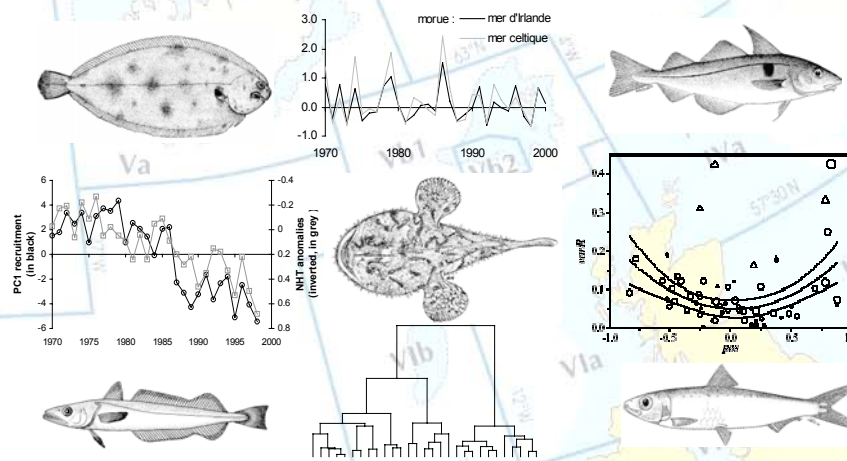


Thèse
présentée devant l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes
pour obtenir le titre de Docteur de l'ENSAR,
Mention Halieutique
par **Thomas BRUNEL**

ANALYSE DES DÉTERMINANTS ENVIRONNEMENTAUX DE LA VARIABILITÉ DU RECRUTEMENT

**APPROCHE MACROÉCOLOGIQUE APPLIQUÉE AUX POPULATIONS
EXPLOITÉES DU NORD EST ATLANTIQUE**



Préparée au
Département Sciences et Technologies Halieutiques
Unité Dynamique des Populations et Peuplements
Centre IFREMER de Brest

Soutenue le 12/01/06 devant le jury composé de :

| | |
|----------------------------|---------------------|
| MM. Loic Antoine | (Rapporteur) |
| Jean Boucher | (Directeur) |
| Thang Do Chi | (Examineur) |
| Didier Gascuel | (Examineur) |
| Raymond Laë | (Rapporteur) |
| Alain Laurec | (Examineur) |
| Jean-Pierre Plormel | (Invité) |

Résumé :

Le recrutement - nombre de jeunes individus issus de la reproduction qui contribuent annuellement au renouvellement des stocks de poissons exploités - est un facteur clé de la dynamique de ces stocks. La forte variabilité du recrutement de la plupart des populations est liée en grande partie à l'influence des facteurs de l'environnement sur la survie lors des premiers stades de développement. La compréhension du déterminisme de cette variabilité est primordiale pour une gestion efficace des stocks.

Cette thèse avait pour objectif de généraliser un certain nombre de points concernant l'influence de l'environnement sur le recrutement, par l'utilisation d'une approche macroécologique portant sur l'ensemble des populations exploitées de l'Atlantique Nord-Est.

Le premier chapitre de la thèse répertorie les différentes sources de données de recrutement disponibles, évalue leur cohérence et leur fiabilité. Les estimations du recrutement issues des modèles d'analyse de cohortes, concernant plus de 60 populations de 18 espèces, sont finalement retenues pour l'analyse de la variabilité du recrutement.

Le second chapitre présente les concepts et les méthodes d'analyse de la variabilité du recrutement. La synthèse des grandes hypothèses du déterminisme du recrutement permet de préciser les influences respectives des facteurs environnementaux et des autres facteurs sur la variabilité du recrutement. Les relations stock/recrutement sont ensuite présentées, en partant du cas concret des populations considérées dans cette étude. Le chapitre se termine par la présentation des différentes voies d'étude de la variabilité du recrutement et la justification du choix d'une approche macroécologique.

Le troisième chapitre analyse les corrélations des variations du recrutement entre les populations et met en évidence des ensembles de populations dont les variations du recrutement ont été synchrones. Ces synchronismes représentent des communautés de réponse du recrutement des populations à l'influence des facteurs environnementaux et témoignent donc du contrôle environnemental des variations du recrutement.

Le quatrième chapitre analyse les différences de variabilité du recrutement entre les populations. Il est notamment montré que les populations situées près des limites Nord et Sud des aires de répartition géographique des espèces présentent une variabilité du recrutement plus forte que celles situées au centre de ces aires. Cette relation est cohérente avec les théories de la macroécologie, selon lesquelles les populations en limite de distribution seraient affectées de façon plus marquée par les fluctuations des conditions environnementales qu'elles rencontrent.

Le cinquième chapitre examine la correspondance entre les variations à long terme du recrutement et les changements récents du climat dans l'Atlantique Nord. La tendance dominante du recrutement de 40 populations durant les trente dernières années est fortement corrélée au signal dominant des variations de la température de surface du Nord-Est Atlantique, lui-même corrélé à la cinétique globale du réchauffement climatique. Ce chapitre suggère également que la réponse des populations à ce réchauffement pourrait dépendre de leur position dans les aires de répartition des espèces.

MOTS CLES :

Atlantique Nord-Est ; biogéographie ; changement climatique ; changement de régime ; effet de la pêche ; effet de la température ; influence de l'environnement ; NAO ; tendances à long terme ; séries chronologiques ; synchronisme ; variabilité du recrutement.

Environmental determinism of recruitment variability

A macroecological approach applied to Northeastern Atlantic exploited fish populations

Recruitment - the number of young fishes that integrate each year the exploitable stock– has a central importance for stock dynamics. The high temporal variability in recruitment is a result of the environmental influence on survival during early life stages. Understanding the determinism of the influence of environment on recruitment remains one of the most important question in fisheries ecology.

The present work aimed at answering some general questions about the influence of environment on fish recruitment using a macroecological approach. The study focused on the exploited fish populations of the Northeastern Atlantic.

The first chapter of the thesis makes a review of the different methods used to estimate recruitment, compares recruitment estimates from these different methods, and discusses their reliability. Recruitment estimates from cohort analysis models, concerning more than 60 populations of 18 species, are finally retained to study recruitment variability.

The second chapter presents the main concepts and the different approaches to the study of recruitment variability. A review of the major hypotheses concerning recruitment determinism is first made in order to detail the respective influence of environmental factors and of other factors on recruitment variability. The link between stock size and recruitment is then presented, based on the analysis of the data concerning the populations considered in this work. The chapter ends with a presentation of the different approaches used to study recruitment variability, and the justification of the choice of a macroecological approach.

The third chapter analyses correlations in recruitment variations among Northeast Atlantic fish stocks, and shows the existence of groups of populations with synchronous recruitment variations. Such synchronies in recruitment correspond to similar responses of recruitment to environmental factors and hence indicate an environmental control of recruitment variations.

The fourth chapter analyses the differences in recruitment variability among populations. Recruitment variability for populations living near the borders of species distribution ranges is higher than for populations living at the centre of these ranges. According to macroecological theories this pattern of recruitment variability within species geographical ranges suggests that populations on the border of species range are more strongly influenced by environmental variability than populations at the centre of the range.

The fifth chapter investigates coherence between long term trends in recruitment and the changes in the North Atlantic climate during the last three decades. The dominant trend of recruitment variations for 40 populations, extracted by a principal component analysis, is strongly negatively correlated with the dominant signal in sea surface temperature in the North-East Atlantic, which is highly correlated to the global increase in temperature related to global warming. The chapter also suggests that the impact of the global warming on fish recruitment may depend on population position in species range.

KEYWORDS:

Biogeography ; climate change ; effect of fishing ; effect of temperature ; environmental influence ; long term trends ; NAO ; North-East Atlantic ; recruitment synchrony ; regime shift ; recruitment variability ; time series.

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à Jean Boucher, l'initiateur et le directeur de cette thèse, qui m'a offert l'opportunité d'étudier le déterminisme environnemental du recrutement par une approche originale et porteuse. Ce travail doit beaucoup à son point de vue d'écologue sur les questions halieutiques et à sa rigueur scientifique, qu'il a su me communiquer.

Je tiens ensuite à exprimer mes remerciements à Alain Laurec, qui s'est intéressé à ce travail dès ses débuts. Je suis également très reconnaissant à Loïc Antoine et Raymond Laë pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse, et à Thang Do Chi et Didier Gascuel pour avoir également participé à l'évaluation ce travail.

Cette thèse n'aurait pas vu le jour sans le soutien financier du FROM Bretagne et de la Région Bretagne. Je tiens donc témoigner ici de ma reconnaissance à Jean-Pierre Plormel, directeur du FROM Bretagne, qui a permis la réalisation de cette thèse.

Je tiens ensuite à remercier l'ensemble de l'équipe du département Sciences et Technologies Halieutiques du centre IFREMER de Brest pour son accueil chaleureux durant ces trois années de travail. Mes remerciements vont également à tous ceux qui ont, de près ou de loin, aidé à la réalisation de ce travail : Spyros Fifas pour les conseils en matière de statistiques, à Fabian Blanchard, Emmanuel Chassot, Jean-Marc Fromentin, Martial Laurans, Pascal Lorange, Benjamin Planque, Gérard Véron pour leurs commentaires, corrections et conseils avisés, à Grégory Beaugrand, Robert Bellail, Hélène DePontual, Olivier Le Pape, Jean-Claude Mahé et Yvon Morizur pour les divers documents, données ou logiciels qu'ils m'ont fourni, et à Sylvain Bermell-Fleury et Mathilde Pitel-Roudau pour l'assistance informatique.

Quelques mots de remerciement également à l'attention des doctorants et jeunes docteurs côtoyés durant cette thèse, Manon Fritsch, Martin Huret, Xavier-Allain Moppert, Christophe Rouillon, et les autres, pour les discussions, le soutien réciproque, l'émulation, et les moments d'amitié.

Enfin, mes derniers remerciements sont adressés à mes proches, mon épouse, Patricia, mes parents, frères, grands-parents, et tous les membres de ma famille. Leur affection, leurs encouragements et leur soutien permanent m'ont permis de retrouver confiance dans les moments de découragement, et de mener à bien ce travail.

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 1 |
| CHAPITRE I : LES ESTIMATIONS DU RECRUTEMENT ET LEUR FIABILITE | 7 |
| INTRODUCTION | 9 |
| 1. LES DIFFERENTES ESTIMATIONS DU RECRUTEMENT | 11 |
| 1.1. <i>Introduction.....</i> | 11 |
| 1.2. <i>Indices d'abondances calculés à partir des captures par unité d'effort (CPUE) des flottes commerciales.....</i> | 12 |
| 1.3. <i>Indices d'abondances issus des campagnes scientifiques d'évaluation directe.....</i> | 16 |
| 1.4. <i>Les estimations d'abondances par les méthodes d'analyse de cohortes.....</i> | 20 |
| 1.5. <i>Conclusion.....</i> | 27 |
| 2. SELECTION DES DONNEES UTILISEES..... | 28 |
| 2.1. <i>Introduction.....</i> | 28 |
| 2.2. <i>Séries chronologiques du recrutement disponibles.....</i> | 28 |
| 2.3. <i>Cohérence entre les données issues des analyses de cohortes et les indices d'abondance des campagnes scientifiques.....</i> | 31 |
| 2.4. <i>Données retenues pour l'analyse de la variabilité du recrutement.....</i> | 33 |
| 2.5. <i>Conclusion.....</i> | 36 |
| 3. INFLUENCE DE QUELQUES SOURCES D'ERREUR SUR LES ESTIMATIONS DU RECRUTEMENT PAR LES ANALYSES DE COHORTES | 37 |
| 3.1. <i>Estimation des abondances de recrues par l'approximation de Pope.....</i> | 37 |
| 3.2. <i>Erreurs liées aux imprécisions des statistiques de pêche.....</i> | 39 |
| 3.3. <i>Influence des erreurs de lecture d'âge.....</i> | 43 |
| 3.4. <i>Erreurs liées au choix du coefficient de mortalité naturelle.....</i> | 46 |
| 3.5. <i>Conclusion.....</i> | 49 |
| 4. CONCLUSION DU CHAPITRE I..... | 50 |
| CHAPITRE II : CADRE CONCEPTUEL ET VOIES D'ANALYSE DE LA VARIABILITE DU RECRUTEMENT | 51 |
| INTRODUCTION | 53 |
| 1. DETERMINISME DE LA VARIABILITE DU RECRUTEMENT | 54 |
| 1.1. <i>Introduction.....</i> | 54 |
| 1.2. <i>Origine environnementale de la variabilité du recrutement.....</i> | 56 |
| 1.3. <i>Rôle des facteurs densité-dépendants.....</i> | 64 |
| 1.4. <i>Influence des mécanismes densité-dépendants et indépendants sur le déterminisme du recrutement.....</i> | 69 |
| 1.5. <i>Conclusion.....</i> | 73 |
| 2. LIEN ENTRE LE RECRUTEMENT ET LA BIOMASSE FECONDE DES POPULATIONS | 75 |
| 2.1. <i>Introduction.....</i> | 75 |
| 2.2. <i>Relation stock-recrutement interspécifique.....</i> | 77 |
| 2.3. <i>Les modèles de la relation stock-recrutement.....</i> | 81 |
| 2.4. <i>Lien entre les tendances de variation du recrutement et de la biomasse féconde des stocks 90</i> | |
| 2.5. <i>Dualité de la relation stock-recrutement.....</i> | 93 |
| 2.6. <i>Conclusion.....</i> | 95 |
| 3. VOIES D'ETUDE DE LA VARIABILITE DU RECRUTEMENT | 96 |
| 3.1. <i>Exemples des différentes voies d'analyse.....</i> | 96 |
| 3.2. <i>Approche retenue.....</i> | 101 |

| | | |
|---|--|------------|
| 4. | CONCLUSION DU CHAPITRE II..... | 102 |
| 4.1. | <i>Déterminisme de la variabilité du recrutement</i> | 102 |
| 4.2. | <i>Approche retenue</i> | 103 |
| CHAPITRE III: SYNCHRONISMES DES VARIATIONS INTERANNUELLES DU RECRUTEMENT | | 105 |
| INTRODUCTION..... | | 107 |
| 1. | MISE EN EVIDENCE DE SYNCHRONISMES DE VARIATION DU RECRUTEMENT PARMIS LES POPULATIONS DU NORD-EST ATLANTIQUE..... | 109 |
| 1.1. | <i>Introduction</i> | 109 |
| 1.2. | <i>Méthode</i> | 110 |
| 1.3. | <i>Résultats</i> | 115 |
| 1.4. | <i>Discussion</i> | 118 |
| 2. | ANALYSE DE LA STRUCTURE SPATIALE ET SPECIFIQUE DE L'APPARITION DES SYNCHRONISMES 121 | 121 |
| 2.1. | <i>Introduction</i> | 121 |
| 2.2. | <i>Apparition non aléatoire des synchronismes</i> | 122 |
| 2.3. | <i>Structure spatiale</i> | 124 |
| 2.4. | <i>Structure spécifique</i> | 129 |
| 2.5. | <i>Groupes de populations synchrones</i> | 131 |
| 2.6. | <i>Discussion</i> | 133 |
| 3. | CONCLUSION DU CHAPITRE III..... | 137 |
| CHAPITRE IV : ANALYSE DES DETERMINANTS DE LA VARIABILITE DU RECRUTEMENT | | 139 |
| INTRODUCTION..... | | 141 |
| DEFINITION DE LA VARIABILITE HAUTE FREQUENCE DU RECRUTEMENT..... | | 143 |
| 1. | INFLUENCE DE LA VARIABILITE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES SUR LA VARIABILITE DU RECRUTEMENT..... | 144 |
| 1.1. | <i>Introduction</i> | 144 |
| 1.2. | <i>Variabilité des températures</i> | 145 |
| 1.3. | <i>Lien entre la variabilité des températures et la variabilité du recrutement</i> | 147 |
| 1.4. | <i>Discussion</i> | 148 |
| 1.5. | <i>Conclusion</i> | 148 |
| 2. | DIFFERENCES DE SENSIBILITE DU RECRUTEMENT AUX FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SELON LES ESPECES..... | 149 |
| 2.1. | <i>Introduction</i> | 149 |
| 2.2. | <i>Comparaison des niveaux de variabilité du recrutement des espèces</i> | 150 |
| 2.3. | <i>Discussion</i> | 153 |
| 2.4. | <i>Conclusion</i> | 155 |
| 3. | LIEN ENTRE L'INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT ET LA POSITION BIOGEOGRAPHIQUE DES POPULATIONS..... | 156 |
| 3.1. | <i>Introduction</i> | 156 |
| 3.2. | <i>Matériel et méthodes</i> | 157 |
| 3.3. | <i>Résultats</i> | 163 |
| 3.4. | <i>Analyse de la sensibilité de la relation aux incertitudes sur les estimations de la variabilité du recrutement et sur la position biogéographique des populations</i> | 166 |
| 3.5. | <i>Discussion</i> | 170 |

| | |
|--|------------|
| 3.6. Conclusion..... | 172 |
| 4. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE RECRUTEMENT ET POSITION BIOGEOGRAPHIQUE DES POPULATIONS..... | 173 |
| 4.1. Réponse des fonctions physiologiques et biogéographie | 173 |
| 4.2. Lien entre les corrélations recrutement - température et la position biogéographique des populations..... | 175 |
| 4.3. Conclusion..... | 181 |
| 5. LA PECHE MODIFIE-T-ELLE LA SENSIBILITE DES POPULATIONS AUX VARIATIONS DE L'ENVIRONNEMENT ? | 183 |
| 5.1. Introduction..... | 183 |
| 5.2. Lien entre le niveau de biomasse féconde et variabilité du recrutement. | 184 |
| 5.3. Relation entre le taux d'exploitation moyen et la variabilité du recrutement des populations..... | 187 |
| 5.4. Discussion | 189 |
| 6. CONCLUSION DU CHAPITRE IV | 190 |
| CHAPITRE V : LIEN ENTRE LES CHANGEMENTS A LONG TERME DU RECRUTEMENT ET LES CHANGEMENTS DU CLIMAT..... | 191 |
| INTRODUCTION..... | 193 |
| 1. TYPOLOGIE DES VARIATIONS A LONG TERME DU RECRUTEMENT ET LIEN AVEC LES VARIATIONS CLIMATIQUES..... | 194 |
| Préambule | 194 |
| Abstract | 195 |
| 1.1. Introduction..... | 195 |
| 1.2. Material and Methods | 198 |
| 1.3. Results | 201 |
| 1.4. Discussion | 210 |
| 2. ANALYSE DES DISCONTINUITÉS DANS LES SÉRIES CLIMATIQUES ET BIOLOGIQUES | 215 |
| 2.1. Introduction..... | 215 |
| 2.2. Méthodes de détection des discontinuités dans les séries chronologiques..... | 216 |
| 2.3. Recherche de discontinuités dans les séries d'indices climatiques et hydrologiques | 218 |
| 2.4. Recherche de discontinuités dans les séries de recrutement..... | 222 |
| 2.5. Discussion | 226 |
| 3. CONCLUSION DU CHAPITRE V | 228 |
| CONCLUSION GENERALE | 229 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 237 |
| ANNEXES..... | 255 |
| ANNEXE 1: DEMONSTRATION DE LA FORMULE PERMETTANT DE CALCULER LE RECRUTEMENT A PARTIR DE L'APPROXIMATION DE POPE DE L'EQUATION DES CAPTURES. | 257 |
| ANNEXE 2 : ZONES DE PECHE DU CIEM..... | 258 |
| ANNEXE 3 : LISTE DES POPULATIONS EVALUEES PAR LE CIEM ET CARACTERISTIQUES DES EVALUATIONS..... | 260 |
| ANNEXE 4 : SERIES CHRONOLOGIQUES DU RECRUTEMENT ISSUES DES ANALYSES DE COHORTES . | 267 |
| ANNEXE 5 : DIAGRAMME DE DISPERSION DES AJUSTEMENTS DES MODELES DE RELATION STOCK-RECRUTEMENT POUR LES 65 POPULATIONS..... | 281 |
| ANNEXE 6: COÏNCIDENCE D'APPARITION DES CLASSES D'AGE EXTREMES..... | 290 |

Introduction générale

La variabilité du recrutement : les enjeux halieutiques

En halieutique, le recrutement désigne à la fois les processus qui conduisent à l'incorporation des jeunes poissons de l'année au stock exploitable par la pêche et le bilan de ces processus, c'est à dire l'effectif initial de la nouvelle cohorte (Lasker, 1989). L'âge du recrutement est souvent défini comme l'âge auquel les jeunes poissons deviennent accessibles aux engins de pêche. Cette définition correspond plus à une réalité halieutique qu'écologique, puisque l'âge des plus jeunes poissons capturés est lié à la sélectivité de l'engin utilisé. On peut également proposer une définition plus proche de l'écologie : l'âge à partir duquel l'effectif de la cohorte est fixé et évolue ensuite selon une mortalité naturelle relativement stable d'une année à l'autre (Cushing, 1996).

Les stocks de poissons sont connus pour présenter naturellement de fortes variations d'abondance, même en l'absence de pêche. Les séries d'abondance de la sardine au large de la Californie et de l'Afrique du Sud, reconstituées à partir des dépôts d'écailles dans les sédiments, témoignent de l'alternance, durant les deux derniers millénaires, de périodes de forte abondance suivies de périodes de raréfaction (Baumgartner et al., 1992; Shackleton, 1988). Les séries à long terme du thon rouge en Méditerranée (Ravier et Fromentin, 2001), du hareng de Norvège (Cushing, 1982) ou de la morue à Terre-neuve (Rose, 2004) montrent également l'existence de variations naturelles de forte amplitude de l'abondance de ces populations. Cette variabilité naturelle des stocks de poissons a des conséquences importantes pour les professionnels de la pêche, puisqu'elle est responsable de la variabilité des captures réalisées. En 1914, Hjort écrivait déjà à propos des stocks de hareng et de morue des eaux norvégiennes : « *il existe une relation étroite entre l'effectif d'un stock de poissons et le volume des captures des pêcheries* ».

Les fluctuations de la biomasse des populations peuvent relever de différents mécanismes : variabilité de la croissance des individus, de la mortalité naturelle, ou du recrutement et de l'importance des prélèvements par la pêche. Hjort (1914), de nouveau, souligne : « *l'opinion qui prévaut généralement est que le renouvellement du stock de poisson se produit [...] sous la forme d'un incrément annuel, par l'arrivée de nouveaux individus ; [...] ce taux de renouvellement, [...] est d'une nature très irrégulière* » et plus loin « *le renouvellement des stocks dépend de nombreux facteurs qui sont tous nécessaires, et tous plus ou moins variables* ». Ainsi, la principale cause des fluctuations des stocks de poissons, et donc des captures, est la variabilité de leur recrutement (Cushing, 1996).

La gestion des pêches vise à assurer une exploitation durable des populations, c'est à dire à déterminer le niveau de prélèvement qui, à long terme, autorise le maintien à un niveau acceptable de biomasse. Selon Hall (1999), l'équation biologique de la gestion des stocks à résoudre est relativement simple : il s'agit de déterminer un niveau de capture, qui en moyenne, est équilibré par le recrutement. Ainsi, la compréhension de la variabilité du recrutement a une importance cruciale pour la gestion des stocks de poissons. La connaissance des facteurs expliquant la direction et l'amplitude des variations interannuelles du recrutement est essentielle pour affiner la fiabilité des prévisions effectuées pour la gestion à court terme. L'identification des causes de changement du recrutement à long terme permettrait d'adopter des mesures de gestion de la pêche anticipant les changements à venir du recrutement. Ce dernier aspect est d'autant plus important que l'influence des changements actuels du climat sur les populations exploitées

est aujourd'hui reconnue (conférence internationale sur l'influence du changement climatique sur les stocks de poissons d'Atlantique Nord, Bergen, mai 2004).

Etude de la variabilité du recrutement : des mécanismes clef identifiés, mais une nécessité de généraliser

Traditionnellement, l'analyse de la variabilité du recrutement a été abordée sous deux angles (Rothschild, 1989). Une première démarche a consisté à relier le niveau du recrutement à celui de l'abondance des géniteurs. La seconde a recherché à mettre en évidence les causes environnementales des variations du recrutement.

La première voie a abouti aux modèles de relation stock-recrutement (Beverton et Holt, 1957; Ricker, 1954) qui ont été élaborés pour être intégrés dans les modèles de dynamique des populations utilisés pour la gestion des stocks. Pourtant, ces modèles correspondant rarement à la réalité des données, ils sont relativement peu utilisés. Dans la pratique, la prévision du recrutement la plus utilisée est la moyenne des recrutements observés durant les années les plus récentes.

