonteneau 2001). The parameters estimates were mainly extracted from Fromentin and Fonteneau  
167 (2001) and from the ICCAT manual (2008), other references were extracted from the literature to  
168 complement the data-set (see Table 1).

169

	K	Lm (cm)	L50 (cm)
Albacore	0.22 (2)	120 (1)	90 (1)
Bigeye tuna	0.18 (2)	180 (1)	115 (1)
Bluefin tuna	0.09 (2)	295 (1)	115 (1)
Blue-marlin	0.15 (2)	300 (6)	256 (7)
Sailfish	0.15 (3)	255 (1)	130 (1)
Skipjack	0.32 (2)	75 (1)	45 (1)
Swordfish	0.19 (2)	290 (1)	175 (1)
White-marlin	0.08 (4)	260 (1)	130 (1)
Yellowfin tuna	0.27 (5)	170 (1)	105 (1)

170

171 Table 1: Growth parameter for the von Bertalanffy curve (K), size max (Lm) and size at maturity (L50) for  
172 the 9 tuna and billfish species. The number in brackets indicates the reference from the literature: (1)  
173 Fromentin and Fonteneau (2001), (2) ICCAT manual, (3) Freire et al. (1999), (4) Porch (2003), (5) Lessa and  
174 Duarte-Neto (2004), (6) Goodyear and Arocha (2001), (7) Arocha and Marciano (2006).

175

176 **METHODS**

177 **Colour of the environmental noise**

178 The “colour of noise” displayed by environmental time series is commonly estimated as the spectral  
179 exponent of a  $1/f^\beta$  model fitted to the power spectrum and in log-coordinates (Halley, 1996;  
180 Vasseur and Yodzis, 2004). As the spectral estimates display a high variance, we used the multitaper  
181 method that has been widely applied in geophysical signal analysis, including in analyses of  
182 atmospheric and oceanic data, to estimate in a more robust way the power spectra of the  
183 environmental time series (Thomson, 1982; Percival and Walden, 1993; Ghil and Vautard, 1991).  
184 This method attempts to reduce the variance of spectral estimates by using a small set of orthogonal  
185 tapers, which allows one to compute a set of independent estimates of the power spectrum.  
186 Averaging over these independent estimates yields a better and more stable estimate than do single  
187 taper methods (Thomson, 1990).

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

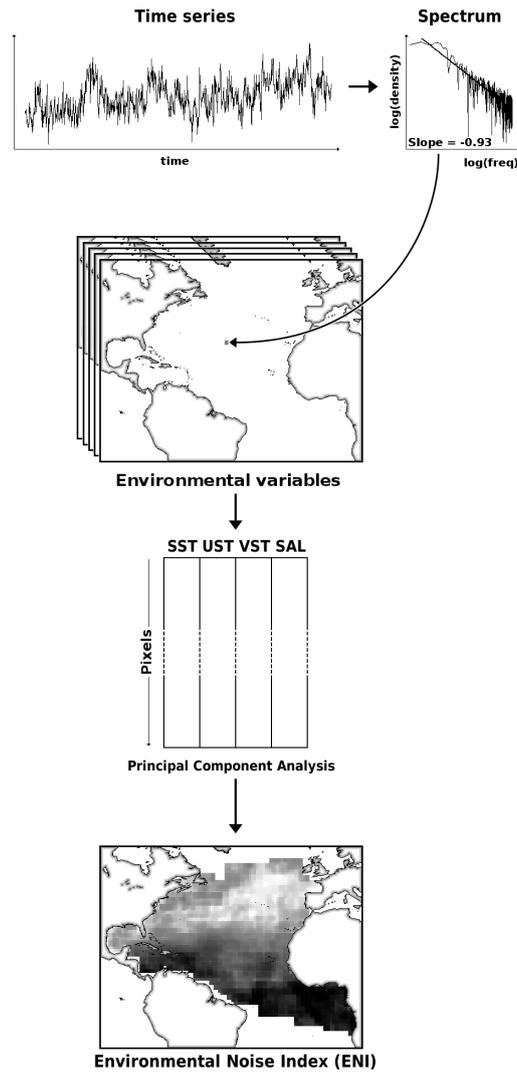
199

200

201

202

203



204 Figure 2: Methodological procedure used to construct the Environmental Noise Index (ENI). First the power spectrum  
 205 are computed on the time series extracted for each available pixel of each environmental variable. The scaling exponent  
 206 is then estimated and consigned in a large pixel \* variable table. A PCA is then performed on this table and the first  
 207 component is mapped and used as the ENI, that represents an index of environmental noise combining all of the 4  
 208 environmental variables.

209

210 For each variable we first extracted the time series for each available pixel and computed its power  
 211 spectrum. We then applied a robust regression method on the power spectrum in log-coordinates to  
 212 estimate the scaling exponent. We obtained an estimate of the scaling exponent for each pixel of

213 each environmental variable. Doing so, we produced four Atlantic maps (one for each variables, see  
214 Fig. 2). A Principal Component Analysis (PCA) was then applied on a table of scaling exponents  
215 (pixels \* environmental variables) using a correlation matrix to combine the four environmental  
216 variables into one environmental signal (Fig. 2). Multivariate approaches, such as the PCA, are  
217 largely used for studying the spatial variability and the combined effect of geophysical variables  
218 (e.g., McFarlane et al., 2000; Pedraza and Ochoa, 2006). The PCA finds an orthogonal set of axes  
219 and the first one, uncorrelated to the others, is a linear combination of the different variables that  
220 maximizes the variance of the data-set. Investigating the correlation circle allowed us to check for  
221 the non-redundancy of variables, while the projection of the data-set onto the first axis produced an  
222 overall measure of environmental noise as a linear combination of the four environmental variables.  
223 The broken-stick model (Frontier, 1976) was finally used to assess the significance of the first axis.  
224 As the fisheries time series were available at lower spatial resolution we then averaged the estimates  
225 of the scaling exponents for each variable (including the first axis of the PCA) over each province  
226 using bootstrap estimates to account for the different size of the provinces.

227

### 228 **Statistical properties of the cpue time series**

229 We selected the three following properties to describe different relevant aspects of the cpue  
230 fluctuations and to study the effects of environmental noise.

#### 231 Variance in the time domain: the population variability

232 The variance of population abundance in the time domain depicts the average magnitude of the  
233 fluctuations and is usually quantified through the coefficient of variation (CV). However, the CV  
234 that is unit-free and independent of the mean can be biased by rare events and non-Gaussian  
235 distributions. As fisheries time series are often plagued with zero counts and often display non-  
236 Gaussian distributions, we used the population variability (PV) metric proposed by Heath (2006).

237 This approach that quantifies the variability as the percent difference between all combinations of  
238 the observed variable (here cpue) is less sensitive to rare events and tailed variables than the CV  
239 (Heath, 2006).

#### 240 Detection of density dependence: the Partial Rate Correlation Function

241 The strength of density dependent processes has been shown to interact with environmental noise  
242 (e.g., Petchey et al., 1997; Cuddington and Yodzis, 1999). Following Berryman and Turchin, (2001),  
243 we thus performed the Partial Rate Correlation Function (PRCF) at lag one to quantify the strength  
244 of direct density dependence in fisheries time series.

#### 245 Variance in the frequency domain: the scaling exponent

246 The colour of noise or the scaling exponent (BETA) of each fisheries time series was also estimated  
247 to quantify their variance in the frequency domain. However, estimating the scaling exponent of  
248 fisheries time series can hardly be applied using a simple spectral analysis because these time series  
249 are often too short to get a reliable estimate of the power spectrum. Therefore, we used the multiple  
250 segmenting method proposed by Miramontes and Rohani (2002) which is more robust. This method  
251 splits the time series into small segments and computes the spectral exponent on each of these  
252 pseudo-replicates. An accurate estimate for the spectral exponent of the whole time series is then  
253 obtained from the relationship between the segment length and the spectral exponent estimates (for  
254 details see Miramontes and Rohani, 2002).

255

#### 256 **Effects of life history traits**

257 We investigated whether the relationships between each of the statistics and environmental noise  
258 were related to the life history traits of species. To do so, we first estimated for each species the  
259 slope of the linear regression between the three statistics (PRCF, BETA and PV) and the  
260 environmental noise of each environmental variable, using resampling techniques (jackknife and

261 bootstrap). This indeed allowed us to dampen the effects of outliers on the slopes and to compensate  
262 for the different number of time series available for each species. We then plotted the slopes  
263 obtained for each species against their life history parameters to investigate the potential interactions  
264 between life history traits and environmental noise.

265

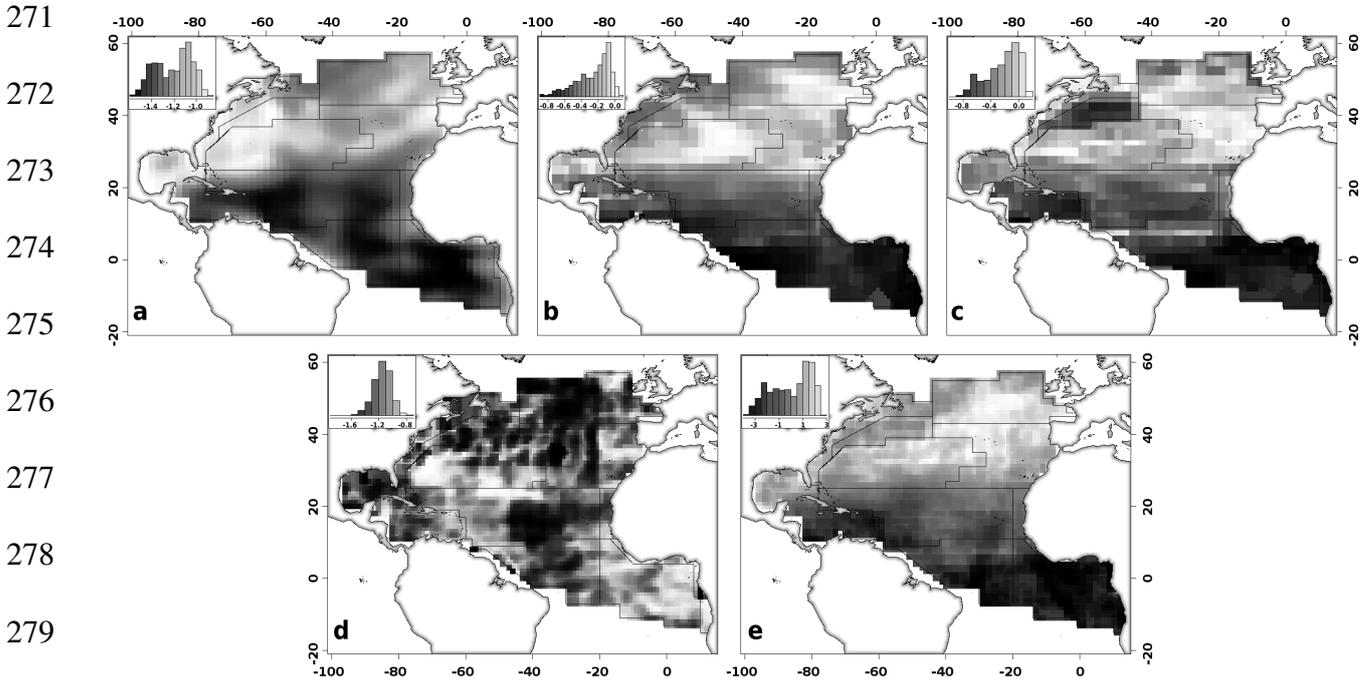
266

267 All the computations were done using R version 2.6.1 (R Development Core Team (2007).

268 <http://www.R-project.org>).

269 **RESULTS**

270 **Environmental noise over the Atlantic**



280

281

282 Figure 3: Maps a, b, c and d present the scaling exponent computed on each available pixel of the 4 different variables  
283 (respectively SST, UST, VST and SAL). Map e presents the ENI, obtained as the first component of a PCA performed  
284 on the scaling exponent estimated on the 4 environmental variables (see methods). For all maps, and as indicated by the  
285 histogram of the scaling exponents in the top left of each map, the darker the pixel the more important the low  
286 frequencies in the time series.

287

288 All the 5 maps displayed large homogeneous areas of lower/greater values, indicating that the  
289 environmental noise was not randomly distributed over the Atlantic and thus enabled to identify  
290 areas with different stochastic properties. For instance, the tropical and subtropical areas (below  
291 20°N) are dominated by low frequency fluctuations for both the SST and wind stress while the  
292 temperate areas displayed more balanced (more white) environmental signals (Fig. 3a to 3c). The  
293 salinity exhibited a different spatial pattern as the areas dominated by low frequencies were mostly

294 located in the northeast and west equatorial Atlantic (Fig. 3d). The first component of the PCA that  
 295 explained 55% of the total variance among the four environmental variables was significant  
 296 according to the broken-stick model. Therefore, we used it as a measure of environmental noise that  
 297 integrates the different variables and we refer to it as the Environmental Noise Index (ENI). In  
 298 general, the southeastern areas were clearly more dominated by low frequencies than the  
 299 northeastern ones (Fig. 3e). As the Longhurst provinces displayed a fair homogeneity, we finally  
 300 averaged the estimated scaling exponents and the ENI over each province (Table 2) to enable for  
 301 comparisons with the statistical properties of the cpue time series.

302

303

Province	Acronym	SST	UST	VST	SAL	ENI
Carribean	CARB	-1.17	-0.21	-0.05	-1.36	0.39
Canary Coastal Province	CNRY	-1.22	-0.19	-0.07	-1.11	0.28
Eastern Tropical	ETRA	-1.68	-0.49	-0.54	-1.22	2.39
Gulf Stream	GFST	-1.07	-0.15	-0.03	-1.16	-1.09
Guinean current	GUIN	-1.30	-0.63	-0.62	-1.20	2.30
North Atlantic Drift	NADR	-1.22	-0.08	-0.01	-1.30	-1.65
North Atlantic Sub-Tropical Eastern	NASTE	-1.26	0.02	0.11	-1.34	-1.54
North Atlantic Sub-Tropical Western	NASTW	-1.07	0.02	0.12	-1.10	-1.31
North Atlantic Tropical	NATR	-1.53	-0.35	-0.52	-1.30	0.69
North West Coastal	NWCS	-1.13	-0.29	0.01	-1.24	-1.31
Western Tropical	WTRA	-1.54	-0.46	-0.52	-1.43	1.61

304

305 Table 2: Acronym of the Longhurst Provinces and average scaling exponent for the different environmental variables  
 306 and the ENI.

307

### 308 **Relationships between environmental noise and statistics**

309 To investigate the relationship between environmental noise and the three statistics computed on the  
 310 cpue time series (PRCF, BETA and PV) we first plotted them against the ENI for each species, after

311 accounting for the effect of gear using multiple linear regression.