La seconde voie d'étude a consisté à identifier les processus déterminant le taux de survie des jeunes stades de vie (Cushing, 1990; Hjort, 1914; Lasker, 1981; Sinclair, 1988), ou à analyser la corrélation entre les variations de la force des classes d'âge et les facteurs de l'environnement ou du climat (Allain et al., 2001; Brander et Mohn, 2004; Jacobson et Maccall, 1995; Klyashtorin, 1998; Ottersen et al., 1994; Planque et Fredou, 1999; Toresen, 2000). Cette voie d'étude a permis d'identifier un certain nombre de mécanismes à travers lesquels des facteurs de l'environnement pouvaient influencer le recrutement, amenant ainsi une explication partielle à la variabilité du recrutement.

Ces mécanismes ont cependant été mis en évidence pour un petit nombre de cas, qui représentent probablement des cas particuliers, où un même mécanisme est resté influent sur une population assez longtemps pour qu'il puisse être identifié. La plupart du temps, les mécanismes déterminant le succès du recrutement des populations et les facteurs influant sur ces mécanismes changent dans le temps.

Objectifs de l'étude

Certains travaux ont montré quel intérêt il pouvait y avoir à tester des grandes hypothèses à l'échelle d'un ensemble, le plus large possible, de populations (Myers et Mertz, 1998). Adopter un tel point de vue macroscopique a, par exemple, permis de démontrer l'existence d'un lien, simple mais hautement représentatif puisque montré pour un nombre important de populations, entre la force du recrutement et la biomasse des géniteurs (Mackenzie et al., 2003; Myers et Barrowman, 1996). A cette échelle d'étude, les populations représentent des réalisations individuelles d'expériences naturelles réalisées dans des conditions différentes. On se propose dans ce travail d'adopter un tel point de vue macro-écologique afin d'analyser les déterminants environnementaux de la variabilité du recrutement.

Le but de ce travail est donc de tester certaines grandes relations entre les caractéristiques de la variabilité du recrutement et celles de l'environnement rencontré par les espèces. Ceci dans le but d'apporter des éléments de réponse à de grandes questions de l'écologie halieutique :

- peut-on identifier des communautés de réponse du recrutement des populations aux variations des facteurs de leur environnement ?
- qu'est ce qui détermine l'amplitude des variations du recrutement des populations ?
- quelle est l'influence respective de la pêche et des variations climatiques sur les changements à long terme du recrutement ?

Cadre de l'étude

Parmi les grandes zones océaniques productives du monde, les écosystèmes de la marge continentale de l'Europe et de l'Amérique du Nord sont ceux qui ont supporté le plus tôt le développement d'une pêche intensive (FAO, 2005). De ce fait, ils sont aussi les premiers pour lesquels des cas de surexploitation de stocks ont été diagnostiqués, et où la nécessité d'un suivi des populations s'est manifestée (Smith, 1988). Dans l'Atlantique Nord-Est, du détroit de Gibraltar au Spitzberg, de la mer Baltique à l'Islande, de nombreux stocks de poissons ont donc fait l'objet d'un suivi régulier depuis plusieurs décennies. De par l'abondance des données disponibles, cette zone d'étude se prête donc tout particulièrement à l'analyse comparée des caractéristiques de la variabilité du recrutement.

Le choix de l'Atlantique Nord-Est pour réaliser ce travail se justifie également sur le plan écologique. Malgré la vaste échelle géographique, les différentes zones présentent une certaine cohérence de fonctionnement, marquée par la forte saisonnalité des processus (production planctonique, cycles de reproduction), des compositions spécifiques similaires, la dépendance à un même système climatique. L'échelle géographique de cette zone d'étude permet d'embrasser une large diversité de conditions environnementales locales : des régions tempérées des côtes de la Péninsule Ibérique aux régions sub-arctiques de la mer de Barents, des mers semi-fermées comme la mer Baltique aux bancs hauturiers comme les îles Féroé ou Rockall. Les différentes espèces exploitées en Atlantique Nord-Est se répartissent en un certain nombre de populations locales. Pour un certain nombre d'espèces, l'ensemble des populations rencontrées en Atlantique Nord-Est couvre la totalité de l'aire de répartition de l'espèce. Le choix de cette zone d'étude permet donc d'observer la réalisation du recrutement d'une même espèce dans une large gamme de conditions environnementales, mais aussi de régime d'exploitation, ce qui renforce les chances de faire apparaître un effet significatif de ces deux grandes sources d'influence.

Plan de l'étude

Le premier chapitre de ce mémoire a pour objectif d'analyser la pertinence de différentes sources de données pour analyser la variabilité du recrutement. Les différentes méthodes d'évaluation des stocks fournissant des séries temporelles d'abondance de recrues sont passées en revue, en mettant l'accent sur leurs sources d'incertitudes respectives. Les différentes sources de données disponibles pour les populations du Nord-Est Atlantique sont ensuite présentées, la cohérence des informations fournies par ces différentes sources est analysée, et le choix des données utilisées par la suite est argumenté. Enfin, une analyse de l'effet de différentes sources d'erreur sur les estimations du recrutement retenues est présentée.

Le second chapitre présente le cadre des concepts qui servira de base pour ce travail et définit la méthode d'étude la plus appropriée pour répondre aux questions posées. Le lien entre la variabilité du recrutement et les fluctuations des conditions environnementales est d'abord présenté à travers une synthèse des grandes hypothèses concernant le déterminisme du recrutement. La relation entre l'abondance des recrues et la biomasse des géniteurs est ensuite analysée à différentes échelles temporelles en prenant pour exemple concret le cas des populations du Nord-Est Atlantique. Les différentes voies d'étude de la variabilité du recrutement sont finalement exposées afin de motiver le choix de l'approche retenue pour ce travail.

Le troisième chapitre a pour objet l'analyse des cohérences dans les variations interannuelles du recrutement entre populations. De tels synchronismes du recrutement indiquent en effet l'existence de communautés de réponse du recrutement des populations aux variations des conditions environnementales. Après avoir réalisé l'inventaire de ces synchronismes au sein des populations du Nord-Est Atlantique, les caractéristiques spatiales et spécifiques de l'apparition des cas de synchronismes sont analysées.

Le quatrième chapitre vise à comprendre l'origine des différences de variabilité¹ du recrutement observées entre populations. L'influence de différents facteurs (variance des conditions environnementales, effet des stratégies vitales des espèces, influence de l'exploitation) sur la variance du recrutement des populations est testée. L'hypothèse d'un lien entre la sensibilité des populations aux fluctuations de l'environnement et leur degré d'adaptation à cet environnement est ensuite testée en analysant la relation entre la variance du recrutement des populations et leur position géographique dans l'aire de répartition des espèces.

Le cinquième chapitre traite des tendances à long terme du recrutement, communément attribuées aux effets des changements des conditions climatiques et à ceux des changements de la biomasse de géniteurs liés à l'influence de la pêche. La variabilité du climat de l'Atlantique Nord-Est, et ses effets sur les conditions océanographiques et sur la biologie sont d'abord présentés. L'analyse de la correspondance des changements du recrutement des populations de poissons avec les variations du climat est ensuite menée. Enfin, l'hypothèse de l'existence de changements de régime dans les écosystèmes du Nord Est Atlantique est envisagée à travers l'analyse des discontinuités dans les séries de recrutement et de température.

¹ Le terme variabilité désigne à la fois « *le caractère de ce qui est variable* » et « *la grandeur qui mesure l'ampleur des variations d'un caractère* ». C'est ce second sens du mot *variabilité* qui est étudié dans ce chapitre.

Chapitre I : Les Estimations du Recrutement et leur Fiabilité

Introduction

Les fluctuations de captures réalisées sur les stocks de poissons par la pêche ont toujours constitué un enjeu économique et social important. C'est à la fin du 19^{ème} siècle qu'est apparue aux scientifiques la nécessité de réaliser le suivi des abondances de ces populations afin de pouvoir en étudier les variations (Smith, 1988). Les premières évaluations dans le cadre du CIEM¹ furent menées au début du 20^{ème} sur la plie et le hareng de Mer du Nord, afin de répondre aux problèmes de surpêche que connaissaient déjà ces populations. Depuis l'intensification de l'activité de pêche, et la prise de conscience de la nécessité de gérer les stocks de poissons, le principe de l'évaluation s'est généralisé, et a bénéficié de nombreux développements méthodologiques. Aujourd'hui, sur les 584 stocks commerciaux d'animaux marins faisant l'objet d'un suivi scientifique à travers le monde, 441 font l'objet d'une évaluation (FAO, 2005). Dans l'Atlantique Nord-Est, l'évaluation de plus d'une centaine de stocks est réalisée annuellement par des groupes de travail internationaux se réunissant dans le cadre du CIEM (CIEM, 2004a).

Les méthodes de gestion des stocks modernes se basent sur des modèles de dynamiques de populations structurés en âge, plus rarement en taille, qui nécessitent que les évaluations soient réalisées pour chaque classe d'âge. Ces évaluations, menées de façon récurrente depuis un certain nombre d'années, fournissent maintenant des séries chronologiques d'abondance de recrues relativement longues qui permettent de rendre compte des fluctuations historiques du recrutement des populations de poissons exploitées. Ces séries chronologiques constituent la donnée primordiale pour l'étude de la variabilité du recrutement et de son déterminisme écologique.

Il existe un éventail assez large de méthodes d'évaluation des stocks de poissons. Certaines méthodes constituent de simples applications des techniques classiques d'estimation d'abondance des populations par échantillonnage, d'autres font appel à des techniques de modélisation plus complexes. Ces différentes méthodes sont utilisées dans des circonstances différentes, selon la nature et la quantité de données récoltées et les objectifs et du contexte de l'évaluation.

Toute estimation peut être entachée d'erreurs, aléatoires ou systématiques (biais), qui peuvent être structurelles (liée à la définition mathématique de l'estimateur) ou liées aux données utilisées. Les évaluations de stocks de poissons se basent sur des données collectées en mer, par les pêcheurs ou par les scientifiques, qui sont entachées par différentes sources d'erreurs (mesure, collecte de l'information). Ces données sont utilisées par des modèles basés sur un certain nombre d'hypothèses, qui peuvent également générer des biais et des incertitudes. Des telles incertitudes sont susceptibles de fausser les résultats des analyses menées sur les séries chronologiques d'abondances de recrues. Il est donc important de connaître les différentes sources d'incertitude et d'évaluer leur influence sur les données qui seront utilisées.

¹ CIEM : Conseil International pour l'Exploration de la Mer.

Ce premier chapitre a donc pour objectif de recenser les différentes sources de données de recrutement disponibles, de les comparer et de choisir les estimations de recrutement qui permettent de disposer de séries temporelles longues et fiables afin d'analyser les processus écologiques.

Les différentes méthodes d'évaluation sont d'abord brièvement décrites, en exposant pour chacune d'elle, le principe de l'évaluation, les circonstances dans lesquelles la méthode est généralement utilisée, et les sources d'incertitude propres à ces estimations. Les données de recrutement disponibles pour les différents stocks de la zone Nord-Est Atlantique, sont ensuite présentées, et la cohérence des informations sur les variations du recrutement fournies par les différentes méthodes est analysée en comparant les séries chronologiques. Les arguments ayant conduit à opérer le choix des estimations issues des analyses de cohortes sont discutés. Enfin, on tentera une estimation de l'influence sur les estimations du recrutement de différentes sources d'erreur des méthodes d'évaluation.

1. Les Différentes Estimations du Recrutement

1.1. Introduction

Les estimations d'abondance des populations naturelles sont généralement obtenues par des méthodes d'échantillonnage, c'est à dire, le prélèvement d'une fraction de la population, selon un plan d'échantillonnage déterminé, et le calcul d'un estimateur d'abondance et de sa variance associée. Dans le cas des populations de poissons, cette opération est compliquée par la difficulté à échantillonner ces populations. L'échantillonnage des populations marines, par pêche ou par sondage acoustique, est réalisé lors de campagnes à la mer, nécessitant des moyens importants et coûteux (un navire océanographique et son équipage) et soumis aux aléas climatiques. La quantité d'information collectée par de tels échantillonnages est par conséquent limitée. Les statistiques de l'activité des bateaux de pêche et de leurs débarquements représentent en revanche une source d'information beaucoup plus abondante sur les stocks de poissons. Ces statistiques, lorsqu'elles sont collectées et couplées à des échantillonnages biologiques des captures, constituent une source de données très complète pour réaliser des évaluations de stocks. Données de captures, commerciales ou scientifiques, peuvent être utilisées pour calculer des estimateurs de l'abondance ou être utilisées dans des modèles analytiques simulant la dynamique des populations et permettant le rétrocalcul des abondances historiques pour chaque classe d'âge.

Cette première partie passe en revue différentes méthodes d'évaluation susceptibles de fournir des estimations du recrutement : l'utilisation des captures par unité d'effort des navires, les évaluations directes, et les analyses de cohortes. Pour chacune de ces méthodes, le principe du calcul d'estimations d'abondance est présenté, ainsi que les différentes sources de biais et d'incertitudes et les cas de figures où chaque méthode est utilisée.

1.2. Indices d'abondances calculés à partir des captures par unité d'effort (CPUE) des flottilles commerciales

1.2.1 Lien entre CPUE et abondance de la population

D'après Gulland (1969), la capture réalisée sur un stock pendant un intervalle de temps court (p.ex. une opération de pêche, une marée) rapportée à l'effort de pêche¹ déployé pour réaliser cette capture, est proportionnelle à la densité de la population. Si on formule l'hypothèse d'une répartition homogène de la population sur son aire de répartition, la CPUE est proportionnelle à l'abondance de la population. Si l'on suppose également que la capturabilité est constante, la CPUE globale calculée sur une année est un indice de l'abondance moyenne de la population, soit

$$IA_a = \frac{\sum_i C_{i,a}}{\sum_i f_{i,a}} = q \frac{N_a}{A} \quad (I.1)$$

où IA_a est l'indice d'abondance de la population l'année a , correspondant à l'abondance réelle N_a

$\sum_i C_{i,a}$ est la somme des captures réalisées lors des i opérations (ou marées) de pêche de l'année a ,

$\sum_i f_{i,a}$ l'effort de pêche total correspondant

q la capturabilité² supposée constante,

et A la surface occupée par la population, supposée constante.

Lorsque les débarquements des bateaux sont échantillonnés en criée de façon représentative, on peut généralement ventiler les captures totales réalisées sur une population entre les différentes classes d'âge qui la constituent (par l'analyse des fréquences de taille ou par la "lecture" de l'âge des poissons) et calculer des CPUE par classes d'âge.

¹ L'effort de pêche, tel qu'il est défini par Laurec et Le Guen (1981), correspond à "*l'ensemble des moyens de capture mis en œuvre par les pêcheurs sur [un] stock, pendant un intervalle de temps déterminé*".

² Rotschild (1967), cité par Laurec et Le Guen (1981), définit la capturabilité comme étant la probabilité qu'un individu de la population soit capturé par une unité d'effort de pêche.

1.2.2 Prise en compte de la répartition spatio-temporelle hétérogène de la ressource et de l'effort de pêche

- **Calcul des CPUE par strates spatiales et temporelles**

La relation de proportionnalité entre CPUE et abondance n'est valable que si population et effort de pêche sont distribués uniformément dans l'espace (Laurec et Fonteneau, 1979), ce qui n'est pas forcément le cas (Hilborn et Walters, 1992). Les poissons se concentrent en certaines zones que le pêcheur a appris à connaître et vers lesquelles il dirige son effort de pêche. Les zones échantillonnées sont donc d'une densité supérieure à la moyenne de celle de la population. De plus, la capturabilité d'un stock est susceptible de montrer des variations au cours d'une année, du fait de migrations saisonnières par exemple (Low, 1976). Des variations interannuelles de la saisonnalité de l'effort de pêche peuvent alors rendre caduque l'hypothèse de proportionnalité entre la CPUE et l'abondance en moyenne sur l'année.

Pour tenir compte de ces hétérogénéités de la répartition spatiale et temporelle de la ressource et de l'effort de pêche, il apparaît alors plus approprié de calculer des CPUE sur des zones géographiques et pour des périodes temporelles où l'hypothèse de proportionnalité entre CPUE et abondance est valide, c'est à dire où la capturabilité peut être supposée constante, et l'effort de pêche réparti au hasard.

- **Standardisation de l'effort de pêche.**

Les différents navires ciblant un stock ont des efficacités de captures différentes sur une densité de poissons donnée (différentes puissances de pêche). Le résultat d'une heure de pêche pour des navires de caractéristiques différentes dépendra de cette puissance de pêche. La puissance de pêche d'un navire est définie par rapport à celle d'un navire standard (dont la puissance est fixée à 1) par le rapport des captures que ces deux navires réaliseraient dans des situations de pêche analogues (Laurec et Le Guen, 1981). On peut calculer la puissance de pêche (effective) d'un navire par la comparaison de sa CPUE avec celle d'un autre navire de puissance de pêche connue, lorsqu'ils ont pêché en même temps sur une même zone (Salthaug et Godø, 2000b). On peut calculer une puissance de pêche (théorique) en fonction des caractéristiques du navire qui peuvent influencer sa capacité de capture (Gulland, 1969). Lorsque les puissances de pêche des navires ayant travaillé sur le stock sont calculées, l'effort de pêche peut être standardisé en pondérant l'effort de pêche des navires par leur puissance de pêche.

- **Calcul d'indices d'abondance**

Un premier indice du recrutement peut être obtenu en calculant la moyenne des CPUE standardisées mensuelles pour la classe d'âge recrutée dans l'ensemble des unités géographiques de la zone d'étude et de calculer ensuite la moyenne annuelle de ces moyennes mensuelles (Salthaug et Godø, 2000a).

Une autre méthode se base sur un modèle multiplicatif des CPUE proposé par Gulland (1956) s'exprimant sous forme d'un produit de différents facteurs susceptibles d'influer sur le taux de capture. Ce modèle se linéarise par le passage aux logarithmes, et s'exprime sous sa forme la plus générale (Large, 1992) par :

$$\log CPUE_{ijklm} = \log A_i + \log S_j + \log P_k + \log Y_l + \varepsilon_{ijklm} \quad (I.2)$$

- où $CPUE_{ijklm}$ est la capture par unité d'effort du bateau m de type de navire k , calculée pour la saison (ou mois) j de l'année l pour la zone géographique i .
 A est un effet strate spatiale,
 S est un effet strate temporelle
 P est un effet type de navire
 Y est un effet année
et ε_{ijklm} un terme d'erreur résiduelle distribuée selon une loi normale.

Les niveaux du facteur année sont des indices d'abondance annuels de la population. Les niveaux du facteur type de navire correspondent aux puissances de pêche des différentes flottilles qui ciblent le stock. La méthode proposée par Laurec et Fonteneau (1979) pour ajuster le modèle est l'utilisation des moindres carrés, en minimisant la somme des carrés des écarts entre les CPUE observées et le modèle. Une méthode alternative pour l'estimation des différents niveaux des facteurs est l'utilisation du modèle linéaire généralisé (GLM) tel qu'il est employé par Large (1992) ou Goni et al. (1999).

1.2.3 Limites et biais des CPUE comme indices d'abondance

- **Problèmes liés à la répartition non aléatoire de l'effort de pêche**

L'existence d'une proportionnalité entre les CPUE et l'abondance a été remise en cause pour un certain nombre de raisons. Hilborn et Walters (1992) rappellent que cette relation se base sur une hypothèse de distribution aléatoire de l'effort de pêche, ce qui est loin de correspondre à la réalité. Dans certains cas de concentration extrême des densités de poissons, pour des bancs de harengs par exemple, l'effort se concentre toujours sur de très fortes densités de poisson et les CPUE risquent d'être peu représentatives des abondances globales (Ulltang, 1976). D'autre part, lorsque la diminution d'abondance s'accompagne d'une contraction de la surface occupée par le stock, le pêcheur continuera à réaliser des bons taux de captures, et la diminution de l'abondance ne sera pas détectée par une baisse des CPUE ("hyperstabilité" des CPUE).

Les variations interannuelles des CPUE peuvent donc être le reflet de facteurs autres que les variations d'abondance des espèces, tels que des changements de stratégie de pêche, liés aux contraintes du marché ou de la gestion (Goni et al., 1999; Hilborn et Walters, 1992; John, 1976; Salthaug et Godø, 2000a). Les captures des petites tailles, par exemple, seront plus facilement rejetées lorsque le stock est abondant. Faute de statistiques sur ces rejets, une part importante des captures ne sera pas prise en compte dans les CPUE. Cette part risque de diminuer pour de faibles niveaux d'abondance, où le pêcheur cherchera à valoriser les petites tailles. Du fait de part variable des rejets, en fonction de l'importance respective des différentes classes d'âge, les CPUE peuvent sous-estimer les variations réelles du recrutement (Ulltang, 1976).

- **Changements de capturabilité liés à l'augmentation de l'efficacité des navires.**

Une autre source d'imprécision limitant l'utilisation des CPUE comme indices d'abondance est la difficulté à intégrer l'augmentation dans le temps de l'efficacité des navires de pêche, c'est à dire leur capacité à capturer plus de poisson pour un même temps de pêche (CIEM,

2001). L'absence de prise en compte des changements de capturabilité liés à l'augmentation de l'efficacité des navires peut rendre problématique l'interprétation des variations des CPUE (Lorance et Dupouy, 2001). Il apparaît cependant difficile d'intégrer l'acquisition de nouveaux instruments de pêche dans le calcul des puissances de pêche. Ceci nécessiterait par ailleurs une parfaite connaissance de la flottille. Il est encore plus difficile de rendre compte des facteurs humains. Low (1976), par exemple, utilise une "fonction d'apprentissage" pour ajuster les puissances de pêche annuelles. L'utilisation de modélisation par GLM est une solution alternative pour prendre en compte les variations temporelle de la puissance de pêche des navires (Mahevas et al., 2004).

- ***Changements de la capturabilité liés aux conditions environnementales***

Les fluctuations environnementales peuvent modifier la disponibilité d'une espèce pour un engin de pêche (ex. de l'hydrologie et l'environnement biotique pour la capturabilité des palangres à thon en Polynésie (Bertrand, 2002)). De même les conditions de mer (courants, houles) sont susceptibles d'affecter la capturabilité des engins de pêche (Low, 1976).

Lorsque le stock est abondant, des phénomènes de saturation des engins de pêche et d'augmentation du temps de manipulation des engins et du poisson peuvent engendrer une baisse de capturabilité. Ces variations de capturabilité tamponnent les variations de l'abondance du stock perçues par les CPUE.

- ***Problèmes spécifiques aux estimations du recrutement***

Les recrues sont typiquement sous échantillonnées par la pêche qui cible les classes d'âge plus âgées, notamment lorsqu'il y a une ségrégation spatiale entre différents groupes d'âge comme pour les thonidés (Laurec et Fonteneau, 1979). De plus, du fait des variations au cours des ans du poids respectif des différentes classes, une part variable de l'effort de pêche est orientée vers les jeunes classes d'âge. L'effort de pêche calculé pour le stock n'est pas nécessairement représentatif de celui qui est appliqué aux jeunes classes d'âge. Les CPUE calculées pour ces classes d'âge avec un effort se rapportant à la totalité du stock peuvent être peu représentatives des abondances de recrues.

1.2.4 Utilisation des CPUE commerciales pour l'évaluation des stocks

Jusqu'aux années 60, l'analyse des CPUE était la méthode d'évaluation des stocks la plus utilisée. L'avantage de la méthode est de pouvoir donner un diagnostic sur l'état d'un stock avec une quantité de données limitées, et un effort de calcul minimal (Gavaris, 1980; Gulland, 1956). Ces méthodes ne sont aujourd'hui plus utilisées que dans le cas de pêcheries récentes, comme celle des espèces profondes (CIEM, 2004d; Lorance et Dupouy, 2001) ou dans un certain nombre de zones où l'organisation de réseaux de statistiques de pêche est relativement récente et où, faute d'instance scientifique dédiée, les méthodes plus analytiques ne peuvent pas être utilisées. C'est par exemple le cas pour certaines pêcheries de méditerranées (GFCM, 2002), ou Ouest-africaines (FAO, 2003; Laurans, 2005).

1.3. Indices d'abondances issus des campagnes scientifiques d'évaluation directe

1.3.1 Principe

Entre autres missions, les campagnes scientifiques d'évaluation directe sont destinées à fournir des estimations de l'abondance des stocks indépendantes de la pêche. Selon le type d'espèce ciblée, les moyens matériels et financiers dont on dispose, plusieurs types de campagnes peuvent être menés : prospection par pêche, sondage acoustique, comptage à vue, comptage des œufs et larves et marquage – recapture. La précision et la justesse des estimations, la possibilité de discriminer les espèces, de distinguer les classes d'âge varient d'une méthode à l'autre. On a choisi ici de développer uniquement le cas des campagnes par chalutage de fond, car c'est le type de campagne le plus répandu.

- ***Principe des campagnes par chalutage de fond***

Comme pour les CPUE commerciales, les campagnes par chalutage de fond reposent sur le principe d'une proportionnalité entre les captures par unité d'effort et la densité de poisson échantillonnée. L'utilisation des CPUE des flottilles commerciales pour calculer des indices d'abondance présentait deux avantages majeurs : son faible coût (l'essentiel des données est collecté pour les statistiques de pêche), et la faible variance statistique des estimateurs obtenus du fait du grand nombre d'opérations de pêche prises en compte (Ulltang, 1977a). En contrepartie, la méthode comportait potentiellement des biais importants introduits par des changements de capturabilité. Lors des campagnes scientifiques, le protocole d'échantillonnage est entièrement maîtrisé et peut être reproduit de façon similaire d'année en année (opération de pêche standard, effectuée avec un même engin, un même navire, à saison égale dans une même zone). Les biais liés à des changements non contrôlés de la capturabilité entre les années sont ainsi limités, et les variations des captures sont plus directement attribuables aux variations d'abondance (Pope, 1988). L'unité d'effort de pêche étant le trait de chalut standard, les captures de chaque opération de pêche peuvent être prises comme indice de la densité échantillonnée.

- ***Protocole d'échantillonnage***

La zone prospectée par une campagne de pêche couvre généralement la totalité de la surface occupée par un stock. Contrairement aux CPUE commerciales, qui sont surtout représentatives des zones de fortes densités qui sont recherchées par les pêcheurs, les campagnes d'évaluation directe échantillonnent également les zones de faible densité. La division de la surface prospectée en strates, au sein desquelles la distribution de la population est supposée plus homogène que sur la surface totale, permet d'obtenir des estimations d'abondance plus précises (de moindre variance), pour un même nombre d'observations, qu'une estimation globale (Gavaris et Smith, 1987; Hilborn et Walters, 1992; Pope, 1988). La définition des strates dépend de l'espèce étudiée et des

caractéristiques géographiques de la zone d'étude. La campagne EVHOE¹, dans le golfe de Gascogne, utilise une stratification par latitude et profondeur. La campagne de prospection par chalutage de fond menée en Irlande du Nord échantillonne des strates de profondeur et de types de substrat. La position géographique des stations d'échantillonnage au sein de la strate peut être fixe, par exemple sur une grille latitude-longitude, ou aléatoire.

Un des objectifs des campagnes d'évaluation directe est l'étude des jeunes classes d'âges (recrues et pré-recrues) peu représentées dans les données des flottilles commerciales (Saltaug et Godø, 2000a; Ulltang, 1977a). Les engins de pêche utilisés lors des campagnes d'évaluation directe sont généralement étudiés pour capturer les individus de petite taille (taille de maille : 20mm)

1.3.2 Calcul d'indices d'abondance

Des indices d'abondance sont généralement calculés par des estimateurs classiques des techniques d'échantillonnage par strates ou par niveau. Dans le cas de la campagne EVHOE, l'indice d'abondance d'une classe d'âge est calculé comme suit :

Pour chaque trait de chalut, les captures d'une espèce sont réparties en classes de taille. Le nombre moyen d'individus capturés par trait de chalut pour une classe de taille dans une strate donnée est obtenu en faisant la moyenne des captures de cette classe de taille obtenues sur l'ensemble des stations de la strate. Le nombre moyen d'individus par station sur l'ensemble des strates, pour chaque classe de taille, est la moyenne des valeurs par strate, pondérée par la superficie relative de chaque strate. Une clé taille âge, déterminée sur un échantillon des captures de l'espèce durant la campagne, est appliquée aux moyennes par classes de taille pour obtenir des indices d'abondance par classe d'âge.

La méthode de la surface balayée peut être utilisée pour le calcul d'indices d'abondance absolus. La densité locale est calculée en fonction du nombre d'individus capturés, de la capturabilité et de la surface balayée par le chalut. La surface chalutée lors d'un trait peut être estimée comme étant le produit de la distance parcourue par l'ouverture du chalut. Jorgensen (2002) et Troncoso (2004) utilisent pour cela une capturabilité supposée de 1. L'abondance absolue de la classe de taille (ou âge) dans la strate peut ensuite être obtenue en calculant la moyenne des densités observées à chaque station de la strate, multipliée par la superficie de la strate.

Comme pour les CPUE commerciales, on peut décomposer les captures par trait de chalut des campagnes scientifiques par un modèle multiplicatif prenant en compte l'effet de plusieurs facteurs, et utiliser un GLM pour estimer les différents niveaux de ces facteurs. L'avantage de captures réalisées lors de campagnes scientifiques, c'est qu'on dispose de toutes les informations concernant les captures, comme la profondeur, l'heure du jour ou la température.

¹ Campagne française d'évaluation des espèces démersales sous gestions communautaire du Golfe de Gascogne et de la mer Celtique.

Les captures géoréférencées réalisées dans les différentes stations lors d'une campagne peuvent également servir au calcul de variogrammes et à l'estimation d'abondance par les méthodes de la géostatistique (Rivoirard et al., 2000).

1.3.3 Limites et biais des indices d'abondance du recrutement issus des campagnes par chalutage

- **Précision des estimations**

L'intervalle de confiance associé à des estimations d'abondance est proportionnel à la variance des captures réalisées aux différentes stations d'échantillonnage, et inversement proportionnel au nombre total de stations (Gulland, 1966).

Le nombre de stations réalisées est déterminé par la durée de la campagne, qui est limitée par le coût lié à la mobilisation d'un navire océanographique et de son équipage. Une campagne d'une durée d'un mois, comme la campagne EVHOE, effectue environ 140 traits de chalut dans le Golfe de Gascogne et la mer Celtique. La campagne internationale IBTS, mobilisant les moyens de 9 pays, réalise entre 320 et 550 points pour couvrir la mer du Nord. Ce nombre de points d'échantillonnage, relativement limité par comparaison avec les milliers d'opérations de pêche commerciale, limite la précision des estimations d'abondance issues des campagnes par pêche scientifique.

La forte variance observée dans les captures obtenues aux différentes stations limite également la précision des indices d'abondance. En effet, du fait de la distribution «par tache» des individus d'une population, des coups de chaluts répétés au même endroit dans des conditions pratiquement identiques, peuvent donner les captures variant du simple au double (Gulland, 1966). Au sein d'une même strate, le coefficient de variation des captures d'une espèce entre les points d'échantillonnage est souvent de l'ordre de 100% (Ulltang, 1977a).

Les indices d'abondance calculés à partir des données des campagnes scientifiques d'évaluation directe ont donc une variance d'estimation généralement élevée.

- **Biais possibles sur les estimations**

D'après Ulltang (1977a), les estimations d'abondances absolues obtenues par la méthode de la surface balayée peuvent être fortement biaisées. L'estimation de la surface effectivement couverte par un trait de chalut est la plus importante source d'erreur. La méthode de la surface balayée nécessite également une estimation de la capturabilité. Par défaut celle-ci est généralement fixée à 1, ce qui signifie que tout individu présent dans l'aire chalutée est capturé. Ceci est forcément une surestimation puisque la possibilité d'un échappement est négligée. De plus une partie de la population peut se trouver au dessus ou en dessous de la portion verticale de la colonne d'eau filtrée par le chalut. Enfin, les campagnes par chalutage ne peuvent échantillonner que les densités de poissons présents sur les fonds accessibles à l'engin de pêche, ce qui peut constituer un biais si les densités des aires non chalutables sont différentes.

Ces différents biais s'ils sont stables d'une année à l'autre, posent peu de problèmes car ils n'affectent pas les estimations d'abondance relatives (Pope, 1988). Ces biais peuvent

cependant montrer des variations temporelles et affecter les indices relatifs d'abondance. Des changements de capturabilité des espèces par rapport aux engins de pêche scientifique peuvent par exemple se produire (Sissenwine et Bowman, 1978). La capturabilité peut varier avec l'abondance des espèces, la distribution spatiale des populations, ou les conditions environnementales. Des modifications techniques du protocole d'une campagne, même si elles sont généralement évitées, créent des changements de capturabilité. C'est par exemple le cas lors du remplacement d'un navire océanographique (Pelletier, 1998).

1.3.4 Utilisation des indices d'abondance issus des campagnes d'évaluation directe

Dans certains cas, les campagnes scientifiques sont la seule source d'information disponible sur l'état d'un stock. C'est le cas pour des pêcheries en développement, pour lesquelles des campagnes de prospection permettent d'évaluer les potentialités halieutiques des stocks. Pour certains stocks exploités (sébastes, capelans), les données de pêche commerciale ne permettent pas de mener une évaluation, et le suivi est réalisé à partir des données des campagnes annuelles. Dans le cas de pêche soumise à moratoire, comme la morue du Canada, les campagnes d'évaluation directe restent le seul outil d'évaluation.

1.4. Les estimations d'abondances par les méthodes d'analyse de cohortes

1.4.1 Méthode

Dans les méthodes d'évaluations précédemment décrites, les captures par classes d'âge servaient au calcul d'indices relativement directs de l'abondance des classes d'âge, reposant sur l'hypothèse de proportionnalité entre les CPUE et la densité du stock. Les méthodes analytiques, telle que l'analyse de cohortes, utilisent les données de captures historiques réparties par classes de taille comme données d'entrée pour des modèles simulant la dynamique de la population.

- **Calcul des effectifs et mortalités par pêche**

Equations de base

Le processus modélisé par une analyse de cohortes est la diminution de la taille de la cohorte d'une année à l'autre, sous l'effet de la pêche et de la mortalité naturelle, que l'on peut représenter sous une forme générale par la relation (Hilborn et Walters, 1992) :

$$N_t = N_{t+1} + C_t + D_t \quad (I.3)$$

où N_t et N_{t+1} correspondent à l'effectif de la cohorte au début de l'année t et au début de l'année $t+1$, C_t est le nombre d'individus de la cohorte capturés durant l'année t et D_t le nombre d'individus morts naturellement. L'équation (I.3) n'a pas d'expression analytique, mais correspond en réalité à un système d'équations :

- l'équation de Gompertz qui décrit la survie d'une cohorte à l'âge a durant l'année t , c'est à dire son passage d'un effectif $N_{a,t}$ à un effectif $N_{a+1,t+1} < N_{a,t}$, en fonction des coefficients de mortalité par pêche et de mortalité naturelle, $F_{a,t}$ et $M_{a,t}$:

$$N_{a+1,t+1} = N_{a,t} e^{-(F_{a,t} + M_{a,t})} \quad (I.4)$$

- l'équation de Baranov qui donne la capture en nombre $C_{a,t}$ réalisée sur la cohorte au cours de l'année t :

$$C_{a,t} = N_{a,t} \frac{F_{a,t}}{F_{a,t} + M_{a,t}} \left(1 - e^{-(F_{a,t} + M_{a,t})} \right) \quad (I.5)$$

Des équations (I.4) et (I.5), on déduit l'équation suivante (Hilborn et Walters, 1992) :

$$C_{a,t} = \left[1 - \frac{M_{a,t}}{\ln(N_{a,t}) - \ln(N_{a+1,t+1})} \right] (N_{a,t} - N_{a+1,t+1}) \quad (I.6)$$

Principe du rétrocalcul

Les captures annuelles effectuées sur chaque classe d'âge, $C_{a,t}$, sont une donnée d'entrée du modèle. On suppose aussi que l'on connaît par ailleurs la mortalité naturelle $M_{a,t}$. Si l'on peut estimer la mortalité par pêche $F_{a,t}$, l'équation (I.5) permet alors d'obtenir $N_{a,t}$. De là, on connaît $C_{a-1,t-1}$, $M_{a-1,t-1}$ et $N_{a,t}$ dans l'équation (I.6), ce qui permet de déduire $N_{a-1,t-1}$, qui d'après l'équation (I.4) permet de connaître aussi $F_{a-1,t-1}$.

Si A est le dernier âge pour lequel on a des captures, supposons que l'on connaisse $F_{A,t}$, en procédant ainsi de façon récursive, on peut reconstituer les effectifs historiques de la cohorte et les mortalités par pêche qu'elle a subi (figure I.1). L'analyse ne remonte donc pas plus en amont que l'âge à la première capture. Les estimations du recrutement calculées par les VPA correspondent à l'effectif de la cohorte à cet âge. En analysant de cette façon chaque cohorte, on peut calculer les effectifs de chaque classe d'âge pour chaque année.

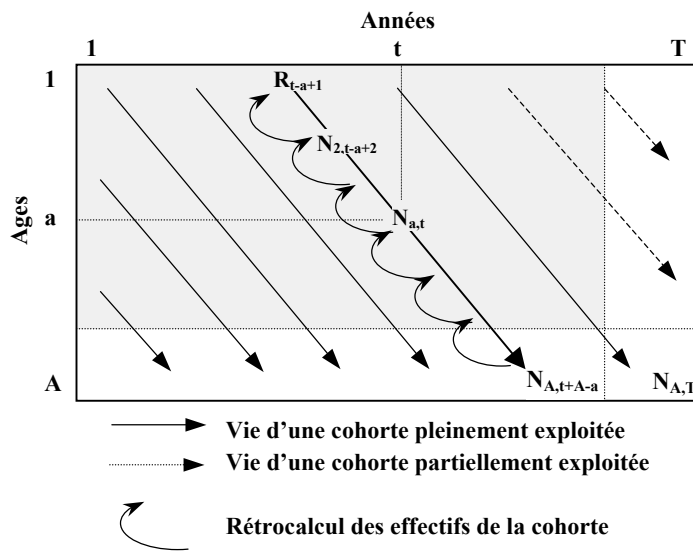


Figure I.1 : Schéma simplifié du principe du rétrocalcul de la VPA (zone de convergence en gris).

Données d'entrée et paramètres estimés

La donnée de base des analyses de cohortes est donc une matrice des captures réalisées chaque année sur les différentes classes d'âge du stock. Ces données proviennent de la mise en commun des informations collectées dans les différents pays exploitant le stock en question. Le volume des captures est estimé à partir des débarquements dans les différentes criées. Des échantillonnages biologiques permettent la décomposition des captures en classes de taille, puis d'âge.

Outre la connaissance d'une matrice de captures par classes d'âge, l'analyse de cohortes nécessite que l'on ait une estimation de la matrice des $M_{a,t}$. Dans la pratique, il est difficile d'estimer la mortalité naturelle d'une population. Bien que celle-ci varie vraisemblablement dans le temps, on la considère généralement comme constante dans le temps. De même, la plupart du temps, l'évolution de la mortalité naturelle selon les âges est négligée, la même valeur est utilisée tout au long de la vie de la cohorte. La matrice des $M_{a,t}$ se résume donc le plus souvent à un coefficient M , fixé arbitrairement.

Propriété de convergence

Le calcul des effectifs par classes d'âge et des mortalités par pêche tel qu'il est décrit ci-dessus repose donc sur des postulats concernant les valeurs de la mortalité par pêche pour les âges terminaux. Une estimation approximative de $F_{A,t}$ suffit cependant pour calculer de façon précise les effectifs historiques de la cohorte. En effet, du fait d'une propriété de convergence des équations des analyses de cohortes, les erreurs commises sur l'âge terminal s'estompent rapidement lorsqu'on remonte la cohorte (Pope, 1972; Tomlinson, 1970). Il existe donc, dans la matrice des $N_{a,t}$ schématisée sur la figure I.1, un âge en dessous duquel les effectifs calculés sont peu influencés par les erreurs commises sur les F_A , qui délimite une zone de convergence de l'analyse de cohortes. Pour le calcul des effectifs pour les années les plus récentes, correspondant aux cohortes partiellement exploitées, il faut également faire des postulats sur les mortalités par pêche de la dernière année, T . Pour les cohortes les plus récentes, le rétrocalcul des abondances ne se fait pas sur suffisamment d'années pour atteindre la convergence, ce qui explique la seconde zone de non convergence sur la figure I.1.

- **Calibration du modèle**

Dans la zone de convergence, les effectifs calculés sont relativement insensibles aux erreurs commises lors du postulat sur les mortalités par pêche de départ. Les estimations pour les classes d'âge les plus âgées et pour les années récentes restent cependant des zones de doute. On doit donc calibrer le modèle, c'est à dire tenter de fiabiliser ses résultats en affinant la façon dont on détermine les mortalités par pêche à l'âge terminal.

Stabilisation

Une première itération du modèle permet de déterminer les $F_{a,t}$ pour la zone où l'analyse de cohortes converge. A t donnée, la moyenne des $F_{a,t}$ pour les classes d'âge les plus âgées peut constituer une bonne approximation de $F_{A,t}$. De même, à a donnée, la moyenne des $F_{a,t}$ pour les années les plus récentes peut constituer une approximation des $F_{a,T}$ plus proches de la réalité que les valeurs initialement injectées dans le modèle. Cette procédure pourra être répétée un certain nombre de fois pour affiner l'estimation des coefficients de mortalité par pêche inconnus jusqu'à leur stabilisation.

Etalonnage

Les données d'effort de pêche, collectées à partir des log-book des navires, des fiches de pêche et des enquêtes, peuvent être utilisées directement pour améliorer l'estimation des F pour les années récentes. Sous l'hypothèse de séparabilité, l'effort de pêche est relié à la mortalité par pêche calculée par le modèle par une relation simple :

$$F_{a,t} = q_a f_t \quad (I.7)$$

Les q_a peuvent être déterminées dans la zone de convergence et servir au calcul des $F_{a,T}$ par multiplication avec f_T .

Le modèle peut également être contraint de s'approcher d'autres estimations des abondances des classes d'âge de la population, qui sont typiquement les séries d'indices d'abondance issus des campagnes d'évaluation directe, et des CPUE des flottilles commerciales.

1.4.2 Sources d'incertitudes sur les estimations d'abondance issues des analyses de cohortes.

Les sources d'imprécisions sont nombreuses et diverses (Ulltang, 2003) :

- problèmes de délimitation des stocks
- imprécision des statistiques de pêche
- manque et imprécision des évaluations indépendantes de la pêche
- méconnaissance de la biologie des espèces (mortalité naturelle, migrations)
- méconnaissance de la dynamique des populations (effets densité-dépendants)
- relations interspécifiques rarement prises en compte
- pas de prise en compte des effets environnementaux sur le recrutement, la croissance, ou la mortalité
- formulation des modèles

Certaines de ces sources d'imprécision (délimitation des stocks, imprécision des données de pêche et composition en âge) ne sont pas propres aux analyses de cohortes, et concernent aussi les indices d'abondance calculés à partir des CPUE des navires commerciaux.

- ***Incertitudes liées à une mauvaise spécification du coefficient de mortalité naturelle***

Dans la pratique des évaluations de stocks, le coefficient de mortalité naturel est fixé arbitrairement. Si la valeur $M = 0.2$ est adoptée pour la moitié des stocks évalués par le CIEM (pour presque toutes les populations de morue, églefin, merlan, merlu, lieu noir, cardine), d'autres espèces comme la plie et la sole se voient attribuer un $M = 0.1$, alors que pour les petits pélagiques, M varie de 0.15 pour le chinchard à 1.2 pour l'anchois.

Les erreurs commises sur le coefficient de mortalité naturelle se répercutent sur les estimations des abondances (Hilborn et Walters, 1992; Hilden, 1988; Lapointe et al., 1989; Mertz et Myers, 1997; Mohn, 1999). Si l'erreur sur M ne varie pas dans le temps, les estimations d'abondance comportent un biais. Lorsque M est surestimé, les abondances seront également surestimées. Le biais est d'autant plus grand que l'erreur sur M est grande, et que la population est faiblement exploitée. Si la mortalité par pêche change peu, le biais sur les abondances est constant. Si la mortalité par pêche varie, de fausses tendances peuvent apparaître dans les estimations du recrutement lors que M est mésestimé (Lapointe et al., 1989; Mertz et Myers, 1997).

Le coefficient de mortalité naturelle utilisé dans les analyses de cohortes est supposé ne pas changer d'une année à l'autre. Cependant l'effet d'épidémies (p.ex. *Ichtyophonus* chez le hareng) ou les variations des conditions environnementales génèrent des variations de la mortalité naturelle des populations. Ces variations lorsqu'elles sont détectées, peuvent être prises en compte dans les évaluations (pour la sole de mer du Nord, le $M_{1,1963}$ a été fixé à 0.9 au lieu de 0.1, pour tenir compte de l'effet d'un hiver particulièrement froid). En général, les fluctuations de la mortalité naturelle ne sont pas prises en compte, ce qui conduit à commettre une erreur sur les estimations du recrutement dont l'importance est proportionnelle aux écarts entre la mortalité naturelle réelle et son estimation (Ulltang, 1977b).

- ***Incertitudes liées aux imprécisions des statistiques de pêche***

Les statistiques de pêche utilisées pour constituer les matrices de captures aux âges proviennent à la fois des données de vente en criée, et des déclarations des pêcheurs consignées dans les log book ou les fiches de pêche. Si d'importants réseaux sont mis en place pour collecter cette information, le manque de précision des données de pêche reste une des sources majeures d'imprécision des évaluations de stock.

Problèmes liés à l'estimation des rejets

Une part des captures effectuées à chaque opération de pêche est rejetée, soit parce que les poissons sont de trop petite taille, soit parce qu'ils appartiennent à une espèce non valorisée par la pêche. La mortalité des individus rejetés est généralement très élevée. Les poissons débarqués à l'issus d'une marée ne représentent donc qu'une partie des poissons capturés. L'estimation des rejets nécessite des moyens importants, notamment l'embarquement d'observateurs sur les navires de pêche, et n'est pas toujours effectuée. Dans certaines pêcheries, comme la langoustine, le volume rejeté peut être supérieur aux débarquements. Pour le Nord Est Atlantique, l'estimation des rejets est intégrée dans les évaluations pour certaines populations d'églefin, merlan, merlu, cardines ou soles.

Lorsque les rejets ne sont pas intégrés aux évaluations, les valeurs pour les jeunes classes d'âge dans la matrice des captures utilisée pour l'analyse de cohortes sont sous-estimées. Les captures étant sous estimées pour les jeunes classes d'âge, les effectifs reconstitués par les analyses de cohortes le seront aussi. Lors de l'apparition d'une forte classe d'âge, une forte proportion de ces individus sera rejetée, et la classe d'âge en sera d'autant plus sous estimée.

Problèmes liés à l'estimation des débarquements

Les statistiques concernant les débarquements d'un stock peuvent être faussées par de fausses déclarations de la part des pêcheurs. Du fait de l'existence d'une limitation des prélèvements autorisés par l'institution de quotas de pêche, le volume des captures a généralement tendance à être sous-déclaré (Patterson et al., 1999). Les problèmes de déclarations peuvent correspondre à différents cas de figure (CIEM, 1993) : sous-déclaration ou déclaration d'une capture dans une fausse zone de pêche, ou sous un faux nom d'espèce lorsqu'un quota est épuisé, sous-déclaration des captures des espèces à forte valeur commerciale, sous-déclaration de captures accidentelles liées à l'apparition d'une forte classe d'âge, non-déclaration lorsque la pêche est commercialisée hors criées.

La sous-déclaration des captures conduit à sous-estimer les abondances des différentes classes d'âge. Si les pratiques déclaratives ne changent pas, l'erreur commise est constante, et les estimations du recrutement peuvent être prises pour un indice relatif des variations réelles du recrutement (CIEM, 1993). Cependant, la pratique de fausses déclarations est susceptible d'augmenter lorsque les quotas sont plus restrictifs, donc lorsque l'abondance de la population diminue. L'erreur commise est donc variable en fonction de l'abondance de la population (CIEM, 2002f).

- ***problèmes de lecture d'âge***

Le calcul de la matrice des captures par classes d'âge nécessite de déterminer la structure de taille des captures, et de convertir les fréquences de taille en fréquences d'âge en appliquant des clés de conversion des tailles en âges. L'estimation des fréquences de taille se fait à partir d'échantillonnages des captures en criée. L'estimation de l'âge des poissons se fait

par la "lecture" de pièces calcifiées (écailles, os, otolithes) qui présentent des marques (annuli) correspondant aux arrêts de croissance hivernaux. L'interprétation et le comptage de ces stries de croissance sont susceptibles d'être entachés par diverses sources d'erreurs (Beamish et Mcfarlane, 1983), liées à la détermination du centre de la pièce (nucleus) correspondant à la première année du poisson, à la distinction des stries annuelles et des fausses stries liées à des stress passagers ayant provoqué un ralentissement de croissance, à l'interprétation du bord des pièces calcifiées pour les vieux individus pour lesquels les stries sont très resserrées. Les techniques de prélèvement et de traitement des pièces calcifiées, et les critères de lecture font donc l'objet de protocoles standardisés, mis au point par des groupes d'experts, afin de fixer un cadre commun à tous les lecteurs et de réduire l'imprécision de la détermination de l'âge. Malgré ces efforts, certaines espèces ou populations posent des problèmes récurrents de détermination de l'âge, comme la morue de mer Baltique (CIEM, 2004b) ou le merlu (Morales-Nin, 1997). D'autres espèces présentent moins de problème, comme la baudroie ou le tacaud norvégien. Il se peut également que les normes retenues par les experts, soient elles-mêmes biaisées lorsqu'elles ne sont pas validées, c'est à dire lorsqu'on n'a pas vérifié par une autre méthode qu'elles permettaient de déterminer l'âge réel des poissons (Beamish et Mcfarlane, 1983; Panfili et al., 2002). Une récente campagne de marquage menée sur le merlu a montré que les critères d'interprétation des otolithes jusqu'alors utilisés sur-estimaient largement l'âge des poissons.