312

313  
314  
315  
316  
317  
318  
319  
320  
321  
322  
323  
324  
325  
326  
327  
328  
329  
330  
331  
332  
333  
334  
335  
336  
337  
338  
339

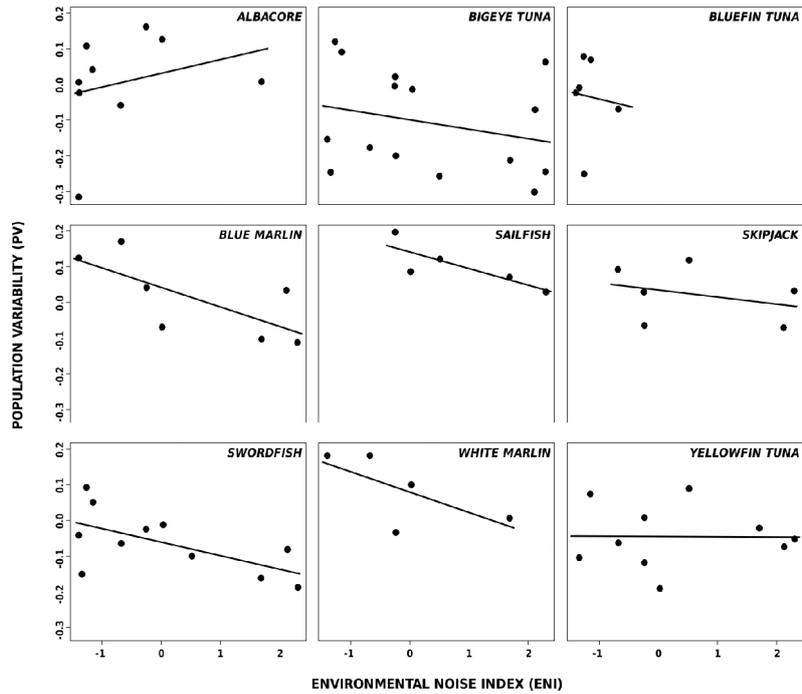


Figure 4: PV versus ENI for each species of the data-set. For each species, the graphs present the PV of the cpue time series plotted against the ENI from the provinces they were extracted from.

First, the relationships displayed clear differences between species. Inspecting the PV against the ENI, showed a clear decreasing trend for blue-marlin, swordfish, sailfish and white-marlin cpue time series, whereas the trend were weaker for bigeye, skipjack and yellowfin (Fig. 4). Note that results for the bluefin tuna were not suitable for interpretation because of its geographic repartition. The available time series for this species all issued from some provinces that displayed similar values for both the scaling exponent of environmental variables and the ENI. This did not allow for comparisons with the time series of other species that were available over a broader area and thus a larger range of scaling exponents. The results obtained on the BETA were consistent and displayed comparable features with those obtained on PV. While blue-marlin, swordfish and white-marlin displayed a consistent decrease of the BETA with the ENI, yellowfin and skipjack displayed weaker or no relationships with the ENI. The results for the PRCF generally displayed a decrease of the negative feedback in environments dominated by long-term fluctuations (positive ENI). Finally,

340 some areas exhibited a lower PV and PRCF as well as a more negative BETA, indicating that they  
 341 are dominated by smoother, reddened and less variable fluctuations than other areas (in contrasts  
 342 more variable but with a more balanced spectrum between high and low frequencies).

343

344

345 **Effect of life history traits**

346 The first axis of the PCA performed on the correlation matrix between the life history traits of  
 347 species explained 79% of variance and was significant according to the broken-stick model. The  
 348 first component scored negative for the larger, slower-growing and later-maturing species; i.e.,  
 349 bluefin, blue-marlin, sailfish, swordfish and white-marlin and scored positive for the smaller, faster-  
 350 growing and earlier-maturing species, i.e. albacore, bigeye, skipjack and yellowfin. We refer to it as  
 351 the combined traits index (CTI) and we take it as a measure that combines all the life-history traits.

352

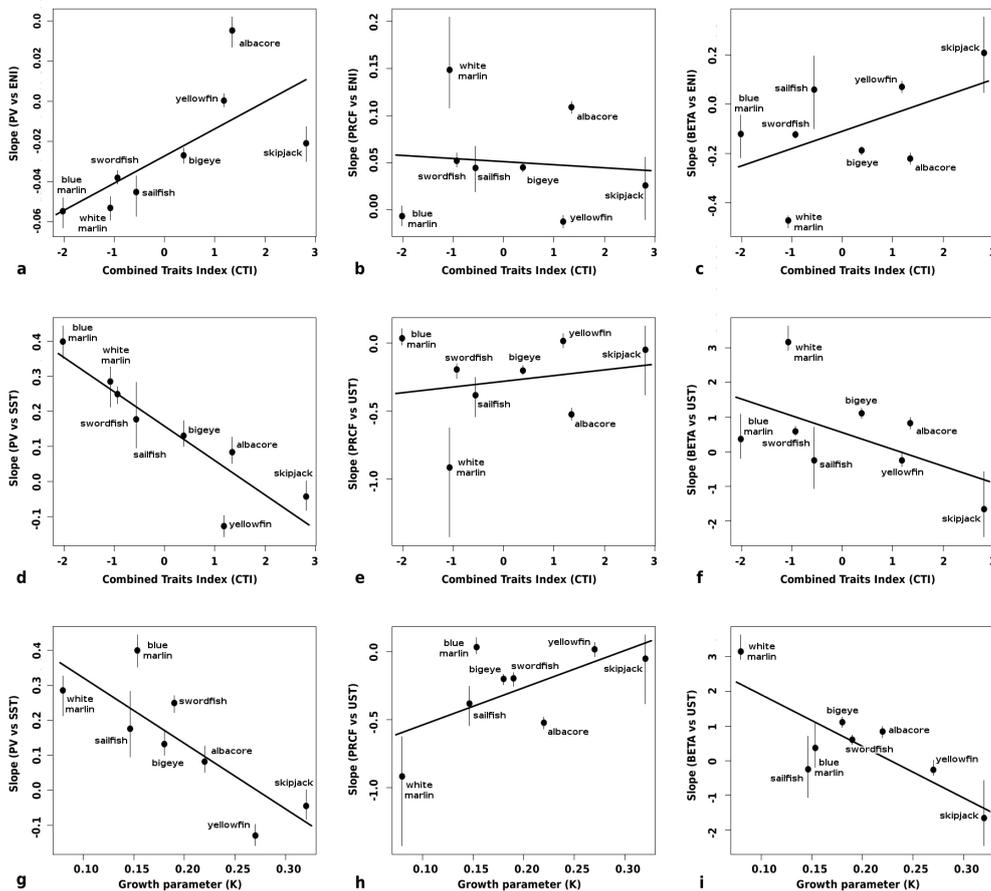
353

354

355

356

357



358

359

360

361

362

363

364

365

366

367 Figure 5: Effects of life history traits on the sensitivity of species to environmental noise. For each species, the slopes of  
368 the relationship between environmental noise and the statistics are estimated. The estimates and their confidence interval  
369 are then compared to the life history traits of each species (see methods). Graphs a, b, c respectively present the slopes  
370 obtained between ENI and PV, PRCF and BETA for the different species plotted against the CTI. The graphs b, c, d  
371 respectively present the slopes between SST and PV, UST and PRCF, UST and BETA for the different species plotted  
372 against the CTI. Finally, the graphs g, h, i present the slopes between SST and PV, UST and PRCF, UST and BETA for  
373 the different species plotted against the growth parameter (K).

374

375 The slopes of the linear regression between environmental noise and the different statistics were  
376 plotted against the life-history parameters to investigate how life history traits modulate the response  
377 of species to environmental noise. Considering first the relationship between the CTI and ENI, the  
378 results showed an increase of the slopes with the CTI for the PV and the BETA whereas no clear  
379 relationship was found for the PRCF. Species with a negative CTI were characterized by a steeper  
380 decline of PV, whereas the slopes were almost null for the species with a positive CTI (Fig. 5a),  
381 mean that the larger, the slower-growing and the later-maturing a species the more important the  
382 decrease of cpue variability with environmental noise. The slopes for the PRCF were not clearly  
383 related to life history traits as depicted by the CTI (Fig. 5b) whereas the BETA (Fig. 5c) showed that  
384 larger, slower-growing and later-maturing species displayed more pronounced slopes. As for the PV,  
385 these species were found more sensitive to changes of environmental noise and their cpue displayed  
386 more reddened fluctuations in more reddened environments.

387 To investigate the respective effect of the different environmental variables, we then investigated the  
388 effects of each of the four environmental variables on the CTI. Some clear relationships were found

389 and for instance, the slopes between the environmental noise of SST and the PV of all the species  
390 revealed to be closely and significantly correlated with the life history traits ( $r^2=0.80$ ,  $p=0.0026$ , Fig.  
391 5d, note that the values of the slopes were furthermore found large enough to denote biologically  
392 relevant changes). Again, larger, slower-growing and later-maturing species displayed a more  
393 important increase of variability with environmental noise than smaller, faster-growing and earlier-  
394 maturing ones. Unlike for the PRCF (Fig. 5e), the BETA was interestingly more affected by both the  
395 wind stress environmental variables (UST and VST) (Fig. 5f). No clear pattern, however, emerged  
396 from SST and SAL. The signal in the frequency domain of the cpue time series was more affected  
397 by the environmental noise of wind variables, the time series of species with a negative CTI  
398 becoming more reddened in more reddened areas. We finally identified the more relevant life trait  
399 by investigating the effects of the life-history parameters separately. The slopes obtained between  
400 each of the three statistics and the environmental noise, were found to be well correlated with the  
401 growth parameter (K) of species. In particular, the best correlations were found between the K  
402 parameter and the slopes obtained for PV versus SST ( $r^2=0.67$ ,  $p=0.0038$ , Fig. 5g), PRCF versus  
403 UST ( $r^2=0.41$ ,  $p=0.027$ , Fig. 5h) and BETA versus UST ( $r^2=0.66$ ,  $p=0.01$ , Fig. 5i). The faster-  
404 growing a species, the less the PV, the BETA and the PRCF were affected by environmental noise.  
405 The cpue time series for faster-growing species did not show any change of property with  
406 environmental noise as the variability, the frequency content and the negative-feedback remained  
407 stable across environments.  
408

409 **DISCUSSION**

410 In this study we performed an extensive description of the environmental noise to investigate how  
411 much the fluctuation of fish species could be related to the colour of environmental noise. As  
412 ecological processes might not be equally sensitive to the same environmental variables, we  
413 considered several of them that were further integrated into one index (the ENI). The environmental  
414 noise is spatially structured, some homogeneous and rather large areas displaying different  
415 stochastic profiles. Particularly, the southern areas (below 20°N) were found to display more  
416 reddened fluctuations than the northern ones, meaning that the variability of the environmental  
417 variables in southern areas are characterized by low-frequency signals (i.e. more long-term  
418 fluctuations).

419

420 More interestingly, our results strongly suggested that environmental noise might be related to  
421 changes in the fluctuations of fisheries time series, as the three biological statistics were found to be  
422 significantly correlated with environmental noise. Reddened areas were generally associated with a  
423 lower PV, a more negative BETA and a smaller PRCF, indicating that cpue time series were less  
424 variable, smoother and with a less important negative feedback at lag one. However, a straight  
425 interpretation of these results remains difficult for several reasons. Firstly, the BETA and the PRCF  
426 were found to be significantly negatively correlated ( $r^2=0.50$ ,  $p=2.76e-12$ ), which was partly  
427 expected as the PRCF is related to the importance of the high-frequencies in the signal and as the  
428 smoother the time series, the less important the negative feedback. Therefore, a lower PRCF does  
429 not necessarily imply that the negative feedback is weaker, but also that reddened fluctuations (i.e.,  
430 a more negative BETA) can make difficult to detect it. This could partly explain the weak  
431 relationship between life history traits and the PRCF. Furthermore, our data-set is constituted with  
432 cpue data, which are known to be far from being reliable indicators of fish stocks biomass since they

433 are affected by many other processes besides species abundance (Hilborn and Walters, 2003; Serafy  
434 et al., 2004). As a consequence, identifying the underlying processes involved in our results remains  
435 difficult because the fluctuations of cpue are shaped by species dynamics, environmental  
436 fluctuations and fisheries dynamics that act as several embedded processes interacting with each  
437 other (Rouyer et al., 2008). It is then not possible to ignore the effects of fisheries dynamics on our  
438 biological statistics (e.g., through changes of catchability) and to conclude that changes in PRCF  
439 and PV with environmental noise only relate changes in underlying biological processes, such as  
440 density-dependence. However, the results disaggregated by species showed similar and consistent  
441 patterns and the good correlations obtained between the life-history traits and the response of  
442 species to environmental noise suggest that, even if blurred by the complex nature of cpue, the  
443 patterns observed might reflect substantial biological or/and demographic origins.

444

445 How environmental noise is integrated remains a key issue as biological processes are differently  
446 sensitive to environmental changes occurring at various time scales, meaning that different species  
447 see the environmental colour differently (Bjørnstad et al., 1999, 2004; Petchey, 2000; Fromentin and  
448 Fonteneau, 2001; Greenman and Benton, 2005). For instance, marine biological processes such as  
449 egg and larval life stages as well as growth are typically sensitive to the physical habitat and may act  
450 like filters for the environmental noise (Petchey, 2000; Laakso et al., 2001, 2003). Our results,  
451 interestingly showed that the noise displayed by the different environmental variables unevenly  
452 affected the statistics. If the ENI summarized most of the variance displayed by the different  
453 variables, the SST was found more relevant for the PV while the two wind stress variables (UST and  
454 VST) were more relevant for the PRCF and the BETA (i.e., for the frequency content of cpue).  
455 These results thus strongly suggest that these statistics might involve different underlying biological  
456 processes.

457

458 Clearly the species did not respond evenly to environmental noise and our results suggest that the  
459 variability and the properties of cpue fluctuations might originate from interactions between  
460 environmental noise and endogenous processes, such as the intrinsic rate of growth (Luckinbill and  
461 Fenton, 1978; Lundberg et al., 2000; Petchey, 2000; Inchausti and Halley, 2003; Jonzén et al., 2002).  
462 The life-history traits of species were indeed found to be closely related to the environmental noise.  
463 The larger, slower-growing, later-maturing species (negative CTI: white-marlin, blue-marlin,  
464 sailfish, swordfish and bluefin tuna) were found to be more strongly related to environmental noise  
465 than smaller, faster-growing, earlier-maturing species (positive CTI: skipjack, yellowfin, albacore,  
466 bigeye). The PV of the species exhibiting a positive CTI hardly displayed any change with  
467 environmental noise. This result complies with theory as species with a higher intrinsic growth rate  
468 can buffer relatively slow environmental changes; such species are then more able to remain closer  
469 to equilibrium (Roughgarden, 1975; Petchey, 2000). On the contrary, species with a negative CTI  
470 displayed changes in PV. These species that have a lower intrinsic growth rate might track more  
471 closely the slow temporal changes of the environment, explaining their sensitivity to red noise. In  
472 addition, these species are also able to smooth the short-term environmental fluctuations (i.e., they  
473 displayed a higher BETA, and a lower PRCF) due to their multiple reproductive age-classes and  
474 slower growth, producing more reddened cpue time series in more reddened environments. On the  
475 contrary to tropical tunas (skipjack and yellowfin) that grow faster and mature earlier, these species  
476 were found to display more reddened fluctuations and to be more sensitive to red-noise. This  
477 complies with the fact that life-cycles with numerous age classes act as a smoother of environmental  
478 fluctuations that produce reddened fluctuations in the spawning stock biomass (Fromentin and  
479 Fonteneau, 2001; Bjørnstad et al., 2004)

480

481 Our results show that the fluctuations displayed by the cpue are affected by environmental noise but  
482 that the more migratory species which are also larger, later-maturing and faster-growing are more  
483 sensitive to red noise. Note that the effect of environmental noise is more difficult to assess for the  
484 more resident tropical species since they experience less diverse environmental noise due to a more  
485 confined spatial distribution mainly located in more reddened areas. This result is thus in agreement  
486 with Rouyer et al. (2008) who also showed that the patterns of variations of 169 time series of large  
487 pelagics fish were also strongly spatially structured at the scale of the entire Atlantic. The time  
488 series that originated from the northern areas were found to display a less important spatial  
489 homogeneity but were more affected by the NAO than cpue from the southern areas. However this  
490 spatial structure reflected as well an important interaction with the species distribution, the more  
491 migratory ones inhabiting more northern provinces and experiencing more different habitat  
492 displayed less homogeneity than the species with a smaller distribution inhabiting the more  
493 reddened southern areas.