Les erreurs commises sur la matrice des captures à cause des problèmes de détermination de l'âge peuvent avoir un impact fort sur les évaluations des stocks. Dans un cas de manque de précision sans défaut de justesse, les estimations de la mortalité par pêche et de la biomasse du stock sont affectées en valeur absolue, mais leurs tendances de variation ne sont pas modifiées (Reeves, 2003). Pour les estimations d'abondance des classes d'âge, et plus particulièrement le recrutement, les erreurs d'âgeage ne modifient pas le sens des variations mais introduisent des autocorrélations dans les séries, et donc conduisent à sous-estimer la variabilité réelle des abondances (Bradford, 1991). En effet, si lors de l'apparition d'une forte classe d'âge née l'année t , un pourcentage des captures effectuées sur la cohorte t systématiquement attribué aux cohortes de l'année $t-1$ et $t+1$, l'abondance de la classe t sera sous-estimée, alors que celle des cohortes $t-1$ et $t+1$ sera sur-estimée, ce qui diminuera l'écart relatif entre les effectifs des cohortes $t-1$, t et $t+1$.

Dans le cas d'un biais dans la détermination de l'âge, comme la sous-estimation probable pour le merlu, les tendances de variation du recrutement, de la biomasse du stock, et de la mortalité par pêche sont peu affectées (Bertignac, 2004). En revanche, les variations interannuelles du recrutement montrent une dynamique complètement différente.

- ***Incertitudes liées à l'utilisation d'indices d'abondance erronés***

Les indices d'abondance utilisés pour l'étalonnage des analyses de cohortes, CPUE commerciales et indices d'abondance des campagnes, sont eux-mêmes sensibles à diverses sources d'erreurs, qui ont été évoquées précédemment. Dans la mesure où les équations des analyses de cohortes convergent assez vite, la majorité des années dans les séries de recrutement est déterminée à partir des données de capture uniquement. Les estimations d'abondances de recrues sont donc largement indépendantes des indices d'abondance utilisés pour l'étalonnage, excepté pour les dernières années de la série (Cook, 1997a).

1.4.3 Utilisation des analyses de cohortes

L'analyse de cohortes est la méthode actuellement la plus utilisée pour l'évaluation des stocks. C'est la méthode qui prédomine pour les évaluations réalisées dans le cadre des grandes organisations internationales (CIEM, NAFO¹, ICCAT², CCAMLR³) et par de nombreux pays pour leurs ressources propres (Australie, Nouvelle Zélande, Afrique du Sud, Argentine, Chili, Pérou).

Il existe une gamme assez vaste de méthodes de mise en œuvre des analyses de cohortes, qui diffèrent de par les données qu'elles utilisent, les hypothèses formulées (comme la séparabilité), la méthode de résolution des équations, et les techniques d'étalonnage.

On distingue les analyses de cohortes au sens strict qui ne résolvent pas les équations de façon analytique, mais utilisent l'approximation de Pope (I.8), des Analyses de Populations Virtuelle (VPA) qui résolvent les équations par des méthodes numériques. La méthode présentée plus haut prenait pour paramètres les mortalités par pêche des âges terminaux et des années récentes. C'est ainsi que procède la méthode ADAPT (ADAPTative framework, (Gavaris, 1988)), utilisée par l'ICCAT notamment. On peut également imaginer prendre pour inconnues de départ les valeurs des effectifs des âges terminaux $N_{A,t}$, et commencer le rétrocalcul en déterminant les $F_{A,t}$. C'est ce qui est fait par XSA (Extended Survivor Analysis (Darby et Flatman, 1994)), méthode de prédilection au CIEM. Les autres méthodes utilisées se distinguent par les données utilisées pour la calibration (ICA : Integrated Catch at age Analysis (Patterson et Melvin, 1996) calibre la VPA en incluant des indices de biomasse féconde et en ajustant des relations stock–recrutement), par le pas de temps utilisé (ACMI : Assessment Model Combining Information, fonctionne par pas de trois mois), ou sur la formulation mathématique de l'hypothèse de séparabilité (ISVPA : Instantaneous Separable VPA, hypothèse de séparabilité d'une mortalité totale instantanée au lieu d'un taux de mortalité par pêche).

D'autres méthodes permettent de faire l'analyse à partir de captures par classes de taille, de données spatialisées, ou en prenant en compte les autres espèces dans le calcul de la mortalité naturelle (VPA multispécifique).

Enfin, des méthodes analytiques différentes des analyses de cohortes peuvent également être utilisées, telles que TSA (Time Series Analysis (Fryer et al., 1998)), ou SURBA (Survey Based Assessment (Cook, 1997b)).

¹ Northwest Atlantic Fisheries Organisation

² International Commission for Conservation of Atlantic Tuna

³ Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources

1.5. Conclusion

Les estimations d'abondance obtenues par les différentes méthodes d'évaluation des stocks comportent toutes un certain degré d'incertitude. Les différentes méthodes d'évaluation des abondances des populations comportent chacune leurs sources d'imprécision, soit propres à une méthode donnée (p.ex. estimation de la mortalité naturelle pour les analyses de cohortes, l'évaluation des puissances de pêche pour les indices obtenus par analyse des CPUE commerciales), soit communes aux trois méthodes (p.ex. les problèmes de détermination de l'âge).

Dans le cas plus particulier de l'estimation des abondances de recrues, des sources d'erreurs supplémentaires apparaissent. La classe d'âge recrutée est généralement mal échantillonnée par les navires commerciaux, ce qui rend très imprécises les estimations du recrutement par l'analyse des CPUE commerciales. Dans l'analyse de cohortes, l'effet des erreurs sur les captures ou taux de mortalité naturelle s'accumulent lorsqu'on procède de façon ascendante. Enfin, les jeunes classes d'âge font fréquemment l'objet de rejets dont l'importance varie en fonction de l'abondance de la population ou de contraintes liées à la gestion de la pêche. Faute d'évaluation du volume de recrues rejeté, il est rarement tenu compte de cette source de mortalité dans le calcul des abondances.

Les méthodes basées sur la proportionnalité entre captures par unité d'effort et densité de la population fournissent le plus souvent des indices d'abondances. De tels indices peuvent permettre de suivre les variations d'abondances, mais ne peuvent pas être utilisés pour obtenir des indications sur la valeur absolue de l'abondance.

Les différentes méthodes ne sont pas employées dans le même contexte. Les évaluations directes ou par l'analyse des CPUE commerciales sont généralement plus faciles à mettre en œuvre que les analyses de cohortes qui nécessitent des séries de données relativement longues pour être fiables. Les évaluations directes servent généralement à réaliser un premier suivi d'une population exploitée. Lorsqu'on dispose de suffisamment de données, la population est généralement évaluée par l'analyse de cohortes, et les indices d'abondance issus des campagnes et des CPUE commerciales sont utilisés pour étalonner les modèles.

L'analyse de cohortes est un outil qui permet d'accéder à une connaissance exhaustive des différents paramètres caractéristiques de la population (abondances des différentes classes d'âge) et de son exploitation. La puissance de cette méthode ne doit pas inciter à penser qu'elle donne systématiquement des résultats plus fiables que les autres méthodes.

2. Sélection des données utilisées

2.1. Introduction

Afin de définir les données qui seront utilisées pour l'analyse de la variabilité du recrutement, un inventaire des données disponibles pour les populations de poissons exploitées de l'Atlantique Nord-Est est d'abord dressé. Les séries de recrutement provenant des différentes méthodes d'évaluation sont ensuite comparées afin de s'assurer de la cohérence des informations apportées par les différentes sources de données. Enfin, le choix d'une de ces sources de données pour l'analyse écologique de la variabilité du recrutement sera argumenté.

2.2. Séries chronologiques du recrutement disponibles

2.2.1 Introduction : la gestion des pêches dans l'Atlantique Nord-Est.

Les principales espèces de poisson exploitées dans l'Atlantique Nord-Est font l'objet d'un suivi scientifique réalisé par le CIEM, qui est chargé d'émettre annuellement un avis scientifique sur l'état des stocks, et de formuler une proposition de TAC¹. La majorité des populations concernées se trouve dans la ZEE² de l'Union Européenne (UE) et est gérée de façon communautaire : les différents pays se voient assigner des quotas de pêche pour chaque stock. Une partie des populations expertisées par le CIEM se situant dans les ZEE nationales de pays ne faisant pas partie de l'UE, comme l'Islande ou la Norvège, ou dans les eaux internationales font également l'objet d'une gestion par TAC et quotas de pêche. Les stocks locaux, situés dans les eaux territoriales des pays de l'UE sont en revanche gérés par chaque Etat.

Les TAC proposés par le CIEM sont déterminés par les différents groupes d'experts internationaux, structurés en fonction des grandes zones de pêche des eaux européennes, qui ont pour tâche de réaliser l'évaluation des stocks. La majorité des stocks de l'Atlantique Nord-Est font donc l'objet d'un suivi régulier qui assure l'évaluation de leur abondance. Pour une partie des stocks, les groupes de travail disposent de trop peu d'information pour mener à bien une évaluation et fondent leurs recommandations sur l'évolution des captures.

¹ Total Autorisé de Capture

² Zone Economique Exclusive

Il existe également de rares cas de populations qui sont gérées par des quotas mais ne font pas l'objet d'un suivi scientifique, comme c'est le cas pour le lieu jaune (*Pollachius pollachius*).

La délimitation des stocks d'une espèce est basée en grande partie sur la répartition des captures au sein de zones de pêche (annexe 2). Un stock est supposé correspondre à une population de l'espèce. Même si des études biologiques (génétique, marquage) visant à identifier les populations d'une espèce, sont menées, la délimitation des stocks est basée avant tout sur des limites établies pour les besoins de leur gestion. Les stocks de poissons, au sens halieutique, ne correspondent pas nécessairement à des populations, au sens écologique. Le stock de hareng de la mer du Nord est, par exemple, constitué de trois populations relativement isolées, ayant chacune sa zone de ponte et son schéma migratoire propre. Inversement, une même population peut être arbitrairement divisée en deux stocks différents si elle chevauche deux grandes zones de pêche. C'était le cas jusqu'en 1996 pour le stock de lieu noir de la mer du Nord – Ouest Ecosse qui était évalué séparément dans ces deux zones. Malgré cela, l'habitude est généralement prise d'assimiler stock et population.

Les évaluations de stocks réalisées par les groupes de travail du CIEM constituent donc la principale source de données sur les abondances des populations de poissons exploitées d'Atlantique Nord-Est. Une revue des rapports des 12 groupes de travail du CIEM sur l'évaluation des stocks (CIEM, 2002a; CIEM, 2002b; CIEM, 2002c; CIEM, 2002d; CIEM, 2002e; CIEM, 2002g; CIEM, 2003a; CIEM, 2003b; CIEM, 2003c; CIEM, 2003d; CIEM, 2004c; CIEM, 2004d) a permis de dénombrer 115 populations, parmi lesquelles 95 font annuellement l'objet d'une évaluation, appartenant à 32 espèces.

2.2.2 Séries de recrutement estimées par analyse de cohortes

Lorsque la quantité et la qualité de données le permettent, l'évaluation des stocks est réalisée de préférence par des méthodes d'analyse de cohortes. Des séries chronologiques d'abondances de recrues calculées par ces méthodes sont disponibles pour 83 des 115 populations (tableau A.2 en annexe 3). L'âge des recrues correspond à l'âge des plus jeunes poissons capturés. Cet âge varie selon les populations entre 0 et 3 ans, mais peut parfois être supérieur pour certaines espèces (4 à 6 et même jusqu'à 15 ans pour le grenadier de roche).

Les séries d'abondance de recrues rétrocalculées par les analyses de cohortes sont de longueurs variables. Dans certains pays, comme l'Islande ou la Norvège, ayant établis des systèmes de collecte des données de pêche depuis le début du 20^{ème} siècle, les analyses de cohortes fournissent des séries d'une longueur de 60 ans et plus. En mer du Nord et mer Baltique, les séries débutent généralement dans les années 1960. Dans les zones situées plus au Sud (golfe de Gascogne et Espagne et Portugal), la collecte des données est plus récente et les analyses de cohortes remontent jusqu'au début des années 1980. L'exploitation de certaines populations, comme les espèces profondes, s'est développée dans les années 1990 et les évaluations analytiques en sont encore à la phase exploratoire.

2.2.3 Indices d'abondance de recrues obtenus par l'analyse des CPUE commerciales

Pour les différents stocks, les groupes de travail du CIEM calculent des séries de CPUE commerciales par classes d'âge pour les principales flottilles qui ciblent le stock. Pour la majorité des populations, ces CPUE ne sont pas utilisées directement comme estimation de l'abondance des populations mais comme indice servant à étalonner les modèles d'analyse de cohortes. Ces CPUE sont le plus souvent calculées en divisant la capture annuelle de la flottille réalisée sur chaque classe d'âge par l'effort de pêche annuel. Les différentes méthodes (partie 1.2 de ce chapitre) permettant de tenir compte de la variabilité spatio-temporelle de la répartition de la ressource et de l'effort de pêche, et des changements de la puissance de pêche ne sont pas appliquées. De plus les données des différentes flottilles ne sont pas intégrées pour fournir un indice global. Ces CPUE ne peuvent pas être considérées comme une source de données assez précise pour être utilisées pour analyser la variabilité du recrutement.

Pour quelques populations, principalement d'espèces des grands fonds, pour lesquelles les informations sont insuffisantes pour réaliser des analyses de cohortes, les CPUE commerciales sont les seuls indicateurs des variations de la taille du stock (tableau A.3 annexe 3). Cependant, les CPUE sont calculées en biomasse et non en abondance, pour toutes les classes d'âge confondues, et ne fournissent pas d'indication spécifique au recrutement.

2.2.4 Indices d'abondance de recrues fournies par les campagnes scientifiques d'évaluation directe

De nombreuses campagnes scientifiques sont réalisées chaque année afin, entre autre, de fournir des indices d'abondance des populations indépendants de la pêche commerciale. Pour la majorité des populations évaluées par analyse de cohortes, une ou plusieurs séries sont utilisées pour l'étalonnage des modèles.

Le tableau A.4 de l'annexe 3 présente l'ensemble des populations pour lesquelles des indices d'abondance de recrues issus de campagnes étaient disponibles. Les séries sont plus courtes que celles fournies par les analyses de cohortes. Les données les plus anciennes remontent jusqu'aux années 1960 pour la mer du Nord et fin des années 1970 pour la mer Baltique. Pour la plupart des autres campagnes, les séries commencent dans les années 1980, voir 1990 comme pour le cas de la campagne EVHOE. Les engins de pêche étant prévus pour capturer les juvéniles, l'âge des recrues est plus bas que dans le cas des analyses de cohortes, compris entre l'âge 0 et l'âge 2.

En l'absence de données de pêche pour certaines populations, comme celles de capelan ou de sprat, les indices d'abondance fournis par les campagnes constituent les seules sources d'information sur les variations du stock.

2.3. Cohérence entre les données issues des analyses de cohortes et les indices d'abondance des campagnes scientifiques

Comparer les données de recrutement provenant de différentes méthodes d'estimation peut permettre de voir quel degré de confiance on peut accorder à ces données. En effet, si les données sont en accord, c'est probablement qu'elles reflètent toutes deux une part de réalité (Salthaug et Godø, 2000a). On compare ici les séries de recrutement fournies par les campagnes avec celles calculées par les analyses de cohortes. Les indices d'abondance des CPUE commerciales figurant dans les rapports d'évaluation des stocks n'ont pas été considérés. Seules les populations pour lesquelles les séries de recrutement avaient une longueur d'au moins 10 ans ont été analysées.

- ***Comparaison des variations du recrutement perçues par les analyses de cohortes et par les campagnes***

Afin de voir si les deux sources de données donnaient une même perception des variations du recrutement, la corrélation entre les séries de recrutement issues des analyses de cohortes et celles des campagnes (transformées en log) a été calculée pour chaque population.

Les corrélations observées sont supérieures à 0.6 pour les deux tiers des populations (figure I.2). Pour huit populations, dont la moitié étant des populations de merlan, la corrélation est inférieure à 0.4.

Des résultats similaires avaient déjà été obtenus par Beare et al. (2003) dans une étude plus exhaustive, incluant les données de l'ensemble des campagnes d'évaluation directe menées dans les eaux européennes (y compris lorsque moins de 10 ans de données étaient disponibles). La cohérence entre les données issues des analyses de cohortes et les indices d'abondance des campagnes étaient généralement forte, sauf pour certaines espèces, comme le merlan, et pour certaines campagnes (SGFS, PGFS¹).

Pour la majorité des populations les indices des campagnes et les résultats des analyses de cohortes donnent une vision similaire des variations du recrutement. Cette cohérence suggère que les deux approches permettent d'appréhender convenablement les variations du recrutement.

- ***Comparaison de la variabilité du recrutement***

La variabilité du recrutement (mesurée par le coefficient de variation des séries) a été comparée entre les données de campagne et celles des analyses de cohortes. Pour 38 des 45 populations, le coefficient de variation est plus élevé dans les séries d'indices issus des campagnes que dans les résultats des analyses de cohortes, et pour 21 de ces populations, les indices issus des campagnes ont un coefficient de variation supérieur au double de celui des séries issues des analyses de cohortes.

¹ SGFS, PGFS : campagnes écossaise et portugaise d'évaluation des poissons démersaux.

L'amplitude des variations est plus forte dans les séries fournies par les campagnes. Les campagnes sont reconnues pour surestimer les variations d'abondance des populations (Pennington et Stromme, 1998). Une part importante des variations d'abondance perçues dans les campagnes relève d'erreurs de mesure (Hjellvik et al., 2002). Les estimations des analyses de cohortes ont une variance d'estimation plus faible que les indices d'abondance des campagnes (CIEM, 1993).

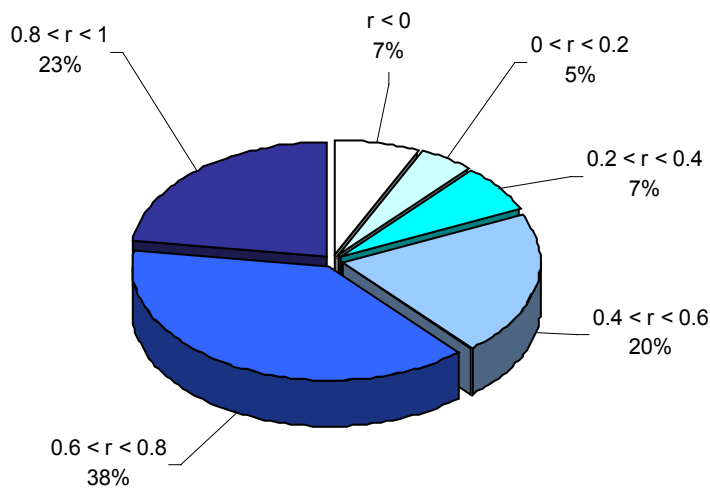


Figure I.2 : Distribution des valeurs des corrélations observées pour 45 populations entre les séries de recrutement estimées par analyse de cohortes et les indices d'abondance des campagnes scientifiques.

2.4. Données retenues pour l'analyse de la variabilité du recrutement

2.4.1 Critères retenus pour le choix des données

- **Qualité des données**

Les trois méthodes d'évaluation comportent chacune leurs sources propres d'imprécision et aucune ne donne une représentation exacte de l'abondance de la population. Les CPUE des flottilles commerciales ont déjà été écartées car, telles qu'elles sont utilisées pour l'étalonnage des modèles d'analyse de cohortes, elles ne constituent pas des indices d'abondance du recrutement assez précis. Les estimations des analyses de cohortes et les indices d'abondance des campagnes donnent souvent une vision similaire des variations du recrutement, mais la variance observée dans les données des campagnes est beaucoup plus élevée.

- **Nombre de populations**

Dans la perspective de mener une étude comparative des caractéristiques de la variabilité du recrutement, il importait d'inclure le plus grand nombre possible de populations dans l'analyse. Sur les 115 populations répertoriées, 95 populations font l'objet d'une évaluation, dont 83 par des méthodes d'analyse de cohortes et 12 par l'analyse des CPUE commerciales ne distinguant pas les classes d'âge. Pour pratiquement toutes les populations évaluées par analyse de cohortes, une ou plusieurs séries d'indice d'abondance de recrues fournies par des campagnes scientifiques étaient disponibles. Cependant si l'on fixe une longueur minimale de 10 années pour les séries que l'on veut étudier, les campagnes ne fournissent des indices d'abondance que pour 45 populations, alors que les analyses de cohortes concernent encore 70 populations.

- **Longueur des séries**

Afin de pouvoir étudier les changements à long terme du recrutement, les séries analysées devaient être les plus longues possibles, et ne pas comporter de données manquantes. Les séries d'indices d'abondance des campagnes sont systématiquement plus courtes que celles des analyses de cohortes et comportent, pour un certain nombre d'entre elles, des années de données manquantes.

- **Homogénéité des données**

Dans l'optique de réaliser des comparaisons des caractéristiques des séries, il importait que les différences observées entre les séries soient le moins possible attribuables à des différences de méthode d'obtention des données. On a donc souhaité que toutes les séries prises en compte proviennent de la même méthode d'évaluation. Les indices d'abondance issus des campagnes représentent une source de données peu homogène. Les différentes campagnes s'effectuent selon différents protocoles (nombre de stations, engin, navire, saison). Les différences de caractéristiques des séries d'abondance de recrues de deux populations peuvent être liées à ces différences de protocole entre les campagnes. Une même campagne peut également être relativement pertinente pour les espèces qu'elle est destinée à évaluer, et l'être moins pour d'autres espèces, pour lesquelles elle fournit cependant des indices d'abondance. De plus, pour certaines populations, des campagnes différentes peuvent donner des perceptions différentes des variations du recrutement (Trenkel et al., 2004). Les analyses de cohortes, en revanche, sont effectuées pour la majorité des populations à partir d'une méthode standard, XSA. Les estimations du recrutement qu'elles fournissent apparaissent donc être plus homogènes entre populations différentes.

- **Disponibilité d'autres informations que le recrutement**

D'autres variables que le recrutement vont être utilisées dans ce travail, comme la biomasse féconde des populations ou la mortalité par pêche. Bien qu'il existe des méthodes pour réaliser une évaluation complète à partir des données de campagne (p.ex. SURBA), ces données sont généralement utilisées en tant qu'indices d'abondance pour les classes d'âge de la population échantillonnées. Les analyses de cohortes fournissent une information plus complète sur les populations : effectifs et coefficients de mortalité par pêche de toutes les classes d'âge, biomasse, et biomasse féconde de la population.

| |
|--|
| Les données retenues pour l'étude des caractéristiques de la variabilité du recrutement sont les abondances reconstruites par les analyses de cohortes, pour l'ensemble des populations du tableau A.2 (annexe 3). Les séries chronologiques correspondantes figurent en annexe 4. |
|--|

2.4.2 Précautions prises par rapport aux imprécisions des données des analyses de cohortes.

Dans l'analyse de cohortes, les estimations du recrutement pour les années les plus récentes se trouvent en dehors de la zone de convergence (figure I.1). De plus, ces recrutements correspondent à des cohortes toujours en cours d'exploitation, pour lesquelles les données de capture ne sont donc encore que partielles. C'est surtout pour améliorer l'estimation de l'abondance et de la mortalité par pêche de ces cohortes qu'on réalise l'étalonnage des modèles à partir des indices d'abondance des campagnes. Malgré cela, les estimations de l'abondance des recrues pour les dernières années sont généralement imprécises.

L'analyse rétrospective peut alors être utilisée pour estimer l'imprécision des estimations pour les dernières années. Cette analyse consiste à reproduire l'évaluation d'une population

un certain nombre de fois en raccourcissant à chaque fois d'une année supplémentaire les séries de données d'entrée des modèles. Les séries ainsi obtenues sont comparées afin de voir la déviation des dernières années de chaque série par rapport aux séries plus récentes.

Pour le cas de l'évaluation du merlan de mer d'Irlande (figure I.3a), les deux dernières années de chaque série sur-estiment systématiquement la valeur du recrutement par rapport aux séries plus récentes. Dans le cas de la morue de l'est de la mer Baltique (figure I.3b), l'erreur touche surtout la dernière année, n'est pas systématique, et apparaît être tantôt positive, tantôt négative.

Sur la base de l'inspection des graphiques des analyses rétrospectives pour l'ensemble des populations, on a pris le parti dans ce travail d'amputer les séries de recrutement de leurs deux dernières années. En effet, les analyses rétrospectives montrent que les erreurs commises sur les années plus anciennes sont généralement faibles.

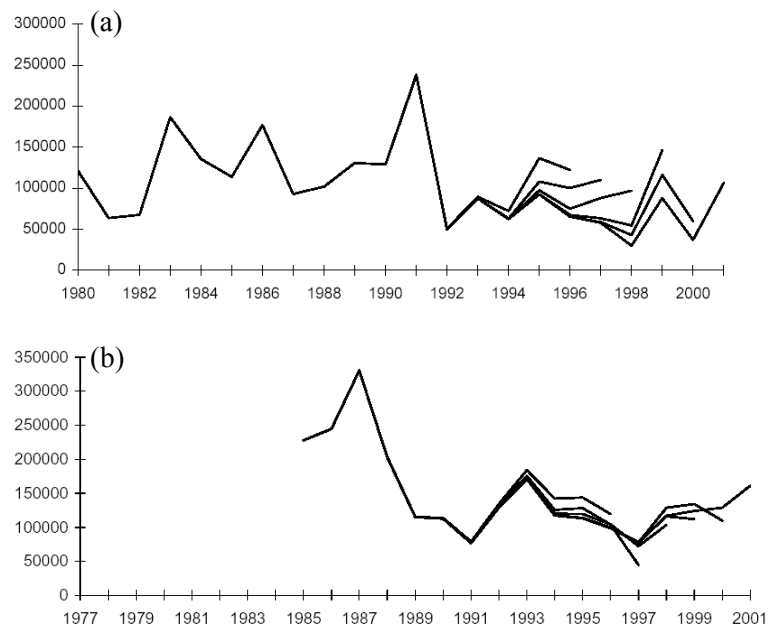


Figure 1.3 : Analyses rétrospective du recrutement (a) merlan de mer d'Irlande,(b) morue, stock est mer Baltique (nombre d'individus d'âge 0 et 2 en milliers) d'après CIEM (2002b; 2003b).

2.5. Conclusion

Les estimations du recrutement choisies pour étudier les caractéristiques de la variabilité du recrutement des populations de poissons de l'Atlantique Nord-Est sont les abondances estimées par les analyses de cohortes.

Cette source de donnée est souvent considérée comme la plus fiable, par rapport aux indices d'abondance fournis par l'analyse des CPUE commerciales ou par les campagnes d'évaluation directe (Hilborn et Walters, 1992). Les résultats des analyses de cohortes sont, de plus, fréquemment utilisés dans des études portant sur l'analyse et la compréhension de la variabilité du recrutement (Brander et Mohn, 2004; Fox et al., 2000; Mackenzie et al., 2003; Myers et al., 1997; Planque et Fredou, 1999).

Le choix des résultats des analyses de cohortes est également motivé par d'autres raisons que leur plus grande fiabilité. Cette source de donnée est celle qui concerne le plus grand nombre de populations, fournit les séries chronologiques les plus longues et donne une connaissance exhaustive de l'ensemble des variables concernant les populations. Cependant, les abondances calculées par les analyses de cohortes, comme pour les autres méthodes, sont entachées d'erreurs de diverses origines dont les conséquences sur les estimations du recrutement doivent maintenant être décrites. La cohérence de ces données avec les indices d'abondance fournis par les campagnes scientifiques rassure cependant quant à la fiabilité de ces données.

3. Influence de quelques sources d'erreur sur les estimations du recrutement par les analyses de cohortes

On se propose ici d'étudier l'effet de quelques-unes des sources d'erreurs listées dans la section I.4.2 qui peuvent affecter les estimations du recrutement par les analyses de cohortes. Une méthode de calcul du recrutement simplifiée, basée sur l'approximation de Pope, sera utilisée pour reconstituer les abondances de recrues à partir de données, captures et mortalité naturelle, qui simuleront l'effet de ces sources d'erreur (précision des statistiques de pêche, erreurs de détermination de l'âge, mauvaise estimation du coefficient de mortalité naturelle). Quelques exemples de cas réels d'erreurs, tirés des rapports des groupes de travail du CIEM sont également présentés. Cette approche permet d'illustrer, de façon plus qualitative que quantitative, l'effet des différentes sources d'erreur énumérées plus haut.

3.1. Estimation des abondances de recrues par l'approximation de Pope

En supposant que la mortalité par pêche intervenait de façon instantanée, au milieu de l'année, Pope (1972) propose une approximation simple de la solution de l'équation des captures :

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1} e^{-\frac{M_{a,t}}{2}} + C_{a,t} e^{-\frac{M_{a,t}}{2}} \quad (I.8)$$

En procédant par récurrence (annexe 1), l'équation (I.8) permet d'obtenir une estimation du recrutement, définie en fonction des captures réalisées sur la cohorte, et de la mortalité naturelle :

$$R_t = N_{1,t} = \sum_{a=1}^A C_{a,t+a-1} e^{-\sum_{i=1}^{a-1} M_{i,t+i-1} - \frac{M_{a,t}}{2}} \quad (I.9)$$

où A est l'âge terminal.

Cette approximation peut être utilisée sans risque de commettre une erreur significative lorsque la mortalité totale est inférieure à 1 (Hilborn et Walters, 1992). Cependant, cette méthode ne permet de calculer le recrutement que pour des cohortes pleinement exploitées. Les séries obtenues par l'approximation de Pope sont donc plus courtes que celles issues des évaluations par analyses de cohortes, d'un nombre d'années égal à la longévité de la population.

Les séries du recrutement de deux populations, le stock Nord de merlu et la morue de mer du Nord, ont été recalculées grâce à l'équation (I.9). Pour le stock Nord de merlu, la mortalité totale est de $Z = 0.49$ en moyenne, et ne dépasse jamais $Z = 0.58$. La figure I.4 montre que la série de recrutement du merlu obtenue avec cette méthode simple est comparable à celle issue du rapport du groupe de travail du CIEM (CIEM, 2003d) calculée par l'analyse de cohortes.

Pour la morue, la mortalité par pêche est plus élevée, et la mortalité totale atteint $Z = 1.4$ pour les années les plus récentes ($Z = 0.98$ en moyenne). L'approximation de Pope donne malgré cela des estimations du recrutement similaires à celles de l'analyse de cohortes, issues du rapport du groupe du CIEM (figure I.5).

L'équation (I.9) peut donc être utilisée pour calculer le recrutement pour ces deux populations.

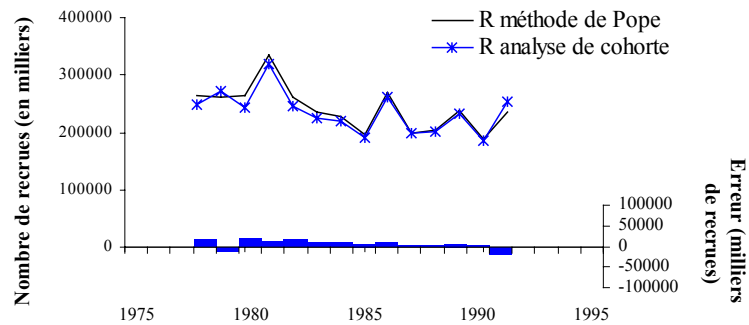


Figure I.4 : Comparaison des séries d'abondance de recrues du stock Nord de merlu obtenues en utilisant l'approximation de Pope et par analyse de cohortes.

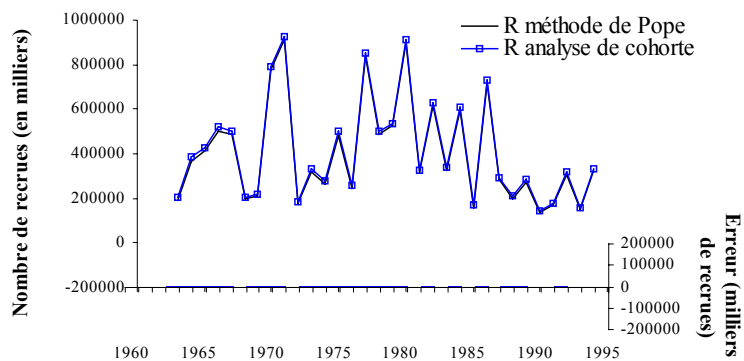


Figure I.5 : Comparaison des séries d'abondance de recrues de la morue en mer du Nord obtenues en utilisant l'approximation de Pope et par analyse de cohortes.

3.2. Erreurs liées aux imprécisions des statistiques de pêche

3.2.1 Qualité des données de statistiques de pêche

La matrice des captures par classes de taille, qui est la donnée de base pour l'évaluation d'un stock par analyse de cohortes, est établie à partir des données de captures des différents pays exploitant le stock. Chaque pays dispose de son réseau de collecte de données de pêche qui lui permet d'évaluer sa production totale, et de la répartir entre les différentes classes d'âge d'après des données d'échantillonnages des débarquements effectués dans les criées. Ces données de captures par classes d'âge peuvent donc être entachées d'erreurs pouvant provenir à la fois de problèmes dans la collecte ou dans la déclaration des données de pêche, et de la qualité et la fréquence des données d'échantillonnage en criées.

L'effet de ces erreurs est illustré par le cas de l'évaluation de la sole dans le golfe de Gascogne. La base des statistiques de pêche françaises comportait de nombreuses erreurs qui ont été rectifiées en 1998. La figure I.6 présente deux séries de recrutement pour la période 1984 -1997, l'une issue de l'évaluation du stock réalisée en 1998, l'autre issue de l'évaluation de 2002 à partir de la base de statistiques modifiée. La modification des statistiques de pêche a eu des conséquences notables sur l'estimation des recrutements des années 1990, 1993 et 1994.

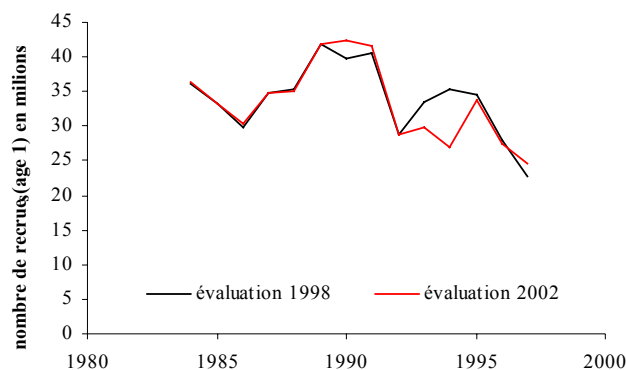


Figure I.6 : Comparaison des séries de recrutement de la sole du Golfe de Gascogne estimées avant (évaluation 1998) et après (évaluation 2002) la révision des statistiques de pêche françaises.

3.2.2 Prise en compte des rejets

- *Stock Nord de merlu*

Méthode

A partir des matrices des débarquements et des rejets par classes d'âge du stock Nord de merlu, extraites du rapport du groupe de travail du CIEM, plusieurs matrices de captures ont été calculées pour simuler différents scénarios de prise en compte des rejets :

- Ref : situation de référence. Les données de captures correspondent à la somme des débarquements et des rejets utilisés pour l'évaluation du stock.
- Rejet 1 : pas d'estimation des rejets. Les données de captures se limitent aux données de débarquement.
- Rejet 2 : prise en compte progressive des rejets. Les rejets utilisés correspondent à la vraie matrice des rejets multipliée par un vecteur variant uniformément de 0 en 1978 à 1 en 1991.
- Rejet 3 : sous-estimation ponctuelle du volume des rejets, liée à des taux de rejet particulièrement forts lors de l'apparition de bons recrutements. Les données de rejets utilisées sont les mêmes que les données d'origine excepté pour les années 1981 et 1986 où les rejets ont été doublés.

Pour chacun de ces scénarios, la série de recrutement correspondant à la matrice des captures a été calculée grâce à l'équation (I.9).

Résultats

Les séries de recrutement correspondant à ces différents scénarios de prise en compte des rejets sont présentées sur la figure I.7. La non prise en compte des rejets (figure I.7a) conduit à sous-estimer systématiquement la force du recrutement, avec une erreur variable selon les classes d'âge. L'erreur s'estompe lorsqu'on prend progressivement en considération l'importance des rejets (figure I.7b). Lorsqu'on sous-estime ponctuellement l'importance des rejets, la force de ces classes d'âges correspondantes est sous-estimée (figure I.7c). Lors de l'apparition des très fortes classes d'âge, la proportion des poissons de cette classe d'âge qui sont rejetés peut augmenter, de sorte que les rejets sont sous-estimés. Ce mécanisme conduirait alors à sous-estimer l'importance des pics de recrutement, et donc à sous-estimer la variabilité du recrutement.

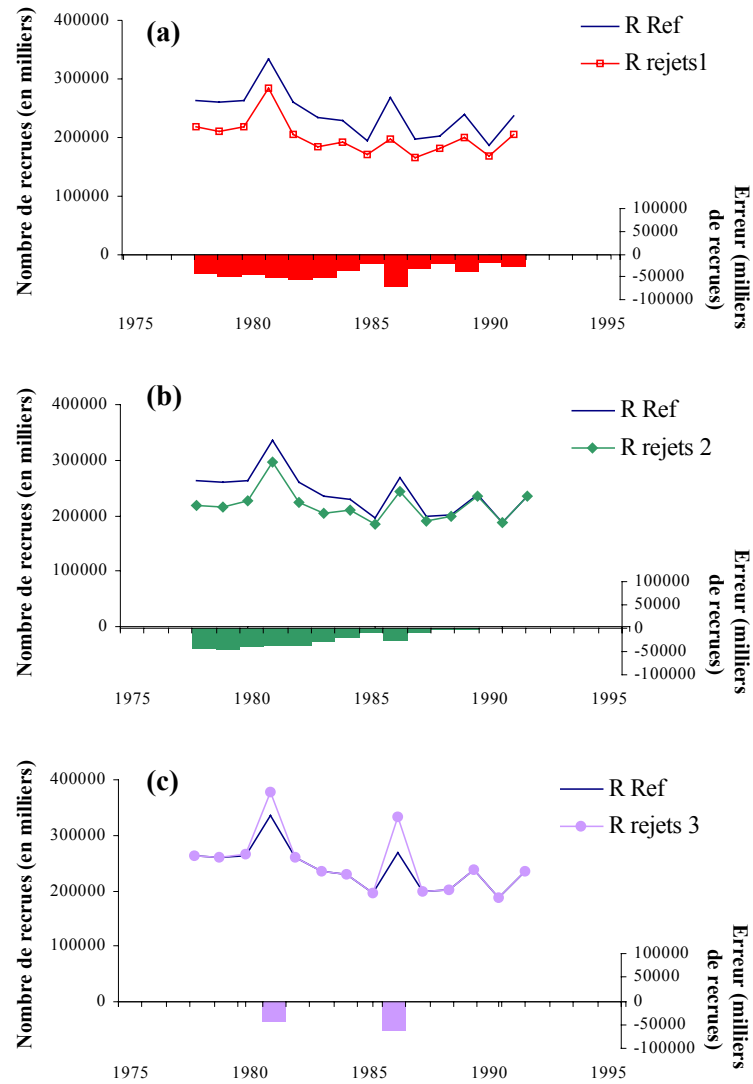


Figure I.7 : Simulation de l'effet sur les estimations du recrutement du merlu calculées par l'approximation de Pope de différents scénarios d'erreur sur l'estimation des rejets ; (a) effet de la non prise en compte des rejets ; (b) effet d'une prise en compte progressive des rejets ; (c) effet d'une sous estimation ponctuelle des rejets (en 1981 et 1986).

• **Morue de mer du Nord**

Jusqu'à l'année 2004, les évaluations ne prenaient pas en compte les rejets sur les jeunes classes d'âge (1 et 2), malgré leur importance (80% des individus d'âge 1 capturés et 18.8% des individus d'âge 2 capturés sont rejetés). Depuis 2004, ces données sont intégrées et dans le rapport du groupe de travail (CIEM, 2005), les résultats de la méthode ADAPT sont donnés avec ou sans prise en compte des rejets. La figure I.8 présente les deux séries de recrutement correspondantes. La prise en compte des rejets change considérablement l'allure de la série du recrutement de la morue. Les variations des deux séries sont cohérentes. La variabilité (coefficient de variation) de la série réelle est nettement supérieure à celle de la série n'incluant pas les rejets (0.62 vs. 0.56). Certaines très fortes classes d'âge apparaissent lorsque les rejets sont pris en compte, alors qu'elles n'avaient pas été détectées avec les données d'origine (1977, 1980, 1984 et 1986). La valeur moyenne du recrutement est également modifiée lorsqu'on prend en compte les rejets ($610 \cdot 10^6$ vs. $402 \cdot 10^6$).

Les données utilisées pour la suite du travail sont issues de l'évaluation de 2002 (CIEM, 2003a). Elles ont été obtenues par la méthode XSA sans prise en compte des rejets. La série de recrutement XSA 2002 est pratiquement identique à la série ADAPT 2005 sans rejets.

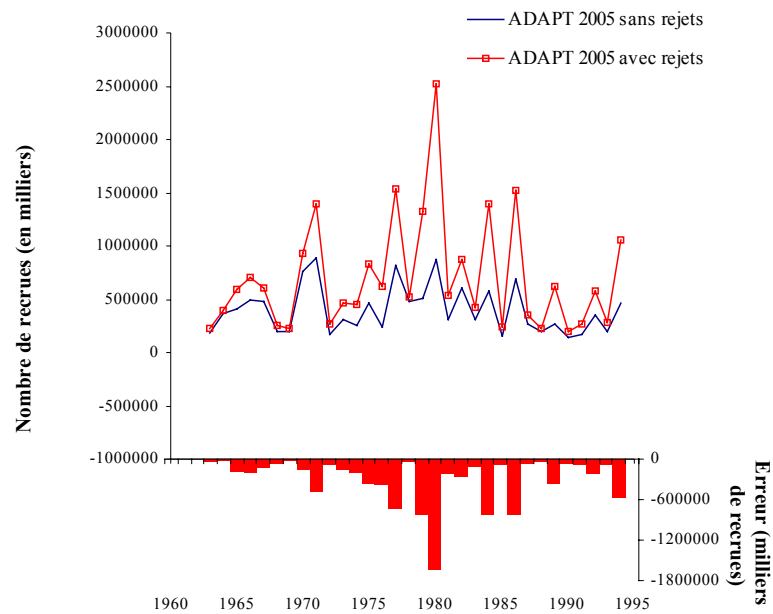


Figure I.8 : Séries d'abondances de recrues du stock de morue de mer du Nord calculées par ADAPT en incluant et sans inclure les rejets (CIEM, 2005).

3.3. Influence des erreurs de lecture d'âge

- *Matrice d'erreur de lecture d'âge*

Afin d'évaluer la précision de la lecture des otolithes du merlu, des échanges d'otolithes entre les experts des différents pays concernés par l'évaluation des stocks de cette espèce sont organisés. Des lots d'otolithes sont lus successivement par les différents lecteurs. L'âge supposé vrai du poisson correspond à l'âge qui lui est le plus souvent attribué. La précision de la lecture est estimée par la dispersion des âges lus autour de cet âge vrai.

On a utilisé ici les résultats d'un échange d'otolithes de merlu réalisé en 2001, obtenus auprès de l'EFAN¹. Cet échange avait porté sur 199 otolithes de merlu mesurant entre 11 cm et 83 cm, lus par 12 lecteurs. Pour chaque âge supposé vrai, on a calculé les pourcentages d'attribution des différents âges, et construit une matrice des erreurs de lecture d'âge, qui, pour chaque âge vrai donne la distribution des âges attribués (tableau I.1). La précision de la lecture est assez bonne pour les jeunes classes d'âge, mais décroît rapidement pour les poissons plus âgés. A partir de l'âge 6, plus de la moitié des poissons se voient attribuer un âge erroné.

De même pour la morue, une matrice d'erreur de lecture d'âge a été calculée d'après les résultats d'un échange d'otolithes entre experts (Newton (1999), tableau I.2). La lecture des otolithes semble poser moins de problèmes pour cette population, puisque l'âge est convenablement déterminé pour plus des deux tiers des individus pour chaque classe d'âge.

Tableau I.1 : Matrice d'erreur de lecture d'âge du merlu calculée d'après les données d'un atelier de travail sur la lecture des otolithes de merlu (Piñeiro et Sainza, 2001).

| Age lu \ Age vrai | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | + gr |
|-------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|------|
| 0 | 77 | 19 | 4 | | | | | | |
| 1 | 6 | 74 | 15 | 3 | 1 | | | | |
| 2 | | 9 | 62 | 22 | 6 | 2 | | | |
| 3 | | | 17 | 55 | 18 | 8 | 1 | 1 | |
| 4 | | | 2 | 16 | 53 | 18 | 8 | 2 | |
| 5 | | | 1 | 5 | 18 | 51 | 20 | 4 | 1 |
| 6 | | | | 3 | 8 | 18 | 46 | 15 | 9 |
| 7 | | | 1 | | 7 | 8 | 24 | 40 | 19 |
| + gr | | | | 1 | 1 | 4 | 10 | 18 | 65 |

¹ European Fish Ageing Network

Tableau I.2 : Matrice d'erreur de lecture d'âge du stock de morue de mer du Nord calculée d'après les données d'un atelier de travail sur la lecture des otolithes (Newton, 1999)

| Age vrai \ Age lu | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|-------------------------|---|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 80 | 19 | | | | |
| 2 | 4 | 73 | 22 | 1 | | | |
| 3 | | 8 | 76 | 13 | 2 | 1 | |
| 4 | | | 11 | 74 | 11 | 2 | 1 |
| 5 | | | 1 | 17 | 64 | 15 | 3 |
| 6 | | | | | 14 | 70 | 16 |
| 7 | | 2 | 2 | | 4 | 14 | 79 |

- **Effet des erreurs d'âgeage sur les estimations du recrutement**

L'effet des imprécisions de détermination de l'âge est de fausser la ventilation des captures entre les différentes classes d'âge. Les matrices des captures par classes d'âge tirées des rapports des groupes de travail du CIEM sont considérées comme représentant la structure d'âge réelle des captures, non affectée par l'effet des erreurs de lecture d'âge (ce qui est faux). Pour chaque population, la matrice d'erreur de lecture est appliquée à la matrice de capture pour simuler un jeu de donnée de captures entaché par les erreurs d'âgeage. Comme pour le cas des rejets, l'équation (I.9) est utilisée pour calculer la série de recrutement correspondant à cette matrice de capture.

Les erreurs commises sur l'estimation du recrutement du fait de l'imprécision de la détermination de l'âge conduisent à opérer un lissage des séries. Dans le cas du merlu (figure I.9), pour lequel les erreurs de lecture d'âge sont fortes, les variations les plus fortes du recrutement (positives, comme celle de 1981 et négatives, comme celle de 1985) sont fortement atténuées. La variabilité du recrutement (coefficient de variation) est diminuée d'un quart lorsqu'on commet ces erreurs de lecture d'âge.

Pour le cas de la morue (figure I.10), l'imprécision des lectures d'âge est moins grande, mais elle conduit néanmoins à commettre des erreurs importantes sur les estimations du recrutement. La variabilité de la série est également sous-estimée de près de 25%.

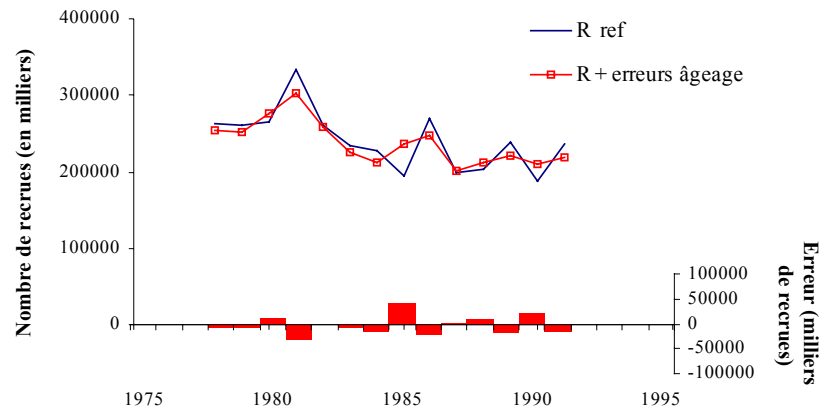


Figure 1.9 : Influence des imprécisions de la lecture d'âge sur l'estimation du recrutement du merlu par l'approximation de Pope. *R ref* : recrutement calculé à partir des données d'origine, *R + erreurs âgeage* : recrutement calculé à partir des captures bruitées par la matrice d'erreur de lecture d'âge (tableau I.1).