494

495 Collecting the above findings with Royer and Fromentin (2007) who hypothesised that the  
496 Mediterranean SST characterised by more short-term fluctuations would have been more favourable  
497 on the long-term for bluefin tuna recruitment success than the open ocean characterised by  
498 reddened noise, lead us to put forward that the spatial distribution as well as the life histories of tuna  
499 and billfish may be partly related to the environmental properties of their habitat. Within this  
500 perspective, fishing may disturb this long-term adaptation of the species with their environment  
501 because exploitation is known to affect life history traits through phenotypic plasticity (Rochet,  
502 1998; Law, 2000; Ernande et al., 2004; Olsen et al., 2004). If so, the more migratory species which  
503 are also larger and later-maturing among the large pelagic fish, such as bluefin tuna, blue and white  
504 marlin or swordfish will be also the more fragile to such impact.

505

506

507 Acknowledgments

508

509 Financial support from IFREMER and the University of Oslo through the Marie Curie training site

510 (PhD fellowship for T.R.) made the analyses possible. This study is part of the WP 6 of the NeO

511 Eur-Oceans.

512 **REFERENCES**

- 513 Akçakaya, H. R., Halley, J. M., Inchausti, P., 2003. Population-level mechanisms for reddened  
514 spectra in ecological time series. *J. Anim. Ecol.* 72, 698-702.  
515
- 516 Anonymous, 2008. ICCAT manual. [http://www.iccat.int/pubs\\_FieldManual.htm](http://www.iccat.int/pubs_FieldManual.htm).  
517
- 518 Arocha, F., Marcano, L., 2006. Life history characteristics of *Makaira nigricans*, *Tetrapturus*  
519 *albidus*, and *Istiophorus albicans* from the eastern Caribbean Sea and adjacent waters. Pgs.  
520 587-597 In J. Nielsen, J. Dodson, K. Friedland, T. Hamon, N. Hughes, J. Musick and E.  
521 Verspoor, Eds. *Proceedings of the Fourth World Fisheries Congress: Reconciling Fisheries*  
522 *with Conservation*. Amer. Fish. Soc. Symp. 49, Bethesda, Maryland.  
523
- 524 Bakun, A., 1996. *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*.  
525 California, USA: University of California Sea Grant, San Diego, in cooperation with Centro  
526 de Investigaciones Biologicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico, 323pp.  
527
- 528 Berryman, A., Turchin, P., 2001. Identifying the density-dependent structure underlying ecological  
529 time series. *Oikos* 92, 265-270.  
530
- 531 Bjørnstad, O. N., Fromentin, J.-M., Stenseth, N. C., Gjosaeter, J., 1999. Cycles and trends in cod  
532 populations. *Ecology* 96 (9), 5066-5071.  
533
- 534 Bjørnstad, O. N., Nisbet, R. M., Fromentin, J.-M., 2004. Trends and cohort resonant effects in age-  
535 structured populations. *J. Anim. Ecol.* 73, 1157-1167.  
536
- 537 Cuddington, K. M., Yodzis, P., 1999. Black noise and population persistence. *Proc. R. Soc. Lond.*, B  
538 266, 969-973.  
539
- 540 Cyr, H., 1997. Does inter-annual variability in population density increase with time ? *Oikos* 79,  
541 549-558.  
542
- 543 Ernande, B., Dieckmann U., Heino, M., 2003. Adaptive changes in harvested populations: plasticity  
544 and evolution of age and size at maturation. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 271, 415-423.  
545
- 546 Fonteneau, A., 1997. *Atlas des pêcheries thonières tropicales. Captures mondiales et environnement*.  
547 ORSTOM editions.  
548
- 549 Fromentin, J.-M., Fonteneau, A., 2001. Fishing effects and life history traits: a case study comparing  
550 tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research* 53 (2), 133-150.  
551
- 552 Fromentin, J.-M., Royer, F., Marsac, F., 2005. Open environmental databases for open-sea fisheries  
553 biologists. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 58 (5), 1756-1760.  
554
- 555 Frontier, S., 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes  
556 principales: comparaison avec le modèle de baton brisé. *Journal of Experimental Marine*  
557 *Biology and Ecology* 25, 67-75.  
558

- 559 Ghil, M., Vautard, R., 1991. Interdecadal oscillations and the warming trend in global temperature  
560 time series. *Nature* 350, 324-327.  
561
- 562 Goodyear, C. P., Arocha, F., 2001. Size composition of blue and white marlin taken in selected  
563 fisheries in the western North Atlantic. *ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap.* 53, 249-257.  
564
- 565 Greenman, J. V., Benton, T. G., 2005. The frequency spectrum of structured discrete time  
566 population models: its properties and their ecological implications. *Oikos* 110, 369-389.  
567
- 568 Halley, J. M., 1996. Ecology, evolution and  $1/f$  noise. *Trends Ecol. Evol.* 11, 33-38.  
569
- 570 Halley, J. M., Stergiou, K. I., 2005. The implications of increasing variability of fish landings. *Fish  
571 and Fisheries* 6, 266-276.  
572
- 573 Heath, J. P., 2006. Quantifying temporal variability in population abundances. *Oikos* 115, 573-581.  
574
- 575 Hilborn, R., Walters, C. J., 2003. *Quantitative Fisheries Stock Assessment*. Springer, p. 592.  
576
- 577 Inchausti, P., Halley, J., 2002. The long-term temporal variability and spectral colour of animal  
578 populations. *Evolutionary Ecology Research* 4, 1033-1048.  
579
- 580 Inchausti, P., Halley, J., 2003. On the relation between temporal variability and persistence time in  
581 animal populations. *J. Anim. Ecol.* 72, 899-908.  
582
- 583 Jennings, S., Kaiser, M., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in marine  
584 biology* 34, 201-352.  
585
- 586 Jonzén, N., Lundberg, P., Ranta, E., Kaitala, V., 2002. The irreducible uncertainty of the  
587 demography-environment interaction in ecology. *Proc. R. Soc. Lond., B* 269, 221-225.  
588
- 589 Laakso, J., Kaitala, V., Ranta, E., 2001. How does environmental variation translate into biological  
590 processes. *Oikos* 92, 119-122.  
591
- 592 Laakso, J., Kaitala, V., Ranta, E., 2003. Non-linear biological responses to disturbance:  
593 consequences on population dynamics. *Ecological Modelling* 162, 247-258.  
594
- 595 Lang, K. L., Grimes, C. B., Shaw, R. F., 1994. Variations in the age and growth of yellowfin tuna  
596 larvae, *Thunnus albacares*, collected about the Mississippi River plume. *Environmental  
597 Biology of Fishes* 39, 259-270.  
598
- 599 Law, R., 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES. J. Mar. Sci.* 57, 659-668.  
600
- 601 Lawton, J. H., 1988. More time means more variation. *Nature* 334, 563.  
602
- 603 Lehodey, P., Bertignac, M., Hampton, J., Lewis, A., Picaut, J., 1997. El nino Southern oscillation  
604 and tuna in the western pacific. *Nature* 389, 715-718.  
605
- 606 Lehodey, P., Andre, J.-M., Bertignac, M., Hampton, J., Stoens, A., Menkes, C., Memery, L., Grima,

- 607 N., 1998. Predicting skipjack tuna forage distributions in the equatorial Pacific using a  
608 coupled dynamical bio-geochemical model. *Fish. Ocenogr.* 7, 317-325.  
609
- 610 Lessa, R., Duarte-Neto, P., 2004. Age and growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the  
611 western equatorial Atlantic, using dorsal fin spines. *Fisheries Research* 69, 157-170.  
612
- 613 Longhurst, A. R., 2001. *Ecological geography of the sea*. Elsevier.  
614
- 615 Lunckinbill, L. S., Fenton, M. M., 1978. Regulation and environmental variability in experimental  
616 populations of protozoa. *Ecology* 59 (6), 1271-1276.  
617
- 618 Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J., Kaitala, V., 2000. Population variability in space and time. *Trends*  
619 *Ecol. Evol.* 15 (11), 460-464.  
620
- 621 Lundberg, P., Ripa, J., 2002. Visibility of demography-modulating noise in population dynamics.  
622 *Oikos* 96 (2), 379-382.  
623
- 624 Maury, O., Gascuel, D., Marsac, F., Fonteneau, A., De Rosa, A.-L., 2001. Hierarchical interpretation  
625 of nonlinear relationships linking yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) distribution to the  
626 environment in the Atlantic Ocean. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 458-469.  
627
- 628 McFarlane, G. A., King, J. R., Beamish, R. J., 2000. Have there been recent changes in climate?  
629 Ask the fish. *Progr. Oceanogr.* 47, 147-169.  
630
- 631 Miramontes, O., Rohani, P., 1998. Intrinsically generated coloured noise in laboratory insect  
632 populations. *Proc. R. Soc. Lond., B* 265, 785-792.  
633
- 634 Miramontes, O., Rohani, P., 2002. Estimating 1/f scaling exponents from short time series. *Physica D*  
635 166, 147-154.  
636
- 637 Morales, J. M., 1999. Viability in a pink environment: why "white noise" models can be dangerous.  
638 *Ecol. Lett.* 2, 228-232.  
639
- 640 Olsen, E. M., Heino, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Brattey, J., Ernande, B., Dieckmann, U., 2004.  
641 Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*  
642 428, 932-935.  
643
- 644 Pedraza, M. J., Diaz Ochoa, J. A., 2006. Sea level height, sea surface temperature, and tuna yields in  
645 the Panama bight during El Niño. *Adv. Geos.* 6, 155-159.  
646
- 647 Percival, D. B., Walden, A., 1993. *Spectral analysis for physical applications -Multitaper and*  
648 *conventional univariate techniques*. Cambridge University.  
649
- 650 Petchey, O. L., Gonzalez, A., Wilson, H. B., 1997. Effects on population persistence: the interaction  
651 between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc. R. Soc. Lond.,*  
652 *B* 264, 1841-1847.  
653
- 654 Petchey, O. L., 2000. Environmental colour affects aspects of single-species population dynamics.

655 Proc. R. Soc. Lond., B 267, 747-754.  
656  
657 Pimm, S., Redfearn, A., 1988. The variability of animal populations. Nature 334, 613-614.  
658  
659 Porch, C. E., 2003. Preliminary assessment of Atlantic white marlin (*Tetrapturus albidus*) using a  
660 state-space implementation of an age-structured production model. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT.  
661 55 (2), 559-577.  
662  
663 Prince, E. D., Goodyear, C. P., 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes.  
664 Fish. Oceanogr. 15(6):451-464.  
665  
666 R Development Core Team, 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R  
667 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0. URL  
668 <http://www.R-project.org>  
669  
670 Ripa, J., Lundberg, P., 1996. Noise colour and the risk of population extinctions. Proc. R. Soc.  
671 Lond., B 263, 1751-1753.  
672  
673 Ripa, J., Lundberg, P., 2000. The route to extinction in variable environments. Oikos 90, 89-96.  
674  
675 Rochet, M.-J., 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. ICES. J. Mar. Sci.  
676 55, 371-391.  
677  
678 Roughgarden, J., 1975. A Simple Model for Population Dynamics in Stochastic Environments. Am.  
679 Nat. 109, 713-736.  
680  
681 Rouyer, T., Fromentin, J.-M., Ménard, F., Cazelles, B., Briand, K., Pianet, R., Planque, B., Stenseth,  
682 N. C. Complex interplays between population dynamics, environmental forcing and  
683 exploitation in fisheries. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. In press.  
684  
685 Royer, F., Fromentin, J.-M., Gaspar, P., 2004. Association between bluefin tuna schools and oceanic  
686 features in the western Mediterranean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 269:249-263.  
687  
688 Royer, F., Fromentin, J.-M., 2007. Environmental noise in spawning areas: the case of atlantic  
689 bluefin tuna (*thunnus thynnus*). Fish. Oceanogr. 16 (2), 202-206.  
690  
691 Serafy, J. E., Diaz, G. A., Prince, E. D., Orbesen, E. S., Legault, C. M., 2004. Atlantic blue marlin,  
692 makaira nigricans, and white marlin, tetrapterus albidus, by-catch of the japanese pelagic  
693 longline fishery, 1960-2000. Marine Fisheries Review 66 (2), 9-20.  
694  
695 Steele, J. H., 1985. A comparison of terrestrial and marine ecological systems. Nature 313, 355-358.  
696  
697 Thomson, D. J., 1982. Spectrum estimation and harmonic analysis. IEEE Proc. 70, 1055-1096.  
698  
699 Thomson, D. J., 1990. Time series analysis of Holocene climate data. Phil. Trans. R. Soc. Lond., A  
700 330, 601-616.  
701  
702 Vasseur, D. A., Yodzis, P., 2004. The color of environmental noise. Ecology 85 (4), 1146-1152.

## **Manuscrit 4**

*ENVIRONMENTAL NOISE AND LIFE HISTORY TRAITS MODULATE THE  
RESPONSE OF FISH STOCKS TO EXPLOITATION*

Par :

Tristan Rouyer, Jean-Marc Fromentin et Nils Chr. Stenseth.

Draft, première version.

ENVIRONMENTAL NOISE AND LIFE HISTORY TRAITS MODULATE THE RESPONSE OF  
FISH STOCKS TO EXPLOITATION

*Draft*

Tristan Rouyer<sup>1,2</sup>, Jean-Marc Fromentin<sup>2</sup>, Nils Chr. Stenseth<sup>1,3</sup>.