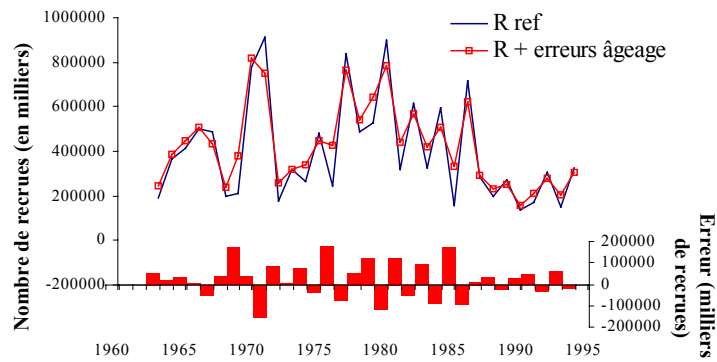


Figure 1.10 : Influence des imprécisions de la lecture d'âge de la morue de mer du Nord sur les estimations de son recrutement. *R ref* : recrutement calculé à partir des données d'origine, *R + erreurs âgeage* : recrutement calculé à partir des captures bruitées par la matrice d'erreur de lecture d'âge (tableau I.2).

3.4. Erreurs liées au choix du coefficient de mortalité naturelle

Comme un grand nombre de stocks évalués par le CIEM, la règle du $M = 0.2$ a été adoptée pour le merlu : mortalité constante dans le temps et identique pour toutes les classes d'âge. Pour la morue de mer du Nord, la mortalité naturelle est constante d'une année l'autre, mais diminue avec l'âge ($M_1 = 0.8$, $M_2 = 0.35$, $M_3 = 0.25$ puis $M_i = 0.2$ pour $i > 3$).

Afin d'apprécier l'effet d'une mésestimation du taux de mortalité naturelle sur les abondances de recrues reconstituées, trois scénarios d'erreur sur M ont été simulés :

- (a) le taux de mortalité naturelle est sous-estimé. Le taux réel est de 0.05 supérieur au taux utilisé par le groupe de travail.
- (b) le taux de mortalité naturelle est en réalité variable pour les jeunes individus. Notamment, des épisodes de forte mortalité, liés à l'apparition de conditions environnementales défavorables, ou à l'apparition d'épizooties, peuvent se produire. Une mortalité supplémentaire de 0.40 s'est en fait produite pour les juvéniles (âges 1 et 2) en 1985 pour le merlu, et en 1972 et 1982 pour la morue (âge 1).
- (c) les jeunes merlus, comme dans le cas de la morue, ont en fait une mortalité naturelle supérieure à celle des adultes ($M_1 = 0.6$, $M_2 = 0.35$, puis $M_i = 0.2$ pour $i > 2$).

Les séries de recrutement correspondant à ces trois cas de figure ont été calculées à partir des matrices de captures par l'équation (I.9). Les résultats présentés sur les figures I.11. et I.12.

Lorsque qu'une valeur plus faible que la valeur réelle est choisie pour le taux de mortalité naturelle (cas (a)), les estimations par analyse de cohortes sous-estiment le recrutement. Le biais de l'estimation est d'autant plus important que l'erreur commise sur M est forte. La variabilité du recrutement n'est cependant pas affectée.

Lorsqu'il se produit ponctuellement une forte mortalité sur les jeunes classes d'âge (cas (b)), la non prise en compte de cette mortalité conduit à sous estimer la force des classes d'âge concernées. L'importance de l'erreur commise dépend de la force de la classe d'âge : faible pour la classe 1972, forte pour la classe 1982 pour le cas de la morue.

Le fait de considérer une mortalité naturelle identique pour tous les âges, lorsqu'en réalité la mortalité naturelle est forte pour les jeunes poissons et décroît avec l'âge (cas (c)), entraîne l'apparition d'un biais négatif, comme dans le cas (a).

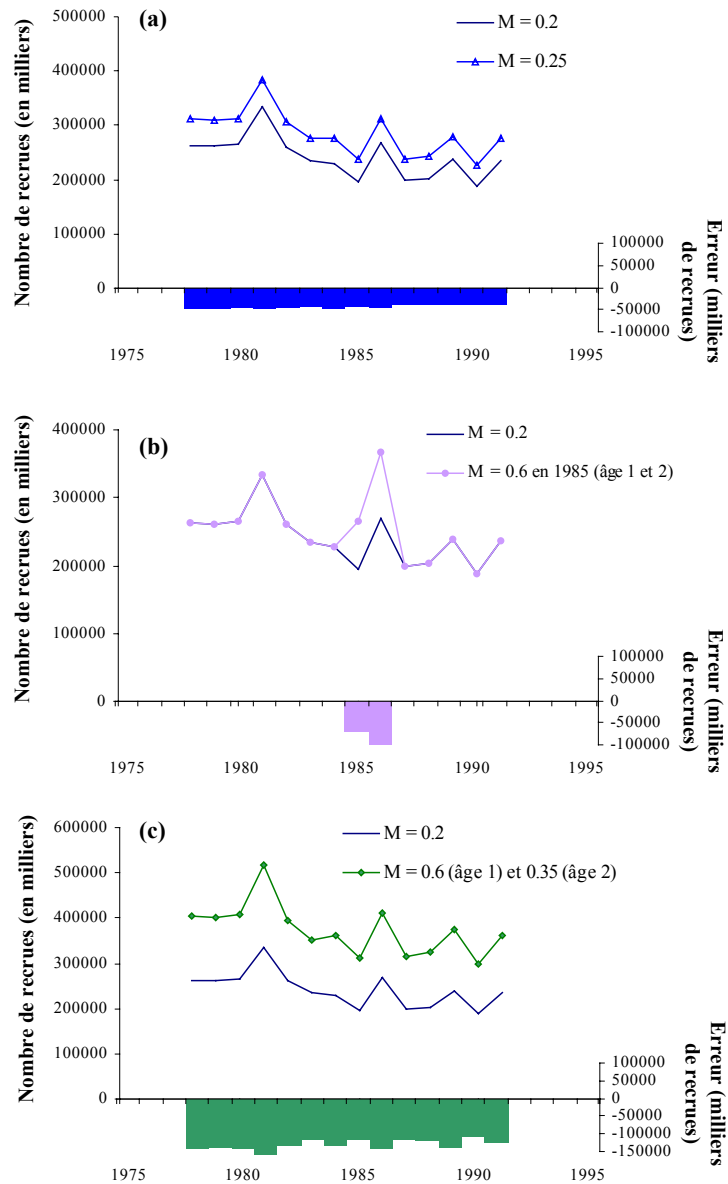


Figure I.11 : Effet d'erreurs d'estimation du taux de mortalité naturelle sur le recrutement du merlu calculé par la méthode de Pope. (a) : sous estimation de M ; (b) : non prise en compte d'une augmentation ponctuelle de la mortalité naturelle pour les classes d'âge 1 et 2 (0.6 en 1985) et (c) existence de différences de taux de mortalité pour les jeunes classes d'âge (0.6 à 1 an, 0.35 à 2 ans, 0.2 ensuite).

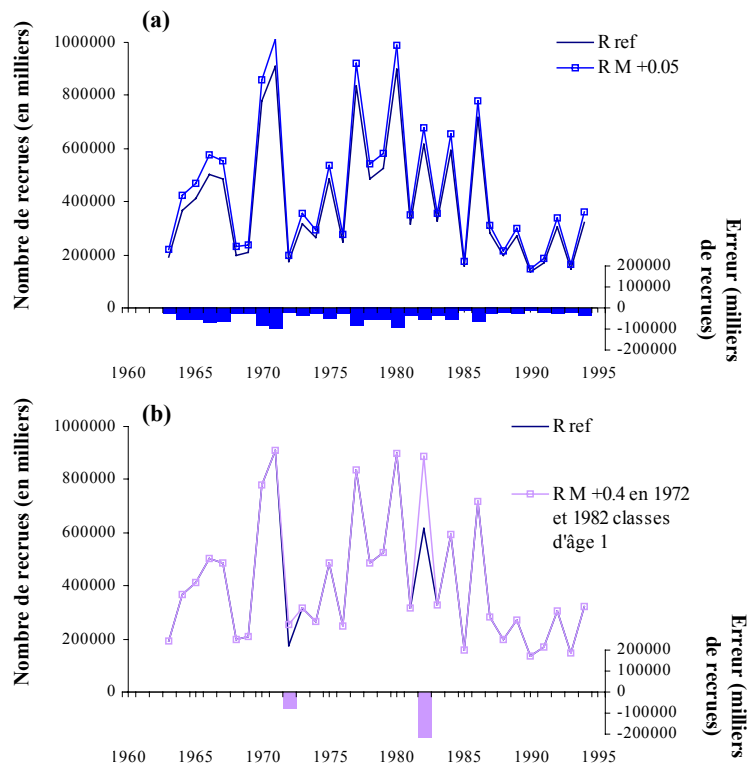


Figure I.12 : Effet d'erreurs d'estimation du taux de mortalité naturelle sur le recrutement de la morue de mer du Nord calculé par la méthode de Pope. (a) : sous estimation de M de 0.05 ; (b) non prise en compte d'une augmentation ponctuelle de la mortalité naturelle pour la classe d'âge 1 (+0.4 en 1972 et 1982).

3.5. Conclusion

L'approximation de Pope donne des estimations du recrutement similaires à celles des analyses de cohortes pour le stock Nord de Merlu et la morue de mer du Nord. Cette méthode a été utilisée pour calculer des séries de recrutement simulant les différentes sources d'erreurs et a permis d'appréhender de façon qualitative l'effet de ces erreurs sur le recrutement

Plusieurs types d'imprécision des séries de recrutement reconstruites par les analyses de cohortes ont été identifiées :

- *Existence d'un biais constant.* La mésestimation du coefficient de mortalité naturelle, la non prise en compte des rejets ou une sous-estimation du volume des débarquements, si elles ne varient pas dans le temps, conduisent à commettre des erreurs sur les estimations du recrutement relativement similaires d'une année à l'autre. Un tel biais affecte la valeur absolue du recrutement, mais ne modifie ses variations relatives à court et long terme.
- *Existence d'un biais variable.* Lorsque les sources d'erreurs varient (proportion de sous-déclarations ou des taux de rejet) le biais lié à ces sources d'erreur change. De même, lorsque le coefficient de mortalité naturelle choisi est erroné, et si la mortalité par pêche change, un biais variable peut affecter le recrutement (Lapointe et al., 1989). Les tendances des séries calculées par les analyses de cohortes peuvent ne pas être représentatives des tendances de réelles du recrutement.
- *Existence d'erreurs systématiquement opposées aux variations du recrutement.* Lorsque les rejets ne sont pas évalués annuellement et que leur importance est proportionnelle à la force des classes d'âge, les forts recrutements sont sous évalués. L'effet des d'imprécisions de la détermination de l'âge est similaire, et conduit à produire un lissage des variations du recrutement. Les séries reconstruites par l'analyse de cohortes peuvent donc sous-estimer la variabilité réelle du recrutement.
- *Existence d'erreurs non systématiques.* Des erreurs ponctuelles peuvent être commises sur les estimations du recrutement, par exemple lorsqu'on n'a pas su détecter des épisodes de mortalité exceptionnels.

4. Conclusion du chapitre I

Après avoir passé en revue les différentes méthodes d'évaluation de l'abondance des populations et fait l'inventaire des différentes sources de données disponibles pour les espèces exploitées du Nord-Est Atlantique, le choix a porté vers les données provenant des méthodes d'analyse de cohortes.

Ce choix a en partie été motivé par l'abondance et l'exhaustivité de cette source de données comparée aux indices d'abondances provenant des CPUE des navires commerciaux, ou des campagnes scientifiques d'évaluation directe. Le jeu de données constitué à partir des rapports du CIEM comporte des séries d'abondance de recrues, mais aussi de biomasse féconde et de mortalité par pêche d'une longueur minimale de 10 années, concernant 67 populations, appartenant à 21 espèces et réparties dans 12 grandes zones de pêche.

Ces données sont utilisées pour l'élaboration d'avis sur l'état des populations et la production de propositions de TAC. Bien que produites par des modèles complexes, intégrant une masse importante d'information, les abondances reconstruites par les analyses de cohortes restent des estimations, qui reflètent les abondances réelles avec une certaine imprécision. Si les sources d'imprécision de ces modèles sont identifiées en théorie, leur effet réel reste difficile à quantifier en pratique. L'analyse menée dans ce chapitre indique, qu'entre autre, les séries de recrutement reconstituées par les analyses de cohortes pourraient 1) sous-estimer la variabilité du recrutement, et 2) donner une vision faussée des tendances de variation à long terme.

La cohérence de variation des estimations produites par analyse de cohortes avec les indices de recrutement issus des campagnes d'évaluation directe montre que, malgré les sources d'imprécision respectives de ces deux méthodes, elles donnent toutes les deux une vision similaire, et donc probablement proche de la réalité, des variations réelles du recrutement.

Chapitre II :

Cadre Conceptuel et Voies d'Analyse de la Variabilité du Recrutement

Introduction

Depuis que la variabilité du recrutement a été identifiée comme la cause principale de la fluctuation des captures réalisées sur les stocks de poissons (Hjort, 1914), un important effort de recherche a été déployé pour tenter de comprendre le déterminisme de cette variabilité. L'influence majeure des conditions environnementales rencontrées par les jeunes poissons lors des premiers stades de leur développement sur le succès du recrutement a été très tôt identifiée (Hjort, 1914). Les mécanismes à travers lesquels les fluctuations de l'environnement peuvent affecter la force des classes d'âge des populations ont alors été étudiés par des approches aussi diverses que l'observation et l'expérimentation sur les premiers stades de vie, l'analyse empirique des relations entre le recrutement et les facteurs de l'environnement, ou la modélisation numérique. Ces travaux ont permis la formulation d'un certain nombre de grandes hypothèses du déterminisme environnemental de la variabilité du recrutement. Parallèlement, d'autres travaux ont porté sur le lien entre le recrutement et l'abondance des géniteurs. Un certain nombre de modèles de ce lien, basés sur les lois de la dynamique des populations ont été formulés.

Ce second chapitre vise définir le cadre des concepts qui servira de base pour ce travail et à définir la méthode la plus appropriée pour répondre aux questions posées. Une synthèse des grandes hypothèses du déterminisme du recrutement est tout d'abord présentée, dans le but d'identifier la responsabilité des facteurs de l'environnement, mais aussi d'autres facteurs, sur l'existence et l'importance des variations du recrutement. La question du lien stock-recrutement est ensuite abordée en prenant comme exemple concret le cas des populations du Nord-Est Atlantique. L'existence de ce lien est recherchée à la fois en procédant à l'ajustement des modèles classiques de relation stock-recrutement, et en adoptant une approche plus empirique. Enfin, les différentes voies d'étude de la variabilité du recrutement sont décrites et le choix de l'approche retenue est argumenté.

1. Déterminisme de la variabilité du recrutement

1.1. Introduction

Pour la plupart des espèces de poissons marins, la reproduction se fait par l'émission et la fécondation des ovules en pleine eau (hareng, lançon et capelan, dont les œufs sont démersaux faisant toutefois exception). L'éclosion des œufs libère des larves, qui poursuivent leur développement à partir des réserves de leur vitellus jusqu'à ce qu'elles soient capables de se nourrir par elles-mêmes. Puis ces larves subissent une métamorphose, correspondant à des transformations de plus ou moins grande importance selon les espèces, conduisant au stade juvénile où les individus sont semblables aux adultes.

Ce mode de reproduction, à l'opposé de celui des mammifères par exemple, est fondé sur un développement des individus, depuis l'œuf jusqu'au juvénile, se réalisant dans le milieu extérieur. La faible taille et la fragilité des individus lors des stades primordiaux, le nombre d'étapes et la durée du développement, ainsi que l'absence, le plus souvent, de protection par les parents expliquent la mortalité massive qui se produit lors du recrutement. Lors des stades de développement primordiaux (œufs et larves), il n'est pas rare que l'effectif soit divisé par deux chaque jour. Pour la morue, par exemple, le nombre d'individus à un an représente en moyenne 0.04 % du nombre d'œufs fécondés (Houde, 1987), et à peine 0.006 % pour l'anchois américain (*Anchoa mitchilli*). Cette mortalité est compensée par la forte fécondité des poissons (plus de deux millions d'ovules par femelle pour la morue, et jusqu'à neuf millions pour le merlu argenté (*Merluccius bilinearis*) (Mertz et Myers, 1996)).

Le taux de mortalité décroît au fur et à mesure que les individus grandissent et se développent (figure II.1). La mortalité subie lors des différents stades peut être due à différentes causes : prédation, maladie, famine, ou effet de conditions océanologiques délétères. Comprendre le déterminisme du recrutement, c'est donc comprendre quels sont les facteurs de mortalité rencontrés lors des différents stades de développement, et parmi ces facteurs, quels sont ceux dont l'influence est la plus déterminante sur le succès du recrutement. Il était donc important de présenter ici une brève synthèse des connaissances du déterminisme du recrutement afin d'identifier quels grands types de facteurs interviennent lors du recrutement, et de comprendre en quoi ces facteurs sont à l'origine de la variabilité du recrutement.

Rothschild (1989) oppose deux types de contrôles du taux de mortalité : un contrôle par des mécanismes déstabilisateurs, responsables de la variabilité du taux de mortalité et un contrôle par des mécanismes stabilisateurs, assurant la régulation de la population et s'opposant à sa variabilité. Les mécanismes déstabilisateurs – densité-indépendants (figure II.1) - correspondent à l'effet de la variabilité des conditions environnementales qu'expérimentent les jeunes stades de vie. Les différents agents de la mortalité peuvent en

effet être directement dépendants de paramètres de l'environnement physique. La mort par famine, par exemple, dépend de divers processus (quantité et qualité de la nourriture disponible, capacité de la larve à la capturer...) contrôlés par des facteurs environnementaux (température de l'eau, force du vent...). Un certain nombre d'hypothèses ont été formulées pour expliquer les variations du recrutement en fonction des conditions environnementales. Ces grandes théories de l'origine environnementale de la variabilité du recrutement seront tout d'abord présentées.

Les mécanismes stabilisateurs correspondent à l'existence de phénomènes densité-dépendants. Le taux de mortalité lié à la prédation, par exemple, peut être inversement relié à l'abondance des individus présents. De tels mécanismes de contrôle de la mortalité s'opposent donc à ce que l'abondance atteigne de haut niveau, mais permettent aussi une survie accrue lorsque les individus sont peu nombreux. Les différents phénomènes participant de cette densité dépendance, ainsi que leurs conséquences sur la dynamique du recrutement seront exposées dans un second temps.

Facteurs densité-dépendants et densité-indépendants ne jouent pas un rôle équivalent pour tous les stades de développement. Par exemple, les phénomènes densité-dépendants ne sont pas aussi susceptibles d'exercer un contrôle fort de la mortalité au stade larvaire, où les individus sont relativement dilués dans le milieu pélagique, qu'après la métamorphose et la migration vers les nourriceries où les individus sont concentrés. On verra donc dans un troisième temps quelle est l'importance relative de ces deux composantes de la mortalité lors des différents stades, et comment chacune contribue à la détermination de la force d'une classe d'âge et à la variabilité temporelle du recrutement.

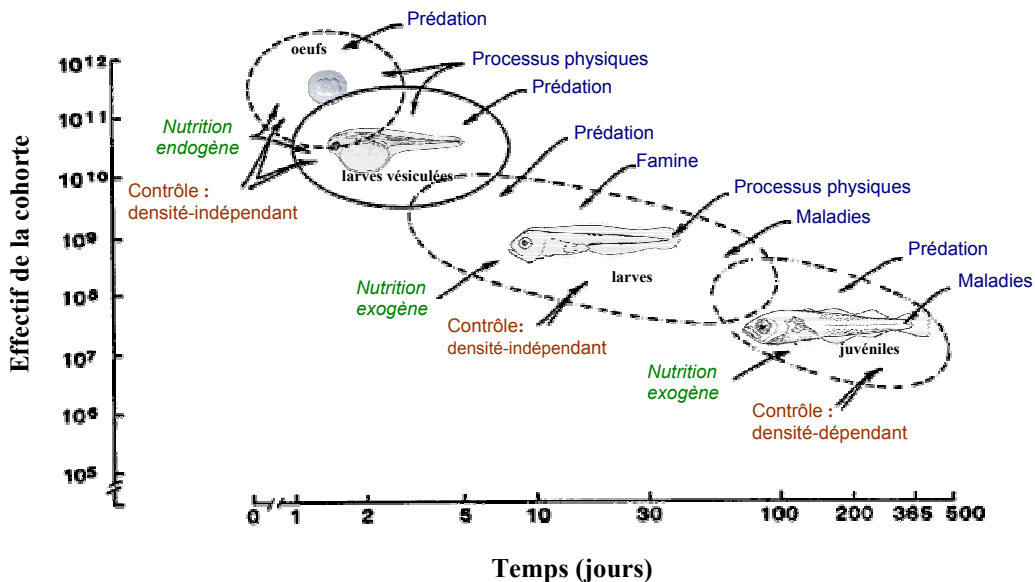


Figure II.1 : Représentation schématique des processus du recrutement des poissons, incluant les sources de nourriture (endo ou exogène), les différents agents de la mortalité (prédation, famine...), et les mécanismes supposés contrôler cette mortalité lors des différents stades de développement (densité-dépendants ou indépendants). Les axes des effectifs et du temps sont représentés avec une échelle logarithmique (reproduit d'après Houde, (1987)).

1.2. Origine environnementale de la variabilité du recrutement

Le schéma conceptuel de Houde (figure II.1) cache en fait une grande diversité de facteurs et de mécanismes à travers lesquels l'environnement conditionne les chances de survie lors de différents stades de développement précédant le recrutement. Depuis les travaux pionniers de Hjort (1914), l'idée dominante est que les processus clefs sont ceux qui déterminent le taux de mortalité lors des jeunes stades de vie, principalement le stade larvaire.

Une série de grandes hypothèses du déterminisme du recrutement ont été développées pour permettre d'expliquer par quels processus les conditions environnementales déterminent le taux de survie lors des jeunes stades de vie. Ces hypothèses, assignant une importance plus ou moins prépondérante aux différents agents de la mortalité (famine, prédation...) sur lesquels influent les conditions du milieu, sont présentées ici.

1.2.1 Importance de la disponibilité en ressource pour les larves

- **Hypothèse de la période critique de Hjort**

Hjort (1914) a été un des premiers biologistes marins à s'intéresser à l'origine environnementale de la fluctuation des stocks halieutiques. Analysant les variations de la force des classes d'âge de plusieurs espèces en mer du Nord à partir des observations des captures commerciales et des campagnes scientifiques, Hjort observe que "*les fortes classes d'âge peuvent déjà être identifiées lorsque les poissons sont encore très jeunes, en d'autres termes, l'effectif d'une classe d'âge est à l'évidence déterminé à un stade très précoce et évolue ensuite approximativement de la même façon que les autres classes d'âge durant toute la vie des individus*". Il existerait donc un stade de développement critique, durant lequel la force d'une classe d'âge serait déterminée.

Se basant sur des observations expérimentales montrant que les jeunes larves de sole commencent à rechercher leur nourriture avant même la résorption de leur vitellus, et que lorsqu'elles ne disposent pas d'une quantité suffisante de nourriture adéquate, elles meurent rapidement de famine, Hjort propose que la période critique coïncide avec le stade où les jeunes larves commencent à s'alimenter, dont le taux de survie dépendrait de la disponibilité du milieu en nourriture.

Ainsi, la disponibilité en nourriture lors d'une période initiale d'alimentation, période critique du développement, détermine le taux survie d'une cohorte d'œufs et donc la force du recrutement à venir. La variabilité des conditions environnementales, déterminant la quantité de nourriture disponible, explique alors la variabilité de la force des classes d'âge des stocks de poissons.