*1: Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biology, University of Oslo, PO Box 1066  
Blindern, N-0316 Oslo, Norway*

*2: IFREMER - Centre de Recherche Halieutique Méditerranéen et Tropical, Avenue Jean Monnet - BP 171 - 34203 Sète  
cedex – France*

*3: Institute of Marine Research, Department of coastal zone studies, Flødevigen Research Station, N 4817 His, Norway*

## **ABSTRACT**

Environmental noise has been said to have important implications in ecology because it can affect both the probability of extinction and the dynamics of populations. It is of particular interest in fisheries ecology where one is interested in understanding how fish stocks respond to exploitation. Because environmental conditions are considered as major source of fish stocks fluctuations and because species with contrasting life histories may respond differently to both fishing and environmental noise, investigating the potential interactions between these factors is of central interest. To do so we documented landings, exploitation and life-history traits for 123 stocks of 29 species over the North Atlantic. After describing the environmental noise for all these stocks, we carry a comparative analysis to address the following questions: (i) are particular life-history traits associated with a given environmental noise ? (ii) what is the relative importance of exploitation, environmental noise and life history traits in the response of fish stocks ? (iii) how environmental noise modulate the effects of fishing ? We show that (i) more variable environments in the long-term are associated with stocks displaying larger maximum size and more numerous age-class (ii) exploitation increases the variability of fish stocks and the decrease of the spawning biomass, but stocks with faster life-histories are generally more variable and display less steep declines in spawning biomass, (iii) for stocks under exploitation, different environmental noise lead to different response of fish stocks according to their life history traits. Stocks with faster life histories are more variable in reddened noise while the reverse trend is observed for slower life histories. We conclude that exploitation may trigger fish stocks toward states where they are more sensitive to environmental fluctuations.

## INTRODUCTION

Environmental fluctuations can be autocorrelated over a broad range of time scales, a common phenomenon in marine environments (Steele 1985). These long-term fluctuations are expressed by the dominance of low frequencies in the power spectrum and are well described by the  $1/f^\beta$  family of noise, where the exponent (i.e.  $\beta$ ) describes the slope of the power spectrum in log-coordinates (Halley 1996); the more negative the slope the more dominant the low frequencies. While white noise corresponds to  $\beta=0$  (i.e., a flat spectrum) because it contains a balanced mix of all frequencies, processes with  $\beta<0$  produce time series whose variance is dominated by low-frequencies. This phenomenon is called spectral reddening by analogy to visible light (e.g., Vasseur and Yodzis 2004). Common types of noises are white noise  $\beta=0$ , pink (or red) noise  $\beta=-1$ , brown noise  $\beta=-2$  so-called because it describes a brownian motion and black noise for more negative values (Halley 1996; Cuddington and Yodzis 1999). White environments can be summarized as variable in the short-term and displaying higher chances of catastrophic years, but being more stable in the long-term. On the contrary, more reddened environments are slower in the short-term and display a lower probability of catastrophic years, but since they contain low-frequencies they are more variable in the long-term (Schwager et al. 2006).

Theoretical and empirical studies have been showing that red noise has potentially important ecological implications. Red noise can increase the probability of extinction of populations or induce higher drops in abundance because populations will experience long runs of bad conditions (Lawton 1988, Ripa and Lundberg 1996, Inchausti et Halley 2002). Environmental noise has further been shown to affect the variability of populations (Petchey 1997, 2000) and was generally found to interact with biological processes to shape the dynamics (Kaitala et al. 1997, Bjornstad and Grenfell 2001). Since life history traits are major determinants of both the dynamics and the sensitivity to the environment, it is a key factor to investigate the response of populations to environmental noise

(Johst and Wissel 1997, Heino et Sabadell 2003). Populations with slower life histories, delayed maturation, slow body growth, larger size and larger weight (K selected) are generally less sensitive to their environment than species with faster life histories (r selected) (e.g., Reznick et al. 2002). The latter tracks more closely reddened environments than slower life histories that can average over short-term fluctuations (Petchey 2000). In addition, for fishes, larger size and larger spawning age-class allows to survive hard-time better and stabilize the recruitment (Goodwin et al. 2006). Faster life histories allows for an efficient recovery from an important environmental disturbance, while it is more sensitive to repeated bad conditions. On the contrary slower life histories are more robust to repeated bad conditions thanks to their extended demography, but they are less robust for recovery. Then, according to theory slower life-history traits fit better with red noise while faster ones fit better in white noise (Johst and Wissel 1997).

Life history traits have also been shown to be a determinant of the response of fish stocks to exploitation. Species with slower life histories are thought to be more sensitive to exploitation, less resilient, because they can not recover fast enough from low densities (Jennings et al. 1998, Denney et al. 2002, Fromentin and Fonteneau 2001). While compensatory effects are rather rare for fish stocks (Myers et al. 1995), stocks with slower life histories produce a lower number of recruits each year and display a stronger density dependence of recruitment than stocks with faster life histories (Goodwin et al. 2006). However these features can be disturbed by exploitation that alters both the life-history traits and the demography of fish stocks. In one hand the selective removal of bigger and older fishes has generally be documented to favours individuals with a slower growth and an earlier maturation (Rochet et al. 1998, Ernande et al. 2004). In the other hand this selective removal leads to the truncation of the age-structure (Beamish et al. 2006) that alters quantitatively and qualitatively the spawning biomass of stocks (Birkeland and Dayton 2005), that possibly leads to tightened links to environmental fluctuations (Ottersen et al. 2006) and possibly magnifies the

variability of fish stocks (Anderson et al. 2008).

This issue can then have profound implications in the more applied field of fisheries ecology because i) marine environments are rather reddened for some key variables such as sea surface temperature, ii) many stocks are under heavy exploitation and since environment affects key renewal processes such as maturity and recruitment, the effects of environmental noise on stocks with depleted spawning biomass can be of central importance, iii) life-history traits are the primary determinants of the demography of populations, they affect the response of fish stocks to both environment and exploitation. If the fluctuations of marine populations can be seen as the output of the interactions between environment, fisheries exploitation and internal dynamics (Planque et al. 2008, Perry et al. 2008, Rouyer et al. 2008), understanding how the response of fish stocks to exploitation is affected by environmental noise and life-history traits is a key issue.

We investigate these questions through a large dataset that documents time series, exploitation, life-history traits and environmental noise for 123 fish stocks from 29 Atlantic species. We put a special emphasis on cod (*Gadus morhua*), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and herring (*Clupea Harengus*) stocks because they have numerous documented stocks that allow for the comparison of the same species over areas with different characteristics. We first investigate whether environmental noise is associated with particular life histories at the inter-stock level. We then investigate how life-history traits, environmental noise and exploitation contribute to affect both the variability and the trends in the spawning biomass of fish stocks.

## MATERIALS AND METHODS

### The color of environmental noise

Various environmental factors are known to affect key biological and ecological processes of fish populations (e.g., Ottersen et al. 2004) but the choice of the studied environmental variables was mainly directed by the spatio-temporal range and resolution of available data. We used sea surface temperature (SST) that influences numerous key parameters of fish biology, such as growth and distribution. We also used the longitudinal (U) and latitudinal (V) wind stress components because of their impacts on local/regional oceanographic processes which may affect recruitment success (e.g., Hutchings and Myers 1994). Sea-level pressure (SLP) was retained because it is linked to the global circulation and reflects important climatic features (Hurrell 1995). Finally, we retained the wind speed scaled to cube (W3) that is a proxy for the wind force vertically transmitted to the water column (Bakun and Parrish 1982). The time series for the whole Atlantic were extracted from various institutional datasets (Fromentin et al., 2005). The SST was obtained from the NOAA Extended Reconstructed Sea Surface Temperature, that use *in-situ* measurements from the ICOADS data-set coupled with improved statistical methods (<http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.ersst.html>). It consists in monthly time series defined on a 2.0° global grid and whose temporal extent ranges from 1850 to 2005. The U and V wind stress components came from the 40 years re-analysis (ERA40) provided by the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF, [http://data.ecmwf.int/data/d/era40\\_mnth/](http://data.ecmwf.int/data/d/era40_mnth/)). This dataset is a re-analysis of observed data and consists in monthly time series defined in a 2.5° global grid and whose temporal extent ranges from 09/1957 up to 08/2002. SLP and W3 monthly time series were extracted from the 2° resolution ICOADS dataset. We used a reduced temporal range than the one available, from 1950 to 2005, to avoid biases due to the lack of points in the early years of the dataset. Temperature drives many biological processes such as growth, maturation and species distribution (e.g., Ottersen et al. 2004). To control for potential confounding effects, we also

calculated the mean temperature for each stock to allow for comparisons.

We estimated the “colour of noise” displayed by the environmental variables with a  $1/f^\beta$  model fitted to the power spectrum in log-coordinates (Halley, 1996; Vasseur and Yodzis, 2004). We used the multitaper method to obtain a consistent estimate of the power spectrum with a reduced variance (Thomson 1982). Because the power spectrum is not likely to have a purely linear behaviour (e.g., Breaker 2006) and because intra- and inter-annual environmental fluctuations might have different biological meanings, we estimated the  $\beta$  on two parts of the power spectrum. Estimated on frequencies corresponding to fluctuations below the yearly time-scales (intra-annual), a more negative  $\beta$  indicates an environment with a dominant and regular seasonal cycle across years. Estimated on frequencies corresponding to fluctuations above the yearly time-scales (inter-annual), a more negative  $\beta$  indicates environments where long-term fluctuations are important in the variance of the time series, they are slower and display frequent runs of consecutive bad (or good) conditions. The  $\beta$  was estimated on both time scales for all the monthly time series available over the Atlantic. For the retained environmental variables  $\beta_{X\text{month}}$  will denote the  $\beta$  of the variable X at the intra-year time scales while  $\beta_{X\text{year}}$  corresponds to inter-years time scales. For both time-scales, the  $\beta$  were mapped to check their spatial consistency and were then averaged over the area of distribution of each fish stock.

### **Studied fish stocks**

The stock concept describes the characteristics of units assumed homogeneous for particular management purposes, but does not describe proper subpopulations since they are not necessarily genetically independent from other stocks of the same species (Begg and Waldman 1999). However fish stocks are essentially self-reproducing and display characteristic possibly environmentally

induced life-history traits; they constitute the unit of fisheries management and exploitation (Hilborn and Walters 1992; Jennings et al 1998). Because of these characteristics and because the main available data comes from stock assessment reports, fish stock is a suitable statistical individual for our analyses. We gathered data on 123 exploited stocks, documenting 30 different species such as small pelagics, demersals, benthics and large pelagics, for which consistent information on exploitation and life history was available through stock assessments reports or literature (see appendix).

### **Life history traits**

Because the data available across several years dated back to uneven periods, we estimated the traits over the ten last years available in order to get estimates corresponding to the common period 1996-2006. When the estimation was not possible due to a lack of data, life history traits were extracted from the literature; when only ranges were available for a given trait, we used the midpoint as estimate. Because of that, the dataset is not fully homogeneous regarding the time period used for estimating the traits.

*Growth parameter (K)*: When data was available, the von Bertalanffy growth parameter (K) was obtained by fitting the standard model:

$$L = L_{\infty} * (1 - e^{-K*(t-t_0)})$$

Length at age were obtained from weight at age data in the stock transformed using standard length/weight relationships obtained from literature (see appendix). The model was fitted to length at age vectors after removing the accumulation age class (age +).

*Age at maturity (A<sub>50</sub>)*: The age at maturity was taken as the age for which 50% of the stock is mature. We fitted the following logistic curve to age-specific proportion-mature data:

$$P_{mature}(age) = \frac{1}{(1 + e^{(-p_1 + p_2 * age)})} \quad A_{50} = -\frac{p_1}{p_2}$$

where  $p_1$  and  $p_2$  are the estimated parameters of the logistic curve.

*Mature time ( $T_m$ ):* The life-time available for reproduction has been calculated by the difference between the maximum age ( $A_{max}$ ) and  $A_{50}$ . Because  $A_{max}$  is poorly defined for species and because we are interested in inter-stock variability, it has been estimated as the age for which 95% of the catch have been done. Estimates were compared to those obtained on abundance estimates (age-structured models) from the stock assessment literature and proved to be robust (results not shown).

*Maximum size ( $L_{max}$ ):* Because fish growth is not definite, we estimated the maximum length as the length at which 95% of the catch were made using the estimated growth curves and  $A_{max}$  previously estimated. Estimates of  $L_{\infty}$  from the von Bertalanffy model were not used because it is poorly estimated on data with truncated age-class and because it could further correlate with  $K$ .

*Intrinsic rate of increase ( $r'$ ):* The intrinsic rate of increase has been estimated as described in Jennings et al. (1998), using the following relationship:

$$r' = \frac{\log(F_{50})}{A_{50}}$$

Fecundity at maturity ( $F_{50}$ ) was obtained from  $A_{50}$  and size-fecundity relationships available in the literature (see appendix).

Life history traits were log-transformed to achieve normal distributions before further analysis. The data is described on the appendix.

### **Taxonomic correction of traits.**

Because species are not phylogenetically independent, species from closely related taxonomic groups are likely to exhibit similar life history traits. In addition, since we also want to study the variability of traits between areas, for inter-stocks comparisons we adjusted for the taxonomically-related differences between stocks. We used nested mixed models to nest the stocks within taxonomic groups and estimate the distribution of traits for each taxonomic group (Blackburn and

Ducan 2001; Sol et al. 2008). The traits were nested using orders, families within orders and species within families. Since size is a key parameter that can be associated with different metabolic rates, growth, reproduction and survival, an allometric component was also included to control for its effects (e.g., Rochet et al. 1998, 2000). The best model used for the correction of each trait was determined using a backward selection based on the Akaike Information Criterion (AIC) that allowed also to control for over-fitting which may arise from a high number of subgroups inside each taxonomic position.

### **Effects of exploitation**

*Exploitation intensity (E)*: To obtain a synthetic and comparable index of fishing intensity across stocks and species, we used the ratio between fishing mortality (F) and the fishing mortality that maximizes the yield per recruit relationship ( $F_{\max}$ ). We extracted estimates of  $F_{\max}$  for each stocks from stocks assessment reports. When these estimates were not available, they were computed on a yield per recruit curve fitted on the average of age-specific weights over the three last years. Because  $F_{\max}$  is used as a standard reference point in stock assessment procedures and is easily available and because  $F/F_{\max}$  is comparable across stocks and species, we considered this metric as conservative. The exploitation intensity has been obtained by averaging the available years of the ratio. These estimates were not taken as a reliable quantification of the state of the stocks, but they allow to contrast fishing intensity across stocks.

*Change in the center of gravity of the catch ( $A_{drop}$ )*: Because fishing is essentially a size-selective process, exploitation is known to be able to change the demographic structure of populations (Ottersen 2008) that can alter recruitment (Beamish et al. 2006) and finally affect the variability of the population (Anderson et al. 2008). We then computed the following metric to quantify such demographic changes in fish stocks. For each year of the catch at age matrixes we computed the age

corresponding to the center of gravity of the catch to obtain a time series. The ratio between the mean of the first ten years and the mean of the last ten years is a comparative metric that indicates how much the age-structure has been changing. The use of catches rather than abundance can lead to biased results since size-based regulation measures can affect it on the top of demographic changes. We addressed this issue by comparing the results between catch data and abundance estimates from the assessments of cod (*Gadus morhua*) stocks (n=19). The correlation of  $A_{drop}$  between the two sources of data was found to be fairly high (Pearson's correlation,  $c=0.87$   $p=2.6e-6$ ). We chose to use age-specific catch rather than age-specific abundance because catch are more easily available and directly comparable between stocks and because catch do not depend upon the underlying model used during the assessment, that can in addition yield biased estimates of abundance.