- **Hypothèse de la coïncidence (ou match-mismatch hypothesis)**

L'hypothèse de la coïncidence, développée par Cushing (1975; 1990), repose sur l'observation, pour les populations de poissons des eaux tempérées, d'une forte concordance entre la période où les larves sont présentes dans la colonne d'eau et l'apparition des pics saisonniers (printanier ou automnal) de production planctonique. Les populations de chaque espèce ont adapté leur cycle de reproduction aux caractéristiques biologiques et physiques des écosystèmes où elles se sont installées afin de d'optimiser leurs chances de reproduction. Ainsi, la ponte de chaque population a lieu à date fixe, qui correspond, compte tenu du cycle saisonnier moyen de la production planctonique, à la solution qui maximise les chances de placer les larves dans des conditions alimentaires optimales pour leur survie.

Selon l'hypothèse de Cushing, la variabilité du taux de survie des larves, et donc du recrutement proviendrait de la variabilité de la date de déclenchement des blooms planctoniques (figure II.2). Lorsque la production planctonique est retardée, les larves rencontrent un environnement pauvre en nourriture adéquate et sont victimes d'une forte mortalité par famine. Lorsque au contraire, la coïncidence entre la présence des larves et de leur nourriture est maximale, la survie larvaire est nettement améliorée et conduit à un meilleur recrutement. La date de déclenchement et la durée de la production planctonique sont fortement influencées par des facteurs atmosphériques, tels que la force des vents ou l'ensoleillement. L'hypothèse de la coïncidence fournit donc une explication de la façon dont laquelle la variabilité des conditions environnementales génère une variabilité du recrutement.

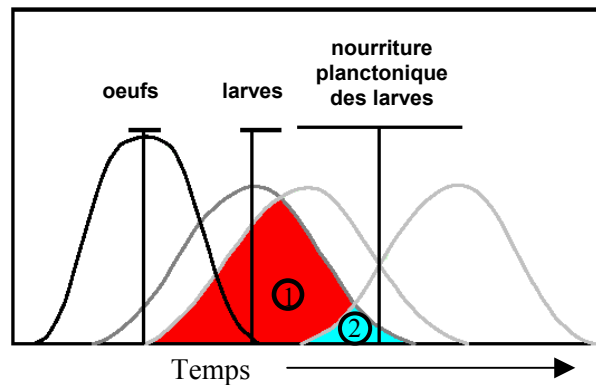


Figure II.2 : Schéma théorique de l'hypothèse de coïncidence de Cushing. La ponte et la production des larves ont lieu à date fixe. La production saisonnière de plancton se produit à date variable, qui peut coïncider fortement (1) ou faiblement (2) avec la présence et larves (d'après Cushing (1990)).

- **Hypothèse de la stabilité de l'océan**

Se basant sur des observations de terrain et des expériences de laboratoire (Lasker, 1975) établit l'existence d'un seuil de concentration minimale en proies nécessaire à la croissance et la survie des larves d'anchois de Californie (*Engraulis mordax*). Il fait l'observation que de telles concentrations ne sont pas observées sauf en certains endroits et à certaines périodes où se rencontrent des agrégations de plancton en concentration suffisante pour permettre une bonne survie des larves. Ces agrégations se développent à la suite de périodes de faible mixage vertical, permettant une stratification de la colonne d'eau, et l'apparition d'une couche riche en chlorophylle. Cette stratification est en revanche rompue lorsque la turbulence liée au vent ou des phénomènes d'upwelling créent un fort brassage vertical.

Lasker (1981) observe que les meilleurs recrutements de l'anchois de Californie se sont produits pour des années où des conditions océaniques stables ont prévalu, et que les moins bons recrutements correspondaient à des années avec de fréquents épisodes de mauvais temps. Peterman et Bradford (1987) mettent en évidence le lien inverse entre le nombre de périodes de calme, ou "événements de Lasker" et le taux de mortalité journalier des larves d'anchois. De ces observations découle l'hypothèse de la "stabilité océanique" selon laquelle le succès du recrutement dépendrait de l'apparition de conditions océaniques stables. La variabilité du recrutement serait donc liée à la variabilité des conditions climatiques, et notamment la fréquence des vents suffisamment forts pour rompre la stratification de la colonne d'eau ($>10 \text{ m.s}^{-1}$).

- **Hypothèses relatives au taux de rencontre des larves avec leur nourriture**

Hypothèse du contact avec le plancton

Rothschild et Osborn (1988) montrent que la probabilité de rencontre d'une larve et de sa nourriture ne dépend pas uniquement de la concentration de la nourriture, mais également de l'importance de la turbulence à petite échelle, qui augmente la vitesse relative de la larve et de la particule de nourriture et favorise leur rencontre. Ainsi la turbulence liée au vent serait déterminante pour la nutrition des larves et leur permettrait de survivre même si la concentration en nourriture est relativement basse. Les périodes où la vitesse du vent est faible pourraient être défavorables au recrutement puisqu'elles provoqueraient une diminution du taux de rencontre plancton-larve.

Les travaux de Mackenzie et al. (1994) suggèrent cependant que si le taux de rencontre augmente avec la turbulence, la capacité de capture et donc d'alimentation des larves diminue lorsque la vitesse relative des deux particules augmente avec la turbulence. La probabilité de capture dépendrait donc de la turbulence selon une courbe en cloche, d'après laquelle des conditions de turbulence modérées seraient optimales pour la survie des larves.

Hypothèse de la fenêtre environnementale optimale

L'hypothèse de la fenêtre environnementale optimale développée par Cury et Roy (1989) pour les systèmes d'upwelling considère à la fois l'effet de la turbulence et l'effet la productivité planctonique de l'upwelling. Ils montrent que les bons recrutements pour les populations de petits pélagiques des grandes zones d'upwelling d'Ekman (Pérou, Californie Afrique de l'Ouest) se réalisent les années où les conditions de vent ont été modérées (5-6 m.s^{-1} , figure II.3). Lorsque la force du vent est plus faible, l'intensité de l'upwelling et la production planctonique associée est moins forte, la quantité de nourriture est trop faible

pour une bonne survie des larves. Lorsque la force du vent est plus forte, l'intensité de l'upwelling augmente, mais les effets de la turbulence (désagrégation des concentrations de plancton, diminution du taux de capture) limitent les chances de survie des larves. Un régime de vents modéré constitue donc une fenêtre environnementale optimale pour le recrutement dans les systèmes d'upwelling d'Ekman. Comme dans l'hypothèse de Lasker, la variabilité interannuelle du régime des vents serait responsable de la variabilité du recrutement.

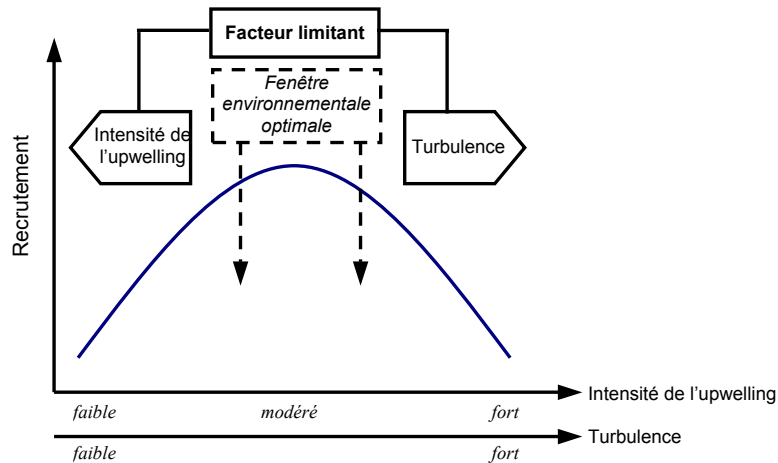


Figure II.3 : La fenêtre environnementale optimale : les plus forts recrutements sont réalisés lorsque la vitesse du vent est de 5 à 6 $m.s^{-1}$ ce qui correspond à une intensité de l'upwelling et une turbulence modérées (d'après Cury et Roy (1989)).

1.2.2 Rôle des processus hydrodynamiques

- **Importance du transport advectif des larves : la seconde hypothèse Hjort**

Lors d'une campagne scientifique à l'ouest de la Norvège, Hjort (1914) observe un nombre important de larves de morues ayant dérivé vers des zones hauturières, où elles rencontraient un environnement trophique trop pauvre et mouraient de faim sans participer au recrutement. Hjort était le premier alors à formuler l'hypothèse que le transport advectif pouvait jouer un rôle important pour la survie des larves et donc pour le recrutement.

Cette hypothèse peut être rapprochée de l'hypothèse de la coïncidence. Alors que l'hypothèse de coïncidence de Cushing repose sur la chronologie de la production des larves et leur nourriture planctonique, l'hypothèse du transport larvaire fait référence à la coïncidence spatiale. De même que les populations sont adaptées à pondre à date fixe afin d'assurer, dans les conditions moyennes, la coïncidence temporelle, le choix des lieux de ponte relève également d'une adaptation de la population aux schémas moyens de transport par les courants, permettant aux larves de se développer dans des zones riches en nourriture adéquate et aux juvéniles de pouvoir s'installer dans des zones de nurseries convenables pour leur développement. Citons par exemple le cas des populations de harengs de mer du Nord, pour lesquelles la ponte automnale se produit sur les bancs de Dogger et Buchan,

près de la côte écossaise, permettant aux larves d'être transportées par les courants dominants jusqu'aux zones de nurseries situées sur la façade est de la mer du Nord.

Les variations interannuelles des conditions océanographiques peuvent se traduire par des anomalies des schémas de transport des larves et avoir des conséquences qui peuvent conduire à une perte de larves pour le stock. Myers et Drinkwater (1989) ont montré par exemple que des tourbillons créés par les méandres du Gulf Stream pouvaient entraîner les masses d'eau du plateau continental de la côte Est Américaine vers le large et étaient responsables de l'advection de larves vers des zones impropres à leur survie, ce qui affectait le recrutement des populations de poissons démersales. A l'ouest du Portugal, le renforcement des vents hivernaux liés à des conditions climatiques particulières (anomalies positives de l'Oscillation Nord Atlantique, voir septième partie), provoquaient l'intensification de l'upwelling côtier, conditions menant à une perte des œufs et larves de sardine et chinchard par transport advectif vers le large, et à un faible recrutement (Santos et al., 2001).

- **Hypothèse membre / vagabond**

L'hypothèse membre/vagabond de Sinclair (1988) replace la problématique du recrutement dans le cadre plus général de la régulation des populations. L'hypothèse suppose que la ponte d'une population se fait en association avec une structure hydrographique permettant la rétention des oeufs et larves (p.ex. un tourbillon associé à un banc). Par un comportement actif, les larves seraient capables de se maintenir dans ces structures de rétention, représentant des environnements enrichis en nourriture et donc favorables à leur survie. Ces structures de rétention peuvent être fixes, comme dans le cas des structures hydrologiques inféodées au banc Georges, ou en mouvement, comme le courant côtier norvégien dans le cas du hareng (Sinclair et Iles, 1989). La viabilité d'une population marine dépend donc de l'existence de telles structures hydrographiques leur permettant de réaliser leur reproduction. Le nombre de populations d'une espèce correspondrait alors au nombre de structures hydrographiques de rétention permettant à l'espèce de boucler son cycle vital, et l'abondance de chaque population serait liée à la taille de la structure de rétention à laquelle elle est liée.

La variabilité de l'abondance des populations et de leur recrutement correspond à la variabilité du nombre d'individus dits "vagabonds" qui quittent la population à différentes étapes du cycle vital par rapport au nombre d'individus dits "membres", qui accomplissent la totalité leur cycle vital et restent dans la population (figure II.4). L'importance des pertes d'individus, ou le nombre de "vagabonds", dépendrait de la persistance et des fluctuations de taille des structures de rétention dont dépendent les populations.

Dooley (1984) par exemple, met en évidence la présence d'une colonne de Taylor associée au banc de Rockall qui pourrait constituer un structure de rétention pour les larves d'églefin. Cette structure hydrologique présente une certaine instabilité, et peut occasionnellement se disloquer, entraînant le renouvellement de la masse d'eau au dessus du banc. Les larves d'églefin seraient alors disséminées dans la masse d'eau et ne pourraient pas contribuer au recrutement. Dooley suggère de plus que seule une infime fraction des larves serait piégée dans la colonne de Taylor, ce qui leur permettrait à la fois de rencontrer un environnement trophique favorable, et de rester à l'aplombs du banc. L'essentiel du recrutement de la population d'églefin de Rockall serait constitué de ces larves retenues au dessus du banc.

L'hypothèse de Sinclair s'oppose à celle de Cushing, dans le sens où elle impute la variabilité des populations uniquement à des processus spatiaux, qui déterminent le nombre de "vagabonds", et confère une importance secondaire aux processus trophiques, supposant que les "membres" disposaient d'une nourriture suffisamment abondante pour leur survie.

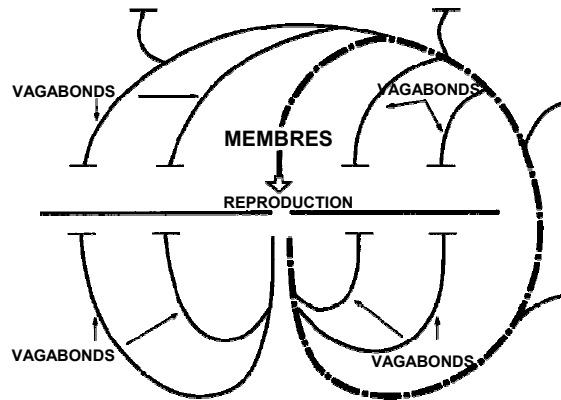


Figure II.4 : Représentation schématique du cycle de vie d'une population marine. Les individus "membres" sont ceux qui accomplissent la totalité du cycle au sein de la population. Les individus "vagabonds" sont ceux qui quittent la population durant une étape du cycle du fait de contraintes spatiales (d'après Sinclair (1988)).

- **Triade fondamentale de Bakun**

Bakun (1996) a défini trois catégories de processus physiques, la "triade fondamentale" ou "triade de l'océan", qui, lorsqu'ils sont combinés, permettent l'apparition de bons recrutements :

- des processus d'enrichissement du milieu en nutriments permettant l'apparition d'une production primaire (upwelling, panaches des rivières).
- des processus de concentration (zones de convergences, fronts, stratification de la colonne d'eau).
- des processus de rétention des larves au sein de ces environnements enrichis.

Ce concept de triade fondamentale, bien que proposé à l'origine pour les populations de petits pélagiques des zones d'upwelling, a récemment été appliqué au cas de l'anchois en mer Méditerranéenne (Agostini et Bakun, 2002) ou du poulpe en Afrique de l'Ouest (Demarcq et Faure, 2000).

1.2.3 Importance de la prédation

Dans les hypothèses précédentes la source de mortalité sur laquelle influait la variabilité environnementale était la mort des larves par famine. Une autre série de théories considère que la prédation des larves est la source majeure de la mortalité des jeunes stades vie (Bailey et Houde, 1989; Leggett et Deblois, 1994). Une mortalité par prédation variable pourrait donc générer un recrutement variable. Houde (1987) a établi par exemple que des variations, même faibles, du taux de mortalité suffisaient à causer des variations d'une amplitude de 1 à 100 du nombre de larves survivant jusqu'au stade juvénile.

- ***Le lien croissance/prédation***

Les principales hypothèses sur le rôle de la prédation font intervenir le taux de croissance des larves, on parle même d'hypothèses "croissance survie" (Anderson, 1998). L'hypothèse « bigger is better » propose que les larves les plus grandes subissent une plus faible prédation. L'hypothèse repose sur l'observation du comportement d'échappement des larves à un prédateur. Plus les larves d'une espèce ont une grande taille, plus elles sont capables d'échapper aux prédateurs (Bailey et Houde, 1989). Les larves issues d'œufs de plus grosse taille, ou ayant un meilleur taux de croissance sont, à âge égal, plus grandes que les autres et ont donc un meilleur taux de survie.

Leggett et Deblois (1994) remettent cependant en cause cette hypothèse, considérant que dans certaines conditions, les larves de petites tailles pourraient être moins impactées par la prédation que les larves de grandes taille. En effet, si les larves de grande taille ont une plus grande capacité à échapper aux prédateurs, elles se déplacent plus (notamment pour chercher leur propre nourriture) ce qui augmente le taux de rencontre avec les prédateurs. Une mobilité accrue, accompagnée d'une coloration plus marquée rend également les larves de grandes tailles plus repérables. Enfin, dans certains cas, les prédateurs pourraient sélectionner les proies de plus grande taille.

L'hypothèse de la "durée du stade", initialement formulée par Cushing (1975), considère que la durée du stade larvaire détermine le taux de mortalité subi par la cohorte durant ce stade. Plus précisément, les larves qui rencontrent un environnement trophique favorable grandissent plus rapidement, effectuent plus précocement leur métamorphose, et subissent une mortalité par prédation cumulée durant le stade larvaire moins élevée.

Ainsi, le taux de croissance des larves serait déterminant pour leurs chances de survie, et donc pour le succès du recrutement car il déterminerait le taux de prédation de ces larves. Les conditions environnementales, qui déterminent la disponibilité en nourriture et l'alimentation des larves, influencent le taux de croissance des larves, et donc le taux de prédation qu'elles supportent.

- ***Variabilité du taux de prédation***

Le taux de mortalité par prédation peut être contrôlé par des facteurs autres que les caractéristiques de croissances des larves. Le taux de prédation par la crevette grise (*Crangon septemspinosa*) sur les jeunes limandes plies rouges (*Pseudopleuronectes*

americanus) est, par exemple, dépendant de la température de l'eau, qui conditionne la migration de la crevette et la correspondance statio-temporelle de la présence du prédateur et de sa proie.

D'autre part, le taux de prédation peut également être relié à l'abondance de l'espèce prédatrice. En mer Baltique par exemple, l'augmentation de la température hivernale de l'eau a provoqué la prolifération du stock de sprat, espèce planctonivore, qui se nourrit, entre autre, des œufs et larves de morue. L'augmentation de la prédation par le sprat sur les jeunes stades de vie de la morue a contribué au déclin du recrutement du stock de morue (Nissling, 2004). Pour le hareng de Norvège, la variabilité du recrutement pourrait être en partie expliquée par la variabilité de la prédation des juvéniles de harengs par la morue en mer de Barents. Le taux de prédation de la morue sur les jeunes harengs dépendrait de l'abondance la proie favorite de la morue, le capelan (De Barros et al., 1998).

1.2.4 Conclusions

Les deux hypothèses formulées par Hjort au début du siècle ont initié et inspiré la recherche sur le déterminisme environnemental du recrutement des populations halieutiques. Les différentes hypothèses présentées ci-dessus ont été développées dans le prolongement des hypothèses de Hjort, à partir d'observations in situ ou en mésocosme des jeunes stades de vie des poissons, et donnent une interprétation sur les mécanismes de contrôle de la mortalité lors des stades précédant le recrutement.

On a eu tendance à opposer les hypothèses portant sur le rôle de la disponibilité en nourriture et celles portant sur celui de la prédation. Cushing (1990) note cependant que son hypothèse de la coïncidence n'est pas incompatible avec un contrôle du recrutement par la prédation. En effet, la disponibilité en nourriture peut être déterminante non seulement pour la mortalité par famine, mais aussi parce qu'elle détermine le taux de croissance des larves, et conditionne donc l'intensité de la prédation.

Malgré leurs divergences, ces grandes théories s'accordent pour voir dans l'influence des conditions environnementales le facteur principal de contrôle de la mortalité lors des premiers stades de vie. La variabilité du recrutement est donc la conséquence de l'influence de l'environnement, par essence fluctuant, sur les processus de la survie des jeunes stades de vie.

1.3. Rôle des facteurs densité-dépendants

Une autre catégorie de mécanismes que les mécanismes liés à l'effet de l'environnement sur la mortalité des jeunes stades de vie, participe au déterminisme du recrutement : les mécanismes densité-dépendants (figure II.1). La densité dépendance est un concept fondamental en halieutique car elle est généralement associée à l'idée que les populations sont capables de compenser le surplus de mortalité lié à la pêche en augmentant leur productivité. La définition de la notion de densité dépendance est rappelée ici. Les mécanismes densité-dépendants pouvant concerner le recrutement lors des différents stades de développement sont présentés. Les effets de ces processus densité-dépendants sur la variabilité du recrutement sont également exposés.

1.3.1 Définition - formulations

Les processus tels que la croissance, la survie, ou les déplacements sont dits densité-dépendants si leur taux varie en fonction de la densité ou de l'abondance de la population (Rose et al., 2001). Les processus densité-dépendants sont dits compensatoires si leur taux varie avec l'abondance de la population dans le sens d'une diminution du taux de croissance de la population à fort niveau d'abondance et d'une augmentation de ce taux à faible niveau d'abondance. Ces processus sont dits dépensatoires lorsqu'ils conduisent à une diminution du taux de croissance de la population à faible niveau d'abondance.

L'expression classique de la régulation densité-dépendante d'une population est l'équation de la croissance logistique de May (1977) :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (II.1)$$

où N est l'effectif de la population, r son taux de croissance et K la capacité d'accueil du milieu. Lorsque $N > K$, le taux de croissance est négatif, et lorsque $N < K$ le taux de croissance est positif. La population est donc régulée par un mécanisme densité-dépendant qui assure le maintien de son abondance à proximité de K .

Dans le cas du déterminisme du recrutement, les mécanismes densité-dépendants sont susceptibles d'apparaître aux différents stades de développement sous la forme d'une mortalité inversement proportionnelle à l'abondance des individus.

1.3.2 Processus densité-dépendants aux différents stades de vie précédant le recrutement

- **Processus densité-dépendants**

Plusieurs processus biologiques peuvent conduire à une mortalité densité-dépendante durant les différents stades de développement qui précèdent le recrutement (Myers et Cadigan, 1993a):

Compétition pour la nourriture

La compétition pour la nourriture entre les individus d'une même cohorte peut conduire à la mort par famine de certains individus. La limitation des ressources trophiques disponibles peut ralentir la croissance, et causer une augmentation de la mortalité par prédation, liée à l'allongement de la durée d'exposition à cette prédation. La compétition trophique peut également engendrer une augmentation du temps et des déplacements liés à la recherche de nourriture et augmenter l'exposition aux prédateurs.

Cannibalisme

Chez certaines espèces, comme le merlan ou la morue, le cannibalisme intra et inter-cohorte constitue une source de mortalité densité-dépendante.

Prédation

De manière plus générale, la prédation peut être une source de mortalité densité-dépendante si les prédateurs augmentent leur activité de prédation lorsque leurs proies sont plus abondantes. Par exemple, les prédateurs peuvent choisir leurs proies en fonction de l'abondance de celles-ci. Lorsqu'une espèce n'est pas assez abondante, il est peut être plus intéressant pour le prédateur de rechercher une autre source de nourriture plus abondante. Les prédateurs peuvent également être attirés par les fortes concentrations de leurs proies.

Compétition pour l'espace

Lorsque la taille de l'habitat est limitée (par exemple la taille d'une nurserie pour les juvéniles), et que l'utilisation de cet habitat est densité-dépendante (par exemple un comportement de territorialité), seul un nombre limité d'individus peut être hébergé dans cet habitat. Dans ce cas, un nombre limité d'individus peut survivre quel que soit le nombre d'individus initialement produits.

- **Densité-dépendance durant les différents stades de développement**

Densité dépendance au stade œuf

Les adultes du stock d'anchois de Californie sont responsables d'une mortalité par cannibalisme sur leurs œufs. Cette mortalité, liée à l'abondance des adultes est donc densité-dépendante (Maccall, 1990).

Dans le cas du hareng, la mortalité densité-dépendante des œufs est souvent considérée comme un mécanisme essentiel du déterminisme du recrutement (Zheng, 1996). Le hareng a en effet une ponte démersale. Les fonds propices à la ponte correspondent à un type de substrat donné et ont donc une superficie limitée. Lorsque le volume de la ponte est important, de fortes densités d'œufs, formant des couches, allant jusqu'à un mètre d'épaisseur, peuvent être observées (Fiksen et Slotte, 2002). De telles concentrations d'œufs conduisent à un accroissement de la mortalité lié à un phénomène d'asphyxie.

Densité dépendance au stade larvaire

On a souvent avancé l'argument que les individus au stade larvaire étaient trop dilués dans la masse d'eau pour que des mécanismes densité-dépendants puissent se produire. A l'aide de modèles de la croissance et de la survie larvaire, basés sur des études expérimentales, Cushing et Horwood (1994) montrent que même à des densités relativement modérées (de l'ordre de 2 larves.m⁻³) l'importance de la prédation des larves sur le plancton était suffisante pour engendrer une concurrence entre les larves et donc une mortalité densité-dépendante. Watanabe et Lo (1989) ont étudié la croissance et la survie larvaire du balaou du Pacifique (*Cololabis saira*) à partir des données de 15 années de campagne. Ils montrent une corrélation négative forte entre la mortalité totale subie durant le stade larvaire et l'abondance initiale des larves, ce qui suggère l'existence de mécanismes densité-dépendants.