### **Stock variability and trend**

We extracted time series on landings, catch, survey and spawning stock biomass from stock assessment reports such as those arising from ICES working groups (<http://www.ices.dk/iceswork/workinggroups.asp>). For estimating the variability, landings were preferently used because they represent the longest time series and because they are evenly available across stocks. Since the accumulation of age-classes in the landings can affect the variability of the time series (e.g., counting several times the same individuals) we used age-specific data to control for this effect. We computed the variability of each age-class and averaged among them using bootstrap. When available, we also checked the variability of scientific survey indexes that are fisheries independant and then produce less biased estimates of abundance. When several survey time series were available for one stock, the estimate for the stock was obtained by taking the average value of the statistic. Because catch per unit effort data was usually available from different fleets with uneven characteristics (e.g.; selectivity pattern, gear...) it has not been included into our analyses.

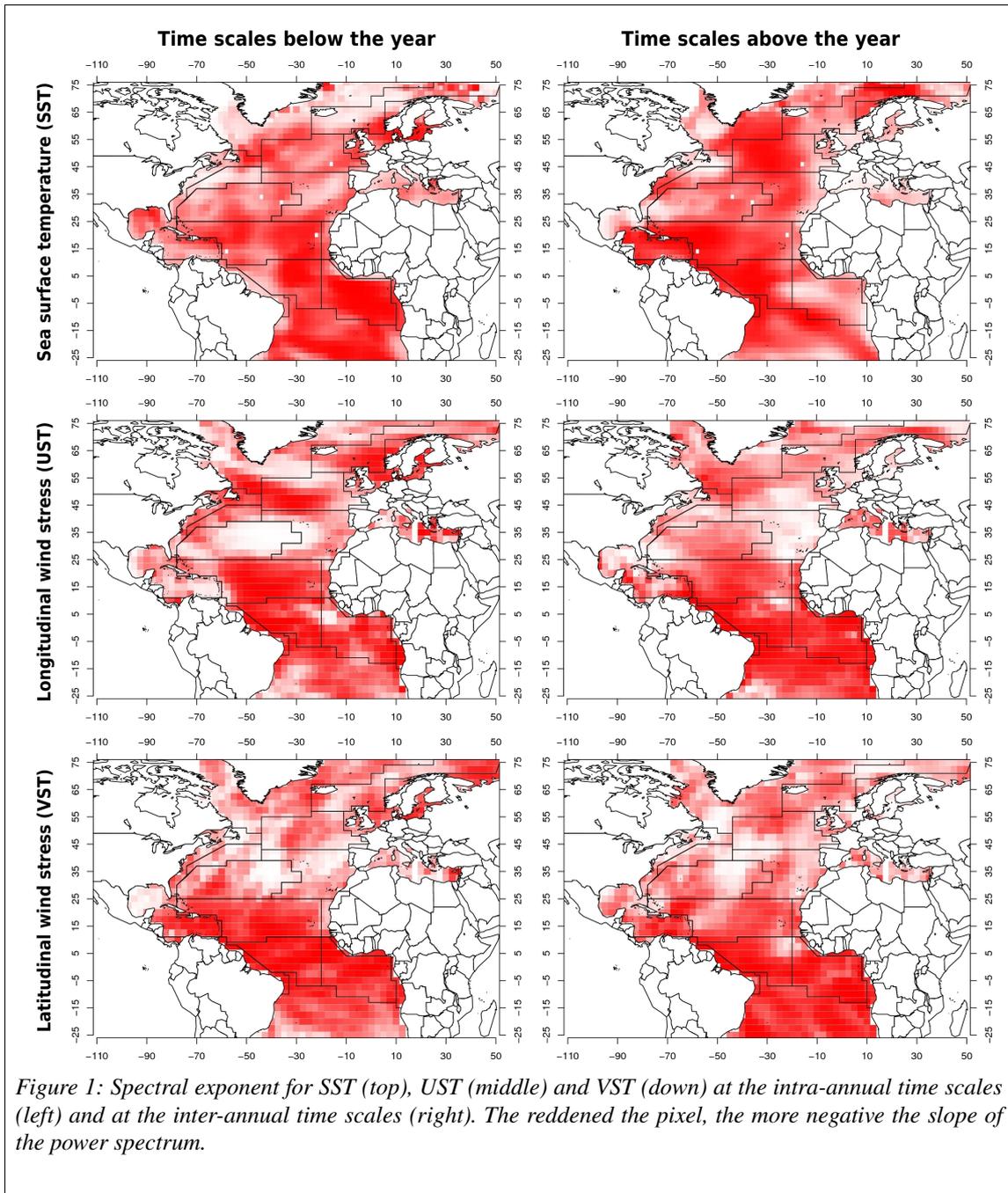
The trend of the stock has been estimated using spawning stock biomass estimates from stock assessments reports.

*Population variability (PV)*: To get a unit-free and independent of the mean metric, as well robust to rare events and non-Gaussian distributions, the variability of the time series were described using the population variability metric proposed by Heath (2006). This approach quantifies the variability as the percent difference between all combinations of the observed abundance and is less sensitive than the coefficient of variation to rare events and tailed variables.

*Trend in the spawning biomass ( $SSB_{trend}$ )*: the trend in SSB was estimated by taking the slope of the regression of the SSB against time. Indeed this metric measures how much the SSB has been declining, but it also implicitly assumes that main changes that occurred in the SSB were due to exploitation. While this hypothesis seems reasonable over a relatively short time period and for intensively exploited stocks such as gadoids, it is known that stocks can exhibit large variations even without intensive exploitation, see for example historical fluctuations of bluefin tuna catch or sardine and anchovy (Baumgartner et al. 1992; Ravier and Fromentin 2001). For the rare long time-series of SSB we then limited their size to the last 50 years so that the trend can reasonably be attributed to exploitation. Furthermore the trend is a simple metric that can be compared across stocks and that has already been shown to correlate with life history traits (Jennings et al. 1998).

## RESULTS

### Environmental noise



The two variables W3 and SLP displayed patterns that clearly corresponded to the navigation routes used by the ships that collected the data (not shown). Since this can impair the whole analysis, these two variables were discarded from the dataset. The maps for the other variables exhibited an important spatial structuration separating areas with different characteristics (Fig. 1). At the basin-scale, tropical/subtropical areas were generally more reddened than the northern Atlantic at both

time-scales, meaning that tropics are characterized by both a strong and regular annual cycle and high variability in the long-term (Fig. 1). For SST, the european and african west coasts generally exhibited red areas indicating a strong seasonality (maps on the left), but they also displayed a relative long-term stability since they also exhibited whiter pixels at the inter-annual scales (maps on the right). The patterns observed for wind variables generally agreed with the above statements for the North Atlantic, the southern part being generally reddened at both time scales. The distribution of  $\beta$  values showed that for SST, intra-annual scales were generally reddened than inter-annual scales, while UST and VST displayed the same distribution of  $\beta$  at the two different scales and suggested more linear power-spectra. Mean values of  $\beta$  for each variable and each time scales were obtained by bootstrap over the area of distribution of each stock. Investigating the relationship between environmental noise and temperature did not show any association at the Atlantic scale, but local correlations may appear. In the following analyses we will then compare the patterns obtained with environmental noise to those obtained with temperature.

### **Taxonomic correction of traits.**

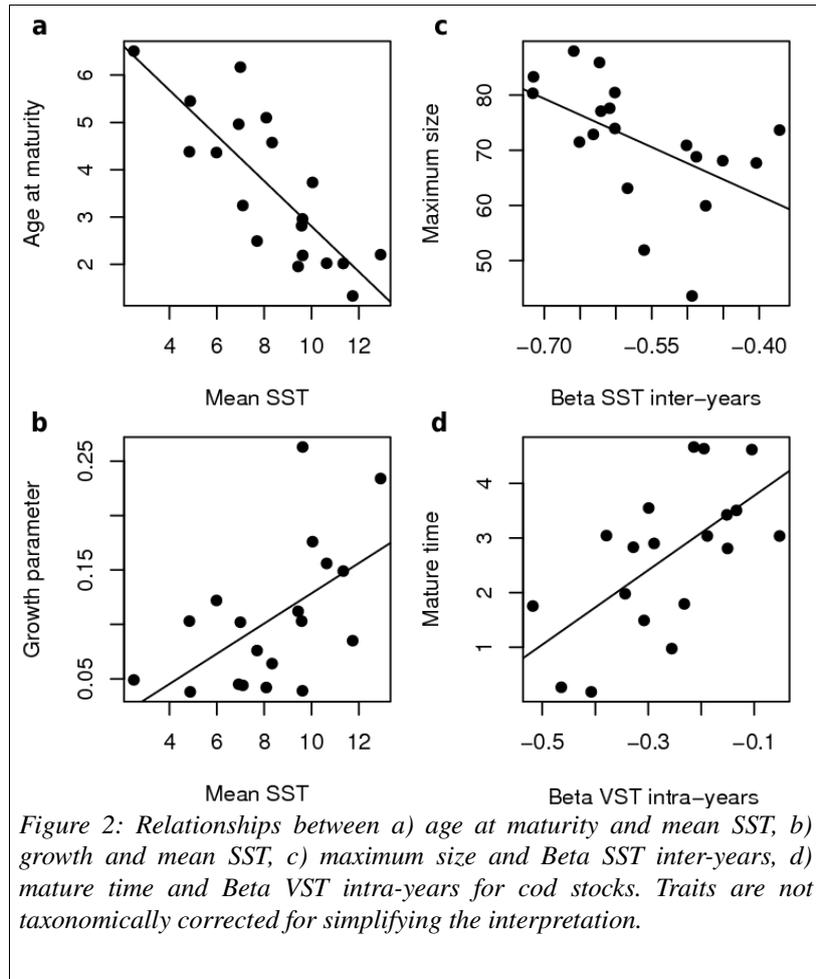
The taxonomic correction for Family were generally not found to improve the model and it has been dropped for all the traits (Table 1). Much of the variation in life-history traits was indeed generally attributed to the species or to the allometric effect. The discard of the Family level allowed to save 11 degrees of freedom that prevented from over-fitting. The distribution of residuals was checked by comparisons to theoretical gaussian distributions. Residuals of all the variables were found to meet the gaussian assumption tested using the komolgorov-Smirnov test. Residuals of the models were then collected.

Correction	A <sub>50</sub>	K	T <sub>m</sub>	L <sub>max</sub>	r'	F <sub>50</sub>
Full model	145.1	199.3	262.1	36.1	154.6	215
-Order	148.1	197.7	260.1	41.5	152.6	213.9
-Family	143.1	197.3	260.3	34.1	152.6	213
-Species	148.3	218.1	271.3	78.8	163.8	361.1
-Lmax	159.9	198.1	263.9	NA	158.2	217
Model retained	~Order +Species+L <sub>max</sub>	~Species	~Species+L <sub>max</sub>	~Order +Species	~Species+L <sub>max</sub>	~Species+L <sub>max</sub>
AIC	143.1	195.4	258.3	34.1	150.6	212.1

*Table 1: AIC of the successive models for the selection of the taxonomic correction for life-history traits. The last part of the table shows the model selected with their AIC.*

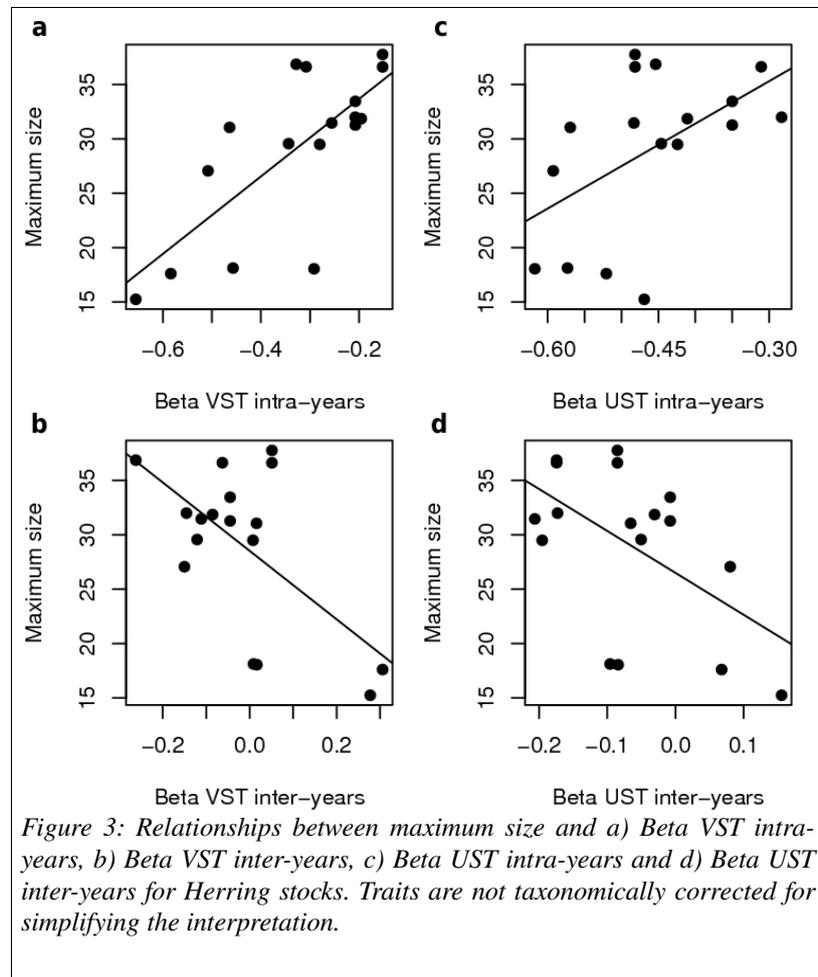
### **Are life-history traits associated with environmental noise ?**

Our dataset documented enough stocks for a relevant intra-specific analysis for three different species. We will then be able to detail the cases of cod (*Gadus morhua*, 19 stocks), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*, 14 stocks) and herring (*Clupea harengus*, 17 stocks). Associations between life-history traits and environmental variables were statistically assessed by the Pearson correlation coefficient and its p-value, the best hypothesis (best explaining variable) was assessed using the corrected AIC for small samples (e.g., Anderson et al. 2000) that further avoided the problem of multiple testing arising here.



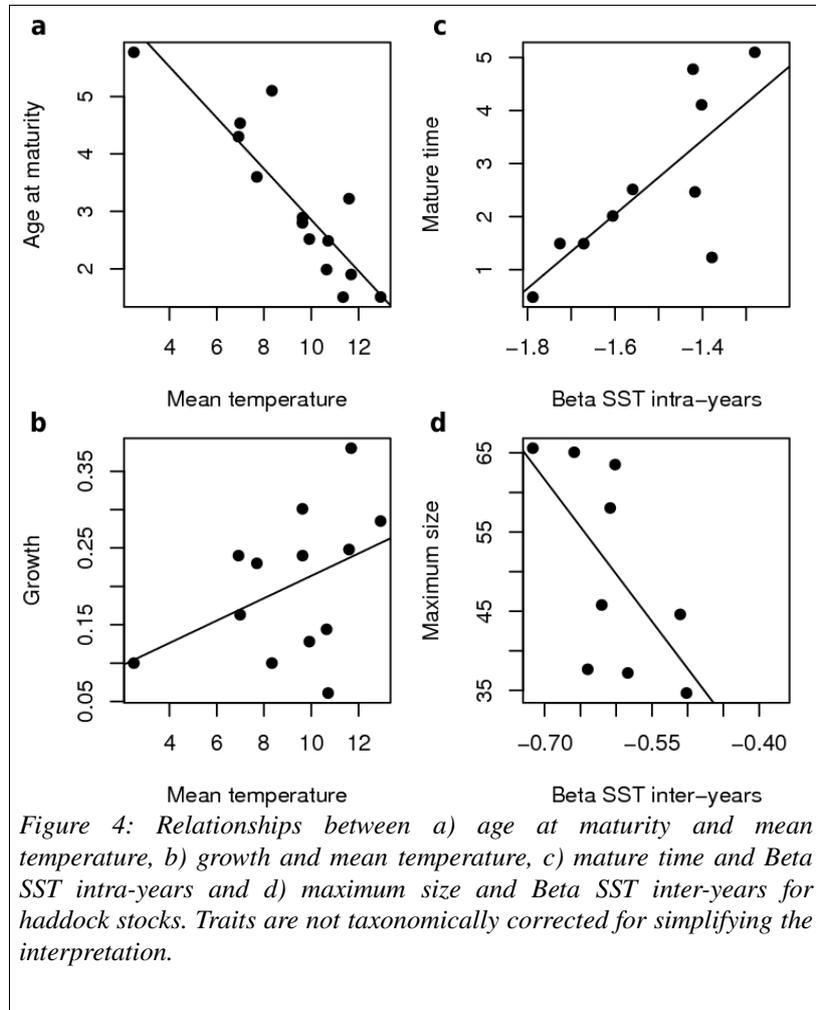
For cod stocks temperature correlated with  $A_{50}$  ( $c=-0.8$ ,  $p=0.00002$ ) and  $K$  ( $c=0.55$ ,  $p=0.014$ ) while correlations with the other traits were rather unclear (Fig. 2a and 2b). At the intra-annual scales, environmental noise for SST, VST and UST correlated with  $T_m$  (resp.  $c=0.46$ ,  $c=0.60$ ,  $c=0.39$  and  $p=0.04$ ,  $p=0.007$ ,  $p=0.096$ ), showing that stocks in areas with stronger and more regular seasonal cycle displayed less numerous mature age-classes (Fig. 2d).  $F_{50}$  was also found to negatively correlate with VST ( $c=-0.57$ ,  $p=0.01$ ) while positive correlations were found with  $L_{max}$ , that was found to be lower in areas with stronger seasonal cycle. At the inter-annual scales, the reverse patterns were found, SST negatively correlated with  $L_{max}$  ( $c=-0.48$ ,  $p=0.04$ ) as well as UST ( $c=-0.47$ ,  $p=0.04$ ) while  $F_{50}$  correlated negatively with SST ( $c=-0.48$ ,  $p=0.06$ ) meaning that stocks in reddened areas (i.e. more variable in the long-term) exhibited larger size and fecundity (Fig. 2b). However, no clear association was found with  $K$  nor  $A_{50}$ . Comparing the AICc for each alternative hypothesis showed that  $K$  and  $A_{50}$  were better explained by temperature while  $T_m$ ,  $L_{max}$  and  $F_{50}$  were better explained by

environmental noise. Overall these results showed that stocks with less numerous spawning age-class and smaller individuals were located in areas with a stronger seasonal cycle and less variable fluctuations in the long-term.



On the contrary to cod, herring stocks did not exhibit a clear correlation between temperature and  $K$  nor  $A_{50}$ ; the relationships nevertheless suggested later maturity and faster growth in higher temperature. Similarly no consistent association was found between environmental noise and  $K$  nor  $A_{50}$ . However at the intra-annual scales and as for the cod stocks, areas with the stronger seasonal cycle for VST and UST were associated with a lower  $L_{max}$  (resp.  $c=0.74$ ,  $c=0.51$  and  $p=0.0006$ ,  $p=0.03$ ) and a larger  $F_{50}$  (resp.  $c=-0.74$ ,  $c=-0.51$  and  $p=0.0006$ ,  $p=0.03$ ) (Fig. 3). At the inter-annual scales the reverse trend was also found VST and UST being negatively correlated with  $L_{max}$  (resp.  $c=-0.65$ ,  $c=-0.55$  and  $p=0.005$ ,  $p=0.02$ ) while correlating positively with  $F_{50}$  (resp.  $c=0.65$ ,  $c=0.55$  and  $p=0.004$ ,  $p=0.02$ ) (Fig. 3). Comparing the AICc further confirmed that temperature explained

better  $A_{50}$  while environmental noise explained better  $T_m$ ,  $L_{max}$  and  $F_{50}$ , the best variable being found to be the strength of the seasonality of VST. As for the cod stocks, stocks with lower maximum size and less spawning age-classes were associated with areas having stronger seasonal cycle and less variable environments in the long-term.



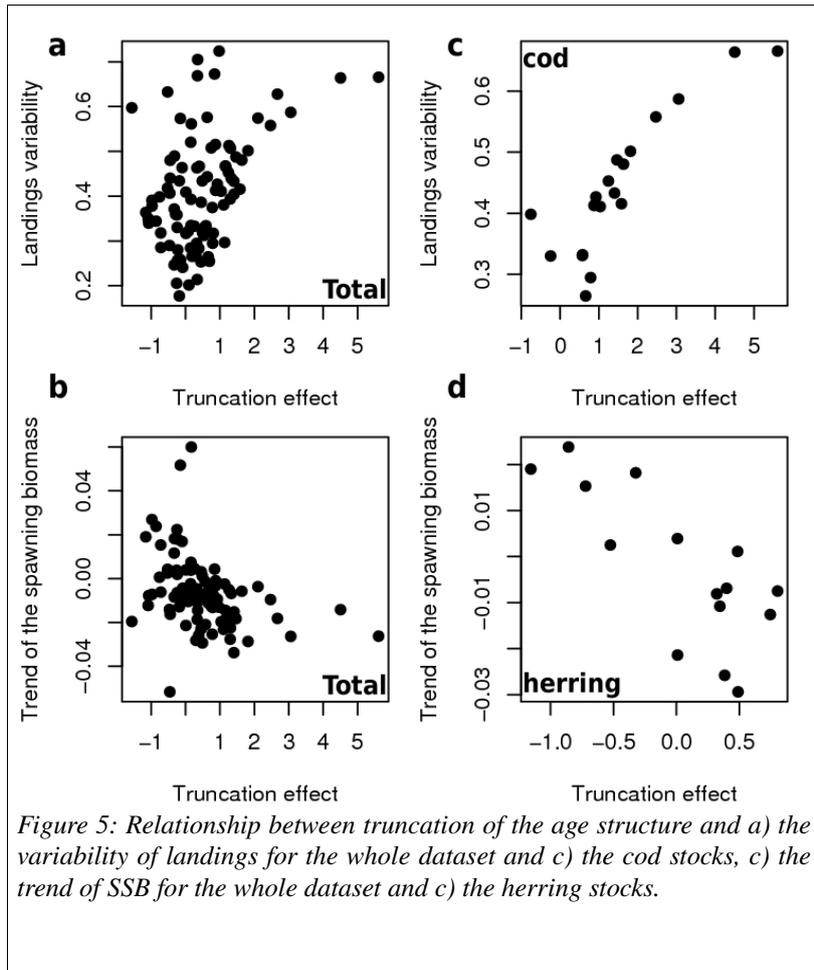
This pattern was confirmed when looking at haddock stocks. It showed a clear correlation between temperature and  $A_{50}$  ( $c=-0.79$ ,  $p=0.0008$ ) that seemed also associated with growth but with no other variable (Fig. 4). At the intra-annual scales, more seasonal areas for SST and VST were associated with lower  $T_m$  (resp.  $c=0.67$ ,  $c=0.86$  and  $p=0.03$ ,  $p=0.001$ ) and more seasonal SST was associated with lower  $L_{max}$  ( $c=0.83$ ,  $p=0.005$ ) (Fig. 4). At the inter-annual scales, areas with less variable SST in the long-time correlated with smaller maximum size ( $c=-0.62$ ,  $p=0.07$ ) (Fig. 4). These results so confirmed that stocks in areas with displaying a stronger seasonal cycle and more stability in the

long-term displayed smaller body size and less spawning age-class. The same patterns were essentially found for plaice, but they were captured as well by the temperature and made us unable to disentangle the effect of environmental noise from the effect of temperature. Stocks of sole hardly displayed any pattern with any of the environmental variables. For these species, the low number of stocks and their relative geographical closeness reduces the environmental contrasts and might obscure any pattern.

Results obtained grouping the stocks by taxonomic Order showed similar patterns and suggested that life-history traits related to demography, such as  $L_{max}$  and  $T_m$ , are associated with life-history traits in the same direction as predicted by theory. Stocks with smaller individuals and less numerous mature age-class were associated with areas displaying more stable environments in the long-term (more dominant seasonal cycles and less important long-term fluctuations) while stocks with larger individuals and more numerous mature age-class were found associated with more variable environments in the long-term.

### **Variability and trends of fish stocks**

Indeed, exploitation was found important for shaping the statistical properties of the stocks time series, as higher variability in landings and steeper declining trends in the spawning biomass were found to be associated with higher drop in the age-structure (Fig. 5a and 5b). The association between  $A_{drop}$  and the variability of landings was found important for cod (Fig. 5c) and haddock stocks, but less clear for herring stocks that did not display important values of  $A_{drop}$ . However, the relationship between  $A_{drop}$  and  $SSB_{trend}$  was found consistent across species (e.g., Fig. 5d).



Indeed such dominant fishing effects may blur the effects of other factors. In order to account for exploitation and to hierarchize the effects of life history traits and environmental noise we compared linear models as different hypotheses using their corrected AICc. As previously we focused first on the cases of cod, herring and haddock before enlarging the analysis.

The best model for cod stocks exhibited a good fit ( $r^2=0.97$ ) while remaining parsimonious. As expected after the visual inspection,  $A_{\text{drop}}$  was associated with higher variability and explained a large amount of variance (Table 2). The interaction between  $L_{\text{max}}$  and  $\beta_{\text{SSTmonth}}$  was found to explained 8% of variance, and showed that stocks with smaller maximum size in areas with a less regular seasonal cycle were found more variable. The model showed also that higher variability was associated with less long-term fluctuations in VST as well as with earlier maturity.

The best model found for herring stocks fitted less good than for cod stocks ( $r^2=0.65$ ). Interestingly,

the main effect was not found to be related to exploitation but to environmental noise.  $\beta_{USTyear}$  was found to explain 41% of variance showing, on contrary to cod, that stocks in areas that are more variable in the long-term displayed more variable landings.  $\beta_{SSTmonth}$  was found to have a negative effect, meaning that stocks in areas with a more stable seasonal cycle (and thus smaller maximum size) were found more variable.

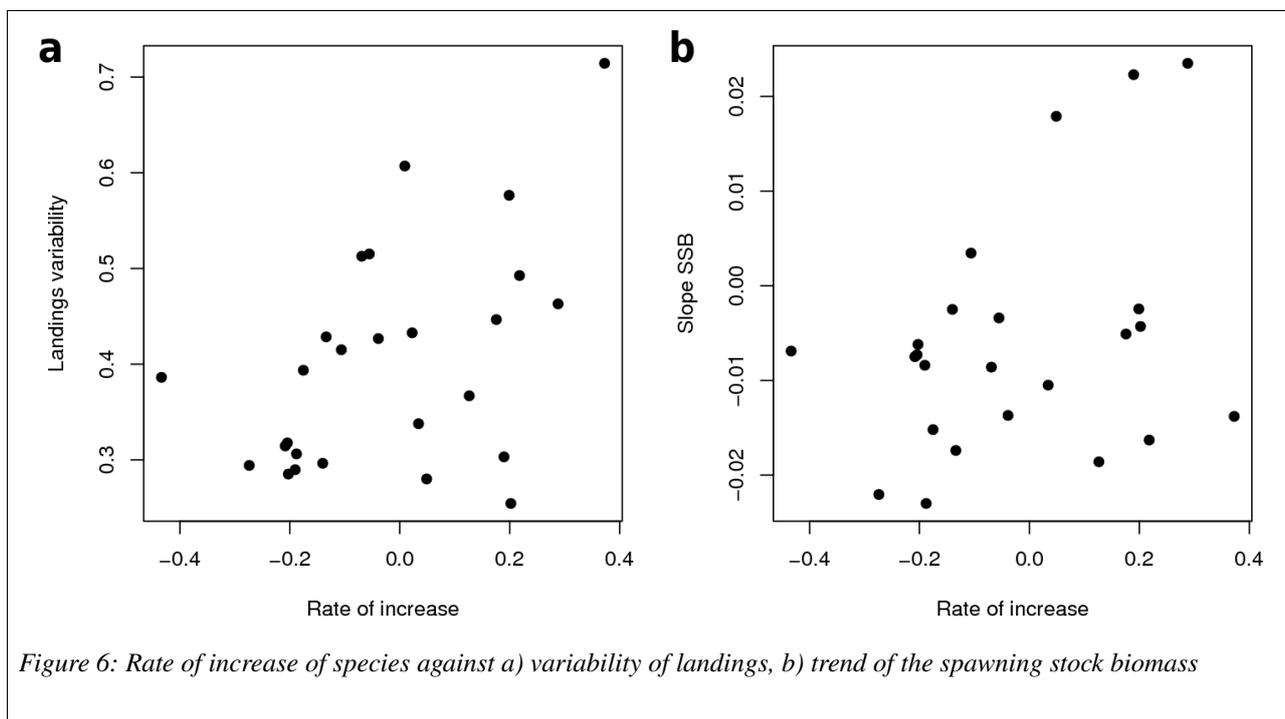
The analysis for haddock stocks was less relevant because only 9 stocks were fully documented for all the effects. The best model exhibited a good fit ( $r^2=0.97$ ) and showed that stocks with a reduced maximum size, faster growth and reduced number of spawning age-classes were associated with more variable landings (Table 2). It also showed that more dominant long-term fluctuations decreased the variability.

These results show that even if exploitation seems to be an important source of variability, environmental noise and life history traits can also affect the variability.

<i>Cod</i>	% Variance	Effect	Fvalue	pvalue
$A_{drop}$	76.1	0.05	355.3	2.8e-10
$L_{max} \cdot \beta_{SSTmonth}$	7.7	-1.32	36.1	6.2e-5
$\beta_{VSTyear}$	7.4	0.08	10.5	0.007
$A_{50}$	3.5	-0.05	16.2	0.002
$\beta_{SSTyear}$	2.3	0.2	34.6	7.41e-5
$L_{max}$	0.5	-2.2	2.4	0.14
<i>Herring</i>				
$\beta_{USTyear}$	41	-1.05	14.1	0.003
$\beta_{SSTmonth}$	22.3	-0.4	7.6	0.017
$A_{50}$	1.8	0.09	0.62	0.45
<i>Haddock</i>				
$L_{max}$	52	-1.17	81.4	8.3e-5
$K$	25.6	0.23	40.1	0.0032
$T_m$	17.5	-0.15	27.4	0.006
$\beta_{SSTmonth}$	2.4	1.8	3.8	0.12

Table 2: Best models explaining the variability of cod, herring and haddock stocks

Looking at the trend of the SSB for each species showed that  $A_{\text{drop}}$  was indeed the dominant factor. Even if the best models found for cod, herring and haddock were not fitting the data evenly (resp.  $r=0.51$ ,  $r=0.75$  and  $r=0.98$ ) they were parsimonious and, for the three species, the main factor was found to be  $A_{\text{drop}}$ . Those models indicated, as expected, that steeper decreases in SSB were associated with higher  $A_{\text{drop}}$ , but also with slower life-history traits traits. No clear effect of environmental noise was found to directly affect the trend in SSB.



We then inspected how the variability of landings and the trend of SSB were associated to the life history traits of the species. Since the comparisons were not anymore on the stock level, estimates of life history traits were obtained by taking the species effect of the fitted mixed models, while estimates of statistics were obtained by taking the mode of the distribution for each species. Results indicated that a negative association with  $A_{50}$  ( $c=-0.4$ ,  $p=0.04$ ),  $T_m$  ( $c=-0.4$ ,  $p=0.05$ ),  $A_{\text{max}}$  ( $c=-0.54$ ,  $p=0.005$ ) and a positive association with  $r'$  ( $c=0.47$ ,  $p=0.01$ ), indicating that stocks with faster life histories generally displayed more variable landings. On the other hand, the trends of the SSB were found associated with  $L_{\text{max}}$  ( $c=-0.34$ ,  $p=0.1$ ) and  $r'$  ( $c=0.34$ ,  $p=0.1$ ) showing that species with slower

life histories displayed steeper declines in SSB. This was summarized by looking at the rates of increase that showed that species with faster rates displayed the more variable landings and the less important decrease in SSB (Fig. 6).

### **Modulation by environmental noise ?**

We built four groups to investigate how the above effects were affected by environmental noise. The dataset was first separated into a group with a high truncation effect and a group with a low truncation effect. The two groups were then separated into subgroups respectively containing stocks with faster and slower intrinsic rates. The relationship between variability and environmental noise (here  $\beta_{SST_{year}}$ ) was then plotted inside each subgroup. For the group with lower truncation, the variability of landings did not show any association with environmental noise for both subgroups of stocks with faster and slower intrinsic rates (Fig. 7a and Fig. 7b). However, the group with higher truncation showed that stocks with slower intrinsic growth displayed increasing variability of landings in whiter environments (slope=0.61, student test  $p=0.02$ ) while the reverse pattern was found for the stocks with faster intrinsic rates (slope=-0.54, student test  $p=0.03$ ) (Fig. 7c and Fig. 7d). This results shows that environmental noise seems to affect the variability of stocks in top of the truncation effect, and that it acts differently between slower and faster life histories. Note that it confirmed the effects of the intra-specific models built for cod, haddock and herring. The same qualitative patterns were found for the other environmental variables but the mean temperature, while at the intra-annual scales the relationships were less consistent.

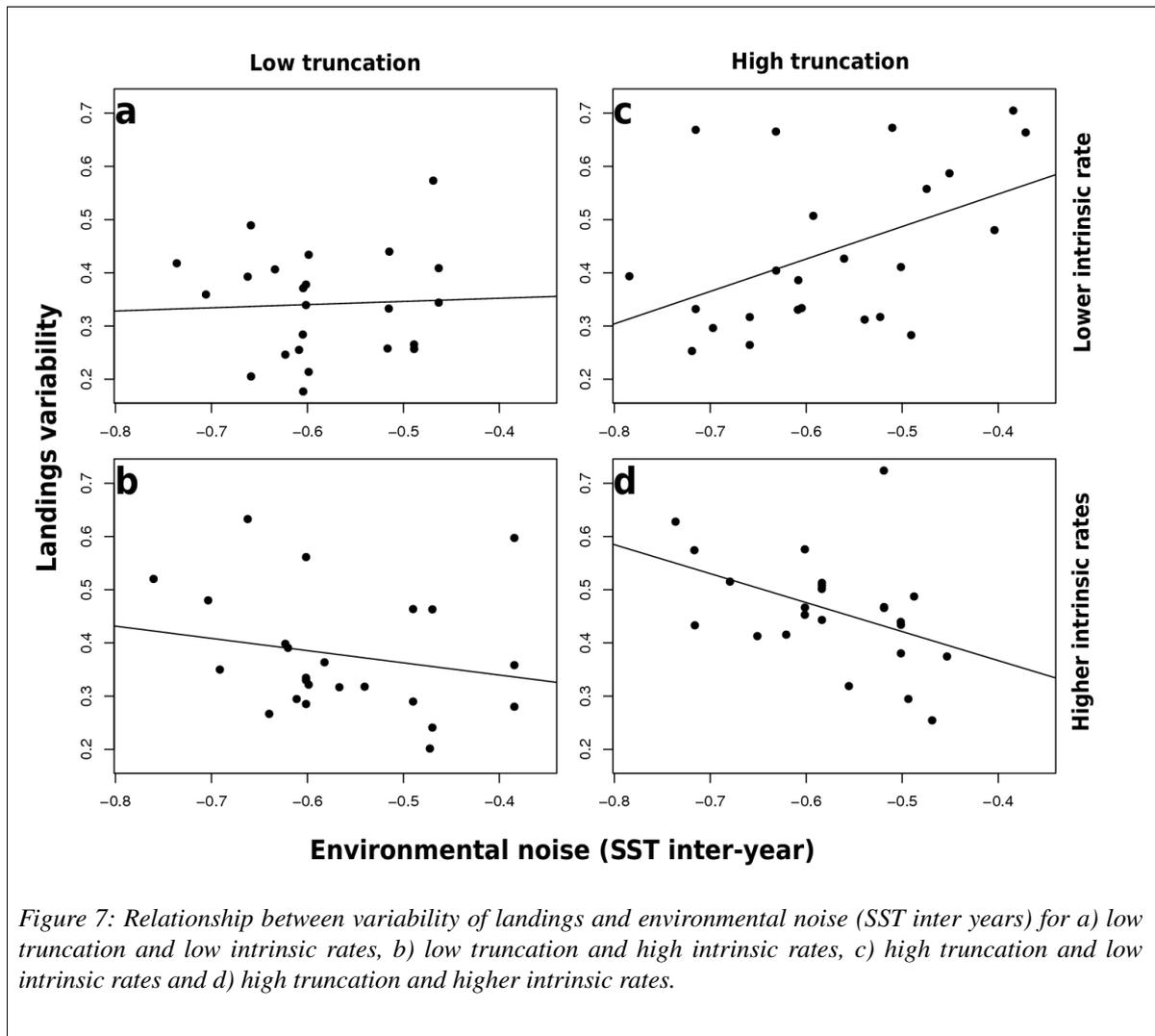
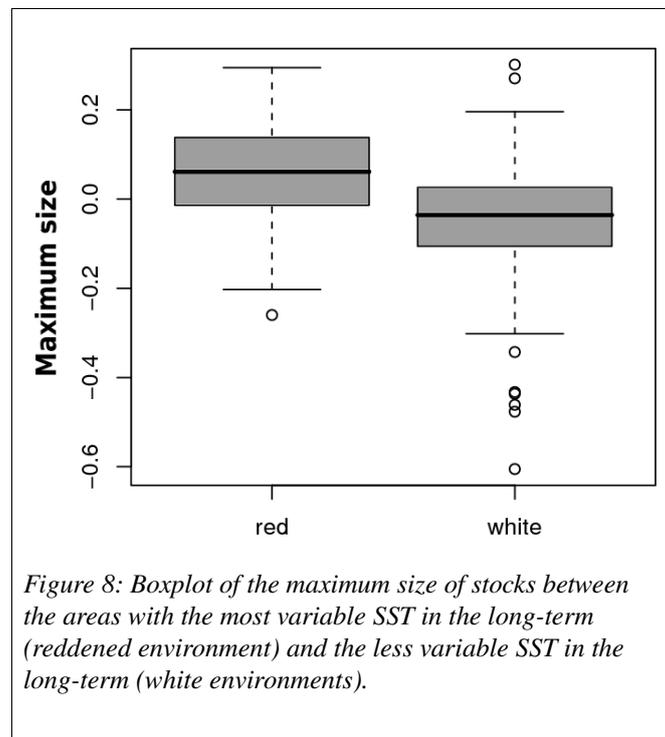


Figure 7: Relationship between variability of landings and environmental noise (SST inter years) for a) low truncation and low intrinsic rates, b) low truncation and high intrinsic rates, c) high truncation and low intrinsic rates and d) high truncation and higher intrinsic rates.

The same analysis was done for the trend in SSB but since fishing was essentially governing its pattern, we first divided the dataset into reddened and less reddened areas and then we plotted the relationship between  $A_{\text{drop}}$  and the trend of SSB for the slower and the faster stocks. No difference have been found between the subgroups, all displaying steeper slopes with higher  $A_{\text{drop}}$  suggesting that the effect of exploitation was governing alone the trend in SSB. This result so confirmed the models built for cod, herring and haddock, that did not consistently included environmental noise as an explaining variable but always included  $A_{\text{drop}}$  as a main effect. Note that potential effects of environmental noise could be blurred because reddened noise can imply runs of bad conditions on the top of exploitation and increase the trends, but reddened noise can also imply runs of good conditions that could decrease the trends.

## DISCUSSION

### Are particular life history traits associated to a given environmental noise ?



The relationships found between environmental noise and the life history traits of fish stocks were complying with theory. For cod, herring and haddock faster life history traits were generally found to be associated with environments displaying more regular seasonal cycles (redder at the intra-year scales) and long-term stability (whiter at the inter-years scales). However, not all the traits responded evenly to environmental noise and the more consistent relationships were found for life history traits that described the demographic structure of stocks, such as  $L_{\max}$  or  $T_m$ . Other traits such as  $K$  or  $A_{50}$ , that are more related to metabolic rates, seemed as expected more associated with temperature (e.g., cod Fig. 2 and see Hutchings and Myers 1994). When looking at the whole dataset, only  $L_{\max}$  displayed a consistent difference between areas with different environmental noise (Fig. 8).

The response of species to environmental noise is indeed depending on their sensitivity to environmental fluctuations, that is determined by their rate of increase for which  $L_{\max}$  is a good

surrogate (Johst and Wissel 1997, Denney et al. 2002). But  $L_{\max}$  is also a good surrogate for the number of spawners per recruit and our results can be linked up to Goodwin et al. (2006) and Saether and Bakke (2000) suggesting a continuum between survivors (slower life histories) and highly reproductive strategies (faster life histories). In one extreme would lie stocks with slower life histories that are typically slow-growing, late-maturing, long-lived with a larger body size and are less sensitive to environmental fluctuations (e.g. Gadiformes). Such strategies display an extended demography (i.e., higher  $T_m$  and higher  $L_{\max}$ ) associated with slower life histories (e.g. demersal species) that has already been seen as a bet-hedging strategy allowing to compensate for several years of recruitment failure due to consecutive bad conditions. Therefore this kind of strategies could be favoured in reddened environments because their high fecundity and their extended spawning biomass acts as a compensatory reserve (both qualitative and quantitative) allowing to spawn repeatedly and to buffer years of bad recruitment. On the other extreme, faster life histories (e.g. pelagic fishes) are typically fast-growing, earlier maturing and short-lived with a small body size and that are more sensitive to environmental fluctuations to which they can respond quickly with a high amplitude and opportunistically track and exploit environmental conditions. These highly reproductive strategies could be then favoured in environments with a more stable seasonal cycle and more stable in the long-term because such environments display a higher probability of occurrence for good recruitment conditions in the short-term. They are however potentially less resilient to reddened noise because they track more closely environmental fluctuations, and their reduced demography lower their ability to runs of bad conditions.

Indeed our dataset is neither a random sampling nor an exhaustive one and the patterns observed could then be attributed to the constitution of the dataset. However by focussing on intra-specific patterns, our study circumvented this issue since the almost exhaustive collection of Atlantic cod, herring and haddock stocks displayed consistent patterns. However, this problem still remains for

inter-specific patterns.

It remains however to assess whether the differences measured in environmental noise imply biologically meaningful differences in the fluctuations of environmental variables. To address this, we performed a complementary test. As the main issue of environmental noise is the presence of consecutive adverse conditions, we measured for synthetic yearly time series representing different colour of environmental noise the size of continuous runs of bad conditions. For a given value of  $\beta$  we generated a large number of time series of the same size (100 years) using the spectral synthesis technique (e.g. Cuddington and Yodzis 1999). For each of these time series the size of the continuous runs of bad conditions was measured. We then quantified the frequency of runs of a certain size. We arbitrarily defined bad conditions as the values lying in the first third of the total distribution. The results showed as expected that the frequency of continuous runs of bad condition were larger in reddened noise that also displayed non-negligible probabilities of long runs. The range of  $\beta$  values that was measured in our dataset is associated to substantial differences in yearly fluctuations. The values measured for  $\beta_{SSYear}$  ranged between -0.8 and -0.4 and our results indicated that such difference indicates biologically relevant differences in the size of the runs. For example the probability of having continuous bad conditions during 5 years is 23% for  $\beta=-0.4$ , while it reaches 43% for  $\beta=-0.8$ . The results shows as well that the probability of very long runs is also increased in reddened noise. These results suggest that the measured differences of environmental noise observed in our dataset implies fluctuations differing in the scale of years and can therefore have meaningful biological implications.

### **Fishing effects and changes in the age-structure.**

Our results comply as well with accepted views on the sensitivity of species to fishing according to their life history traits. Species with slower life histories are said to be more sensitive to fishing and

display steeper declines in SSB because they are less productive and recover less easily from low abundances, that was confirmed by our results that showed steeper decreasing trends in the spawning biomass of stocks and species with slower life histories (Jennings et al. 1998, Fromentin and Fonteneau 2001, Denney et al. 2002).

The analysis of the variability of time series revealed an association to increasing exploitation, that was explored here through changes in the age structure of the stocks. Indeed fishing is essentially a selective process that removes preferentially the bigger and older individuals from the population. Here, this truncation has been found to be associated with both higher variability in time series and steeper trends in the spawning biomass. Such juvenation of the stocks has already been documented for various species and it has been suggested that reduced abundance and diversity of spawners can impair the recruitment and the resilience of stocks, through tightened links (possibly nonlinear) to environmental fluctuations and reduced compensation (Beamish et al. 2006, Otteresen et al. 2006, 2008, Anderson et al. 2008).

Since Hjort (1914, 1926) we know how important is the age structure and the recruitment for the variability of fish stocks and the alteration of the age-structure can be linked to an increase of variability through several processes. The removal of older age-classes alters the spawning biomass, that constitutes the reserve for compensation, both quantitatively and qualitatively. Quantitatively, because the simple numeric removal of individuals reduces the number of spawners and the natural longevity of the stock (decreasing trends in SSB), it increases the relative importance of recruitment in the spawning biomass. The amplitude of recruitment being dependent upon environmental conditions but also upon the size of the spawning biomass, at lower abundance compensation processes are less efficient and the variability of recruitment can be transmitted more directly to the variability of the whole stock. Qualitatively, older fishes are generally recognized as better spawners

than younger ones (Birkeland and Dayton 2005). Older fishes are more successful breeders that lay better quality eggs that leads to a better survival through the larval stage. They can physically avoid bad areas and buffer environmental changes through fat-storage, while there are also some evidences of differed spawning timing between younger and older fishes (Ottersen et al. 2004). On the contrary, younger fishes are rather unexperienced breeders and since fecundity is highly related to size and/or weight, they generally lay less eggs than younger ones. Truncated populations rely more upon less efficient young spawners for reproduction while the efficiency of the natural quantitative and qualitative buffers of the spawning biomass is reduced.

However, we further show that life history traits modulate this effect since the variability of time series has been found higher for species having faster life histories. This effect has also been obtained at the inter-stock level as the intra-specific models showed that stocks with larger maximum size and more numerous spawning age-classes were found to display a reduced variability. Furthermore, we can again link up with the results of Goodwin et al. (2006). They showed that stocks with slower life histories are also the one with the more important density-dependent compensation for recruitment. This process stabilizes the recruitment at higher densities but its effect might fade with the removal of the buffer constituted by older age-classes. The truncation effect can therefore leads to higher variability and steeper declines in SSB that is further enhanced for species with slower life histories.

### **Modulation of fishing effects by environmental noise ?**

While intra-specific models showed substantial effects of environmental noise on the variability, this effect virtually disappeared when we grouped all the stocks. This indicated that either the diversity of states of exploitation or the diversity of life history traits exhibited by stocks could affect the pattern. When discretizing the stocks into four subgroups having different exploitation levels and

different life history traits, the effect of environmental noise reappeared and showed to be dependent upon both exploitation and life history traits. While no relationship was found between environmental noise and variability for the less exploited groups, the relationships appeared for the more exploited groups, displaying an increase of variability of slower stocks in white noise while the faster ones displayed an increase of variability in red noise. These results suggest that the reduction of biomass and the truncation of the age-structure may trigger the response of fish stocks to environmental fluctuations (e.g. Ottersen et al. 2006).

According to theory faster life histories seem more optimal in white noise because they are resilient to important reductions in biomass. They are however less optimal in reddened environments because they track more closely the environmental fluctuations and because they have a reduced ability to buffer runs of consecutive bad conditions. For such life-histories higher exploitation and truncation of the age-structure may tighten the link to environment and increase the tracking of slower environments. Combined with a relative density-independent reproduction (highly reproductive strategy), this increased dependency and tracking of environmental fluctuations may magnify their variability in reddened noise as predicted by theory (Johst and Wissel 1997, Petchey 2000). Conversely, slower life histories seem more optimal in reddened conditions because they allow to survive better runs of bad conditions. However, their slower growth make them less robust to white noise. The decrease of biomass associated to the truncation of the age structure fades the efficiency of compensatory reproduction and reduce the natural buffers of the spawning biomass (both quantitatively and qualitatively), that may lead the stock to a reduced ability to average over short-term environmental fluctuations. Fishing effects might then increase the sensitivity of such stocks to white noise that expresses through an increased variability. This pattern furthermore complies with previous results obtained on a dataset of large pelagics, where species with slower life histories displayed an increased variability in whiter noise and that were also less variable than

species with faster life history in reddened noise (Rouyer et al. submitted).

One could have expected that reddened environmental noise would have acted on the top of exploitation and be associated with steeper declines in spawning biomass, particularly for species with slower life histories, but our analyses did not reveal such effect. A possible explanation would be that the effect of exploitation is so strong that it masks potential effects of environmental noise. However investigating the trends of the less exploited stocks did not support this hypothesis. It is more likely that the effect of environmental noise would be difficult to detect because it can either act in the same direction of exploitation due to co-occurring bad conditions, or in the opposite direction due to co-occurring good conditions. Furthermore the extended demography of species such as bluefin thuna (*Thunnus thynnus*) have already been shown to be able to produce pseudo-cycles in SSB, that would blur the detection of trends associated to exploitation (Fromentin and Fonteneau 2001).

### **The destabilization of fish stocks**

Our study suggest that along the continuum proposed by Goodwin et al. (2006) and Saether and Bakke (2000), life history strategies of fished stocks may reflect the stochastic properties of their environment. More stable environments, displaying a regular seasonal cycle and white inter-annual fluctuations, may favour highly reproductive strategies because regular seasonal patterns and random inter-annual fluctuations allow for a large diversity of reproductive options that can efficiently be exploited while reducing the probability of harmful runs of bad conditions. Les stable environments, displaying a less regular seasonal cycle an more reddened inter-annual fluctuations, may favour an extended demography and a «survivor» reproductive strategy allowing to breed repeatedly and to buffer consecutive runs of bad conditions. Such a view could be completed by investigating the spawning time per year available for stocks, that one would expect to be larger for

more opportunistic species, but also how environmental noise transmits into biological parameters (Laakso et al. 2001, 2003, 2006, Humphries and Umbanhowar 2007)

Considering the effects induced by changes in the age-structure of fish stocks due to exploitation has been recognized growing importance in fisheries ecology (Longhurst 2002, Law 2000, 2007, Jorgensen et al. 2007). The selective removal of bigger fishes can affect stocks life history in the short-term (e.g. Rochet 1998) but also in the long-term (Ernande et al. 2004). However only a few studies consider the dynamical implications of such disturbances (Anderson et al. 2008, Stenseth and Rouyer 2008). By investigating the relationship between life history traits and environmental noise, we put forward that exploitation may push stocks towards states where they are more sensitive to environmental fluctuations, but we show that the type of life history strategy may affect the response to such deviation from the equilibrium state. The stress of exploitation on stocks whose life histories are more optimal in stable environmental conditions would make them more sensitive to variable conditions and conversely, life histories more optimal in variable environments would respond by an enhanced sensitivity to more stable environments. We underline here that establishing the interaction between life history traits and environmental properties may be central to understand the response of fish stocks to exploitation and changes in the mean or in the variability of the environment (Wigley et al. 1998).

## REFERENCES

- Anderson D. et al. (2008). Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature*, 452: 835-839.
- Anderson C. et al. (2000). Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 912-923.
- Bakun, A. and Parrish, R. (1982). Turbulence, transport and pelagic fish in the California and Peru current system. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 23: 99-112.
- Baumgartner T. et al. (1992). Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa-Barbara basin, California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 33: 24-40.
- Beamish, R. et al. (2006). Longevity overfishing. *Progr. Oceanogr.*, 68: 289-302.
- Begg, G., and Waldmann, J. (1999). A holistic approach to fish stock identification. *Fish. Res.*, 43: 35-44.
- Birkeland, C. and Dayton, P. K. (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol. Evol.*, 20 (7): 356-358.
- Bjørnstad, O. N. and Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293: 638-643.
- Blackburn, T. and Duncan, R. (2001). Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *Journal of Biogeography*, 28: 927-939.
- Breaker, L. C. (2006). Nonlinear aspects of sea surface temperature in Monterey Bay. *Progr. Oceanogr.*, 69: 61-89.
- Cuddington, K. M. and Yodzis, P. (1999). Black noise and population persistence. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 266: 969-973.
- Denney, N. et al. (2002). Life-history correlates of maximum population growth rates in marine fishes. *Proc. Roy. Soc. B.*, 269: 2229-2237.
- Ernande, B. et al. (2004). Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. Roy. Soc. B.*, 271: 415-423.
- Fromentin, J.M. et al. (2005). Open environmental databases for open-sea fisheries biologists. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 58 (5): 1756-1760.
- Fromentin, J.-M. and Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research*, 53 (2): 133-150.
- Goodwin, N. B. et al. (2006). Life history correlates of density-dependent recruitment in marine fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63: 494-509.

- Halley, J. M. (1996). Ecology, evolution and 1/f noise. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 33-38.
- Heath, J. P. (2006). Quantifying temporal variability in population abundances. *Oikos*, 115: 573-581.
- Heino, M. and Sabadell, M. (2003). Influence of coloured noise on the extinction risk in structured population models. *Biol. Cons.*, 110 , 315-325.
- Hilborn, R. and Walters, C. J. (2003). *Quantitative Fisheries Stock Assessment*. Springer.
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern europe. *Rapp. P.-V. Cons. Int. Explor. Mer* , 20: 1-227.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer* , 1: 5-38.
- Humphries, M. and Umbanhowar, J. (2007). The impact of environmental variability on ecological systems, chap. *Filtering Environmental Variability: Activity optimization, thermal refuges, and the energetic responses of endotherms to temperature*, (pp. 61-87). Springer.
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the north atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*, 269: 676-679.
- Hutchings, J. A. and Myers, R. A. (1994). Timing of cod reproduction: interannual variability and the influence of temperature. *Mar Ecol Prog Ser* , 108: 21-31.
- Inchausti, P. and Halley, J. (2002). The long-term temporal variability and spectral colour of animal populations. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 1033-1048.
- Jennings, S. and Kaiser, M. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in marine biology*, 34: 201-352.
- Johst, K., & Wissel, C. (1997). Extinction risk in a temporally correlated fluctuating environment. *Theor. Popul. Biol.*, 52: 91-100.
- Jørgensen, C. et al. (2007). Managing evolving fish stocks. *Science*, 318: 1247-1248.
- Kaitala, V. et al. (1997). Population dynamics and the colour of environmental noise. *Proc. R. Soc. Lond., B* , 264: 943-948.
- Laakso, J. et al. (2001). How does environmental variation translate into biological processes. *Oikos*, 92: 119-122.
- Laakso, J. et al. (2003). Non-linear biological responses to disturbance: consequences on population dynamics. *Ecological Modelling*, 162: 247-258.
- Laakso, J. et al. (2006). Population dynamic consequences of adaptive growth rate in fluctuating environment. *Ecological Modelling*, 194: 132-140.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 659-668.

- Law, R. (2007). Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Mar Ecol Prog Ser*, 335: 271-277.
- Lawton, J. H. (1988). More time means more variation. *Nature*, 334: 563.
- Longhurst, A. (2002). Murphys law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fish. Res.*, 56: 125-131.
- Myers, R., et al. (1995). Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science*, 269: 1106-1108.
- Ottersen, G. (2008). Pronounced long-term juvenation in the spawning stock of arcto-norwegian cod (*gadus morhua*) and possible consequences for recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65: 523-534.
- Ottersen, G. et al. (2004). Marine ecosystems and climate variation, chap. The response of fish populations to ocean climate fluctuations, (pp. 73-94). Oxford University Press.
- Ottersen, G. et al. (2006). Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*gadus morhua*) stock. *Fisheries Oceanography*, 15: 230-243.
- Perry, R. I. et al. (2008). Sensitivity of marine systems to climate change and fishing: concepts, issues and management responses. *J. Mar. Sys.*, In press.
- Petchey, O. L. (2000). Environmental colour affects aspects of single-species population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 267: 747-754.
- Petchey, O. L. et al. (1997). Effects on population persistence: the interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 264: 1841-1847.
- Planque, B. et al. (2008). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J. Mar. Sys.*, in press.
- Ravier, C., and Fromentin, J. M. (2001). Long-term fluctuations in the eastern atlantic and mediterranean bluefin tuna population. *ICES. J. Mar. Sci.*, 58 (6): 1299-1317.
- Reznick, D. et al. (2002). r- and k-selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83, 1509-1520.
- Ripa, J., and Lundberg, P. (1996). Noise colour and the risk of population extinctions. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 263: 1751-1753.
- Rochet, M.-J. (1998). Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 371-391.
- Rochet, M.-J. et al. (2000). Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos*, 91: 255-270.

- Rouyer, T. et al. (2008). Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries. *Proc. Nat. Ac. Sc.*, 105: 5420-5425.
- Rouyer, T. et al. (submitted). Environmental noise affects the fluctuations of atlantic large pelagics.
- Schwager, M. et al. (2006). Does red noise increase or decrease extinction risk? single extreme events versus series of unfavorable conditions. *Am. Nat.*, 167: 879-888.
- Sol, D. et al. (2008). Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *Am. Nat.*, 172: S63-S71.
- Steele, J. H. (1985). A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature*, 313: 355-358.
- Sæther, B.-E. and Bakke, Ø. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81 , 642-653.
- Thomson, D. (1982). Spectrum estimation and harmonic analysis. *Proc. IEEE* , 70: 1055-1096.
- Vasseur, D. A. and Yodzis, P. (2004). The color of environmental noise. *Ecology*, 85 (4): 1146-1152.
- Wigley, T. et al. (1998). Anthropogenic influence on the autocorrelation structure of hemispheric-mean temperatures. *Science*, 282: 1676-1679.



---

## Résumé - Summary

### **Implications de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des stocks halieutiques exploités.**

L'origine de la variabilité des stocks de pêche est une question centrale en halieutique. Si l'exploitation tient un rôle important dans la réduction de biomasse, le forçage environnemental affecte de nombreux processus biologiques clés. Des résultats théoriques récents ont montré que la nature des fluctuations environnementales, la couleur du bruit environnemental, avait des implications écologiques importantes sur les populations et notamment sur leurs fluctuations. De plus, les effets environnementaux peuvent agir en interaction avec l'exploitation qui ne consiste pas en un simple prélèvement d'individus, mais qui modifie profondément la démographie, la structure et les interactions trophiques des stocks. Au travers de l'analyse extensive de séries temporelles, on essaye ici de comprendre les effets de la couleur du bruit environnemental sur la variabilité des stocks en fonction de leurs caractéristiques biologiques (traits d'histoire de vie) et de leur état d'exploitation. Le développement d'une technique de comparaison des séries temporelles permet de proposer que les fluctuations des grands pélagiques de l'Atlantique sont héritées de l'interaction entre effets environnementaux, dynamique interne et dynamique de l'exploitation. On montre ensuite que la couleur du bruit environnemental affecte la variabilité des séries temporelles, mais que son effet dépend des traits d'histoire de vie des espèces. Enfin, des résultats préliminaires sur les stocks benthodémersaux et pélagiques de l'Atlantique Nord, suggèrent que l'exploitation augmente la sensibilité des stocks à la couleur du bruit environnemental et affecte leur variabilité en fonction de leurs traits d'histoire de vie.

Mots-clés : séries temporelles; ondelettes; couleur du bruit environnemental; variabilité des stocks halieutiques; traits d'histoire de vie; pêche.

### **Implications of the colour of environmental noise on the variability of exploited fish stocks.**

The origin of fish stocks variability is a key question in fisheries science. The exploitation indeed has an important effect in terms of biomass reduction, but environmental forcing is of central interest as it affects numerous key biological processes. Recent theoretical results have shown that the nature of the environmental fluctuations, the environmental noise, has important ecological consequences on populations and particularly on their fluctuations. In addition the effects of exploitation, that are not a simple removal of individuals but also profoundly modifies the demography, the structure and the trophic interactions of fish stocks, can interact with environmental effects. Through an extensive analysis of time series we aim at understanding the effects of environmental noise on fish stocks variability, according to their biological characteristics (life-history traits) and their exploitation. A technique of time series comparison allows to propose that the fluctuations of Atlantic large pelagics are inherited from the interaction between environmental effects, endogenous dynamics and exploitation. We then show that the colour of environmental noise affects the variability of time series, its effects depending on the life-history traits of species. Finally, preliminary results on benthodemersal and pelagic stocks from the North Atlantic suggest that the exploitation increases the sensitivity of fish stocks to the colour of environmental noise and affects their variability, according to their life-history traits.

Keywords: time series; wavelets; environmental noise; fish stocks variability; life-history traits; fisheries