Densité dépendance au stade juvénile

Pour un certain nombre d'espèces, la métamorphose et le passage au stade juvénile s'accompagnent d'une concentration des individus dans des zones de nourriceries (Iles et Beverton, 2000). Les phénomènes densité-dépendants sont donc particulièrement marqués pour les juvéniles (Myers et Cadigan, 1993a).

La mortalité densité-dépendante a été particulièrement étudiée pour la plie de mer du Nord, pour laquelle les juvéniles occupant des nourriceries côtières (plages et lagunes) sont faciles à échantillonner. Au moment de leur installation dans ces nourriceries côtières, alors qu'elles ont encore une petite taille, les jeunes plies font l'objet d'une forte prédation densité-dépendante, notamment par la crevette (*Crangon crangon*), qui diminue ensuite lorsque leur taille s'accroît (Beverton, 1995).

Pour la morue de mer du Nord et de Norvège, l'existence d'une mortalité densité-dépendante est suggérée par l'existence de corrélations négatives entre les taux de survie des juvéniles, estimés par des campagnes portant sur différents âges, et leur abondance initiale (Myers et Cadigan, 1993a; Sundby et al., 1989). Le cannibalisme des juvéniles d'âge 1 sur les juvéniles d'âges 0 peut également être une source de mortalité densité-dépendante pour la morue du Skagerak (Stenseth et al., 1999) et le colin d'Alaska (*Theragra chalcogramma*) (Wespestad et al., 2000).

1.3.3 Effet des facteurs densité-dépendants sur le déterminisme du recrutement

- **Hypothèse de la régulation densité-dépendante des populations**

La mortalité densité-dépendante se produisant lors des différents stades précédant le recrutement tend à limiter l'apparition des fortes et faibles classes d'âge. Au sens de Rothschild (1989), les phénomènes densité-dépendants représentent donc les mécanismes stabilisateurs de la population. Myers et Cadigan (1993a) notent par exemple que la variabilité temporelle de l'abondance d'une classe d'âge à différents stades a tendance à diminuer au fur et à mesure que la cohorte vieillit, ce qui illustre l'effet stabilisateur de la mortalité densité-dépendante. L'abondance des cohortes de la plie de mer du Nord au moment de la métamorphose, varie d'un ordre de grandeur de 1 à 200, alors que l'abondance des jeunes d'âge 1 ne varie plus que d'un ordre de grandeur de 1 à 10. De même pour la morue, Myers et Cadigan (1993a) montrent qu'une variation de 1 à 100 du nombre de juvéniles après métamorphose ne correspondrait plus qu'à une variation de 1 à 10 à la fin de la première année. Ainsi, les mécanismes densité-dépendants tendent à tamponner les variations du recrutement.

L'existence d'une régulation par des mécanismes compensatoires-dépendants est souvent présentée comme une nécessité pour assurer la persistance et la stabilité des populations. Ainsi, pour Cushing (1995), Myers (2002) et Laurec et Le Guen (1981), si le taux d'accroissement de la population n'est pas inversement relié à l'abondance de la population, toute perturbation occasionnelle de la population (phénomène climatique, changement d'abondance des prédateurs, pêche) déstabiliserait irrémédiablement la population et la conduirait à envahir son milieu ou disparaître¹.

- **Phénomènes cycliques et chaotiques générés par la densité dépendance**

L'équation de May (1977) correspond pour certaines valeurs de r et de K à une courbe logistique. Lorsque le taux de croissance de la population augmente par rapport à sa capacité d'accueil, la population n'atteint pas le palier densité-dépendant mais oscille périodiquement autour de la valeur de K . Lorsque r continue d'augmenter, le comportement de la population devient chaotique (le "chaos déterministe"). Les phénomènes densité-dépendants peuvent donc en théorie également contribuer à faire varier l'effectif des populations.

Le cannibalisme des jeunes d'âge 1 sur les jeunes d'âge 0 génère par exemple des variations pseudo cycliques de 2.5 ans du recrutement de la morue du Skagerak (Bjoernstad et al., 1999; Fromentin et al., 2001).

¹ Le concept de régulation des populations par les mécanismes compensatoires densité-dépendants est attribué à Nicholson (1933). Notons cependant que d'autres courants de pensée ont proposés des interprétations différentes de la régulation des populations (Berryman et al., 2002). Andrewartha et Birch (1954) formulent par exemple la "théorie de l'environnement" qui oppose au contrôle densité-dépendant un contrôle environnemental de la taille des populations. Le taux de croissance des populations serait régulé par des facteurs environnementaux (perturbations environnementales et interaction avec les autres espèces) et par la limitation des ressources (trophiques et spatiales). D'autres théories expliquent la régulation des populations par l'intervention de facteurs génétiques ou comportementaux.

1.3.4 Conclusion

Une partie de la mortalité qui touche les jeunes stades de vie des poissons est liée à des processus densité-dépendants. Ces processus peuvent concerner les œufs et les larves, mais leur influence est surtout marquée pour le stade juvénile.

Les mécanismes de la mortalité densité-dépendante sont parfois difficilement distinguables de ceux de la mortalité stochastique liée aux facteurs densité-indépendants. Certains agents de la mortalité, tels que la prédation, peuvent avoir aussi bien un effet densité-dépendant que densité-indépendant. De même, le manque de nourriture pour les larves peut provenir aussi bien d'une limitation de l'abondance des proies par des facteurs environnementaux densité-indépendants, que par la compétition entre larves, densité-dépendante.

L'effet de la densité dépendance sur les variations du recrutement s'oppose à celui, présenté plus haut, des facteurs densité-indépendants. L'effet de la fluctuation des conditions environnementales génère la variabilité du recrutement. Les phénomènes densité-dépendants tendent à diminuer cette variabilité.

1.4. Influence des mécanismes densité-dépendants et indépendants sur le déterminisme du recrutement.

- **Hypothèse de la période critique de Hjort : mécanismes densité-indépendants forts, absence de mécanisme densité-dépendant.**

D'après l'hypothèse de la période critique de Hjort (1914), l'effectif d'une classe d'âge est déterminé par la mortalité densité-indépendante se produisant lors du stade critique (la première prise de nourriture) et n'est pas significativement modifié lors des stades de développement ultérieurs. La figure II.5 est une représentation de la survie des individus, du stade œuf au stade recrue correspondant à l'hypothèse de la période critique montrant la variabilité interannuelle (taille des barres verticales) du nombre d'œufs, de larves et de juvéniles lors des différentes étapes de la reproduction : ponte, éclosion, métamorphose et recrutement. La variabilité du nombre de larves à l'éclosion est identique à la variabilité du volume de ponte. La mortalité survenant lors de la période critique, juste après l'éclosion, est très variable selon les années, et résulte en une forte variabilité du nombre de larves après le stade critique. La mortalité étant ensuite identique pour toutes les cohortes, la variabilité du nombre de recrues est identique à celle du nombre d'individus au sortir du stade critique.

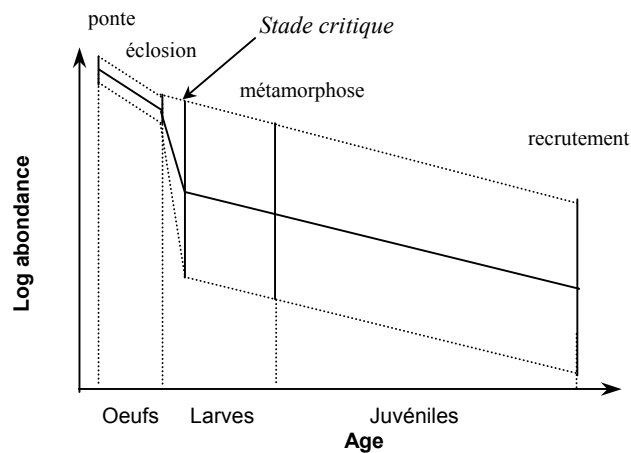


Figure II.5 : Courbe de survie schématisant les différents stades de développement du recrutement pour une population dont le recrutement est déterminé selon l'hypothèse de Hjort (la ligne en trait plein représente la survie d'une cohorte moyenne, les lignes en pointillé représentent les limites de survie maximale et minimale d'une cohorte, les barres verticales représentent la variabilité des effectifs des cohortes lors des différentes étapes du recrutement).

- **Hypothèse de Houde : mécanismes densité-indépendants forts et mécanismes densité-dépendants faibles**

Comme on l'a vu dans les parties précédentes, l'hypothèse de la période critique de Hjort en tant que telle est simplificatrice, car elle ne considère ni l'existence d'une mortalité densité-indépendante pour les œufs et les stades tardifs des larves, ni l'existence d'une mortalité densité-dépendante. La mortalité densité-dépendante peut concerner les œufs et les larves (Cushing, 1995; Cushing et Horwood, 1994). Elle n'est cependant une composante déterminante de la mortalité que pour les stades tardifs des larves et surtout les juvéniles (Cowan et al., 2000; Horwood et al., 2000). De plus Myers et Cadigan (1993a; 1993b) montrent pour les espèces démersales que la mortalité au stade juvénile est surtout densité-dépendante et que la part densité-indépendante est peu variable, donc peut déterminante pour le recrutement.

Selon le schéma de Houde présenté en introduction de cette partie (figure II.1), le contrôle de la mortalité des œufs et des larves dépend donc principalement de l'effet de facteurs densité-indépendants, alors que la mortalité du stade juvénile est surtout liée à l'effet des facteurs densité-dépendants. C'est ce qu'exprime Rothschild (1986) dans son "processus dynamique des populations" : la dynamique du recrutement est le résultat de l'effet de composantes déstabilisatrices, liées à l'effet de l'environnement sur les stades de développement précoces, et de composantes stabilisatrices, liées à l'effet de mécanismes densité-dépendants intervenant sur les juvéniles.

Les facteurs densité-indépendants intervenant dès le stade œuf, la variabilité de l'effectif de la cohorte augmente depuis la ponte jusqu'à la métamorphose (figure II.6). Lors du stade juvénile, les phénomènes densité-dépendants représentent le mécanisme de contrôle prépondérant, et tendent à compenser les variations d'effectif générés durant la phase larvaire. La variabilité du nombre de recrues est donc partiellement tamponnée par l'effet des facteurs densité-dépendants au stade juvénile.

Pour un certain nombre de populations, on a pu observer une corrélation entre les abondances des larves avant métamorphose et celle des juvéniles, ainsi qu'entre l'abondance des juvéniles et celles des recrues (Cowan et Shaw, 2002; Cushing, 1995; Sundby et al., 1989). La force d'une classe d'âge est donc le plus souvent établie à la fin du stade larvaire (Van Der Veer et al., 2000a). L'atténuation de la variabilité des effectifs par la densité dépendance lors du stade juvénile n'altère pas la force des classes d'âge : les forts recrutement correspondent généralement aux cohortes qui ont connu de bonnes survies au stade larvaire.

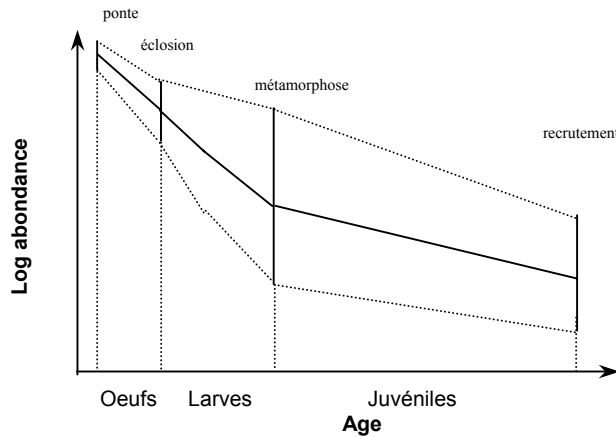


Figure II.6 : courbe de survie lors des jeunes stades de vie dans l'hypothèse d'un contrôle densité-indépendant fort lors des stades œufs et larves et d'un contrôle densité-dépendant modéré au stade juvénile.

- **Hypothèse de la concentration de Beverton : mécanismes densité-dépendants et densité-indépendants forts**

L'"hypothèse de la concentration" (Beverton, 1995) suggère que certaines espèces dont les jeunes sont fortement concentrés sur les zones de nurricerie devraient être fortement régulées par des phénomènes densité-dépendants se produisant lors du stade juvénile. Quelque soit le nombre d'individus s'installant sur la nurricerie après la métamorphose, la forte concentration conduirait à une saturation de l'habitat. Seul le nombre de juvéniles correspondant à la capacité d'accueil du milieu survivrait jusqu'au stade recrue. La variabilité générée au stade larvaire serait donc fortement réduite juste après la métamorphose (figure II.7) par l'apparition d'une forte mortalité densité-dépendante. La force d'une classe d'âge serait donc déterminée après la période d'installation dans les nurriceries où la mortalité densité-dépendante représente un contrôle fort.

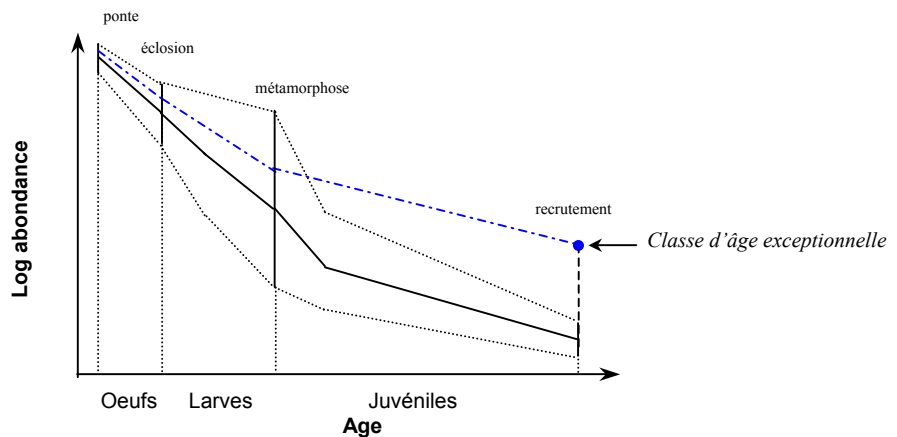


Figure II.7 : Courbe de survie lors des jeunes stades de vie dans l'hypothèse d'un contrôle densité-indépendant lors des stades œufs et larves et suivi d'un contrôle densité-dépendant fort au stade juvénile (hypothèse de concentration de Beverton, 1995). La survie d'une classe d'âge particulière, correspondant à une année particulièrement froide est représentée.

Cependant, même dans le cas de population où les jeunes sont concentrés, la mortalité des juvéniles peut être influencée par des facteurs densité-indépendants. Pour les poissons plats à nourriceries côtières, la prédation des jeunes individus après la métamorphose peut dépendre de l'abondance des prédateurs (crevettes et crabes) qui peut elle-même être régulée par la température hivernale (Nash et Geffen, 2000). Pour la plie de mer du Nord, des hivers particulièrement froids (comme celui de 1996), expliqueraient une forte réduction de l'abondance des prédateurs dans les zones de nourriceries. Cette relâche de la prédation sur les jeunes plies expliquerait l'apparition de très fortes classes d'âge (Van Der Veer et al., 2000b). Des mécanismes similaires ont également été invoqués pour expliquer l'apparition de fortes classes d'âge chez la sole de mer du Nord (comme l'année 1963 et 1987 (Rijnsdorp et al., 1992)). Ainsi, si pour l'essentiel, l'abondance des classes d'âge varie dans une faible gamme de valeurs, l'apparition de conditions climatiques particulières peut entraîner l'apparition de fortes variations atypiques du recrutement (courbe bleue, figure II.7).

1.5. Conclusion

La mortalité stochastique liée à l'effet des facteurs environnementaux concerne tous les stades de développement mais est la composante principale de la mortalité pour les premiers stades de vie (œufs et larves). La mortalité due aux facteurs densité-dépendants peut concerner les œufs et larves, mais est la source de mortalité principale surtout à partir du stade juvénile.

La force d'une classe d'âge est généralement établie après que la forte mortalité densité-indépendante liée à l'influence des conditions environnementales s'est produite. Lors du stade juvénile peuvent apparaître des phénomènes densité-dépendants qui peuvent, pour partie, atténuer les variations d'effectif apparues lors du stade larvaire.

L'importance des variations du recrutement, ou variance, dépend du poids des conditions environnementales sur les processus du recrutement, c'est à dire :

- de la mesure dans laquelle la mortalité de certains stades de développement est dépendante des conditions de l'environnement.
- de l'importance de cette mortalité par rapport à la mortalité densité-dépendante, qui peut également intervenir, et dont l'effet est d'atténuer les variations d'abondance de la population.

2. Lien entre le recrutement et la biomasse féconde des populations

2.1. Introduction

Dans la partie précédente concernant le déterminisme du recrutement, seules les variations du recrutement liées à l'effet des facteurs environnementaux sur la mortalité aux différents stades de développement ont été évoquées. Cependant, un premier élément de la variabilité dont il n'a pas été fait mention, est la variabilité du nombre d'œufs pondus par le stock de géniteurs, qui a potentiellement une influence sur le nombre de recrues produites. Autrement dit, il peut exister un lien entre l'abondance des géniteurs et le recrutement.

La question de l'existence d'une relation stock-recrutement est centrale pour la gestion des populations de poissons exploitées : l'existence de cette relation doit permettre de déterminer quel effet peut avoir l'exploitation du stock de géniteurs sur sa capacité à se renouveler. Cependant, malgré l'importance de la question et des moyens mis en œuvre pour mettre en évidence, décrire et modéliser la relation stock-recrutement, Cushing (1986) pose la question : *"Comment peut-il y avoir aussi peu de preuves de l'existence d'une relation entre le recrutement et le stock de géniteurs, alors que l'existence même de cette relation est indispensable pour la stabilité des populations"*. Myers et Barrowman (1996) apportent des preuves empiriques de l'existence de ce lien par la comparaison des données d'un grand nombre de populations, mais l'existence d'une influence du nombre de géniteurs sur le nombre de recrues est toujours débattue (Gilbert, 1997; Sparholt, 1996).

Dans le cadre de l'étude des déterminants de la variabilité du recrutement entreprise ici, la question de l'existence des relations stock-recrutement peut être vue sous un angle différent : si une partie de la variabilité du recrutement est d'origine environnementale et si une autre partie correspond à l'influence des variations de la taille du stock de géniteurs, la connaissance de la loi qui relie le recrutement au stock parental doit pouvoir permettre de dissocier les effets respectifs de ces deux sources de variation du recrutement.

Dans cette partie on a voulu voir quelle était la réalité des relations stock-recrutement en partant du cas concret des populations du Nord-Est Atlantique considérées dans ce travail. Les questions posées étaient notamment de savoir (1) s'il était possible de mettre en évidence un effet de la taille du stock de géniteurs sur le nombre de recrues produites, (2) quelle était la forme de ce lien et (3) si la relation était assez précise pour pouvoir être utilisée pour déterminer le poids respectif des variations du stock, et de celles des conditions environnementales sur les variations du recrutement.

Dans un premier temps, une relation stock-recrue interspécifique est testée. Les modèles les plus classiques de la relation stock-recrutement sont ensuite présentés. Les résultats de l'ajustement de ces modèles aux données des populations du Nord-Est Atlantique sont présentés et discutés. Finalement, le lien entre les tendances de variation à long terme du

recrutement et du stock est analysé, et la mesure dans laquelle ce lien est représentatif d'une influence des variations du stock parental sur le recrutement est discutée.

2.2. Relation stock-recrutement interspécifique

2.2.1 Bases théoriques de cette relation

Damuth (1987) a établi empiriquement, pour un grand nombre d'espèces animales terrestres et aquatiques, l'existence d'une relation allométrique de coefficient -0.75 entre la densité d'une population et le poids moyen des individus de cette population¹, soit :

$$G \propto W^{-0.75} \quad (II.2)$$

où G est la densité de géniteurs de la population,
et W est le poids moyen des individus de la population.
Le signe \propto représente une relation de proportionnalité.

Par ailleurs, le taux de mortalité naturelle d'une population est proportionnel au rapport production sur biomasse de la population (Lorenzen, 1996), soit

$$P / B \propto M \quad (II.3)$$

où M est le taux de mortalité naturelle de la population,
 P , sa production annuelle de biomasse
et B , la biomasse des géniteurs.

Le taux de mortalité naturelle d'une population est par ailleurs relié au poids moyen des individus par une relation allométrique de coefficient -0.25 , ce qui a été montré empiriquement pour les organismes marins, du plancton aux baleines par McGurk (1986; 1987), soit :

$$M \propto W^{-0.25} \quad (II.4)$$

Production et biomasse de la population peuvent également s'exprimer sous forme de produits de nombres d'individus par leur poids individuel, soit :

$$P = R \times W_r \quad (II.5)$$

où R est le nombre de recrues produites annuellement
et W_r est le poids individuel des recrues
et :

$$B = G \times W \quad (II.6)$$

¹ La loi entre la densité d'une population et le poids des individus observée par Damuth repose sur la Règle d'Equivalence de l'Energie (EER), qui établit que l'énergie par unité de surface utilisée par chaque espèce est indépendante de la taille des individus de l'espèce. En effet, l'énergie utilisée par une espèce correspond au produit des besoins métaboliques individuels par le nombre d'individus. Les besoins métaboliques individuels, Φ , sont reliés au poids individuel par une relation allométrique de coefficient 0.75 . Ainsi,

$$E = G \times \Phi \propto W^{0.75} \times W^{0.75} \propto W^0$$

L'énergie utilisée par une population, E , est indépendante du poids de ses individus. Cette règle, a été vérifiée également pour les plantes (Enquist et al., 1998), mais un certain nombre d'autres études, portant notamment sur les oiseaux, ont apporté des résultats contradictoires (p.ex. Bini et al. (2000)).

Il a été déterminé empiriquement que le poids moyen des individus au recrutement et le poids moyen des individus adultes sont proportionnels (Polishchuk et Tseitlin, 2001), i.e. :

$$W_r \propto W \quad (II.7)$$

ainsi,

$$P / B = R / G \propto W^{-0.25} \quad (II.8)$$

Par combinaison de (II.1) à (II.7), on obtient une expression qui relie la production de recrue et le nombre de géniteurs (en densité), i.e. :

$$R \propto G \times [(G)^{-4/3}]^{-1/4} = G^{4/3} \quad (II.9)$$

2.2.2 Application au cas des stocks de poissons du Nord-Est Atlantique

On a voulu voir si la relation allométrique entre le poids des individus et la densité de la population établie par Damuth et celle reliant la densité de recrues et la densité de géniteurs (relation (II.9)) s'appliquent aux populations de poissons étudiées ici.

Le poids maximal moyen des individus d'une population, c'est à dire le poids à l'âge où seuls 10% de la cohorte ont survécu, est proportionnel au poids moyen des individus (Polishchuk et Tseitlin, 1999). Le poids maximal (poids des individus du groupe +) a donc été utilisé pour le test de la relation densité - poids.

Les abondances de géniteurs des populations ont été calculées à partir des matrices des effectifs par classes d'âge et des ogives de maturité des populations. Les moyennes des abondances de géniteurs et de recrues ont été calculées pour chaque population, et divisées par la surface occupée par la population afin d'exprimer une densité d'individus. La surface occupée par chaque population a été définie comme la surface des zones CIEM dans lesquelles la population est évaluée, correspondant à des fonds de moins de 200m. Le calcul de ces surfaces a été effectué à l'aide de la fonction *grdVolume* du logiciel de cartographie Generic Mapping Tool¹, à partir des cartes de bathymétries Etopo2² (travail réalisé par Emmanuel Chassot, AGROCAMPUS RENNES).

Les deux relations ont été testées en réalisant la régression linéaire :

- entre le log de la densité de géniteurs et le log du poids des individus.
- entre le log de la densité de recrues et le log de la densité de géniteurs.

Les deux relations allométriques testées, relation densité – poids maximal et relation stock - recrutement, sont significatives ($R^2 = 0.70$, $p | t | = 0$; et $R^2 = 0.88$, $p | t | = 0$, figure II.8). Les coefficients d'allométrie observés sont cependant différents des valeurs attendues. La pente de la relation densité-poids maximal, de -1.20 , est plus forte que celle observée par Damuth (test de comparaison de pente : $p | t | < 10^{-9}$). De même, la valeur observée pour la

¹ Generic Mapping Tools : outil de cartographie disponible gratuitement sur internet (<http://gmt.soest.hawaii.edu/>).

² Etopo2 est une base de donnée de bathymétrie disponible auprès du National Geophysical Data Centre de la NOAA, Boulder, USA disponible sur internet (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/image/2minrelief.html>).

la pente de la relation stock-recrutement, est de 0.99, et est plus faible que la valeur attendue, de 1.33 ($p | t | < 10^{-10}$).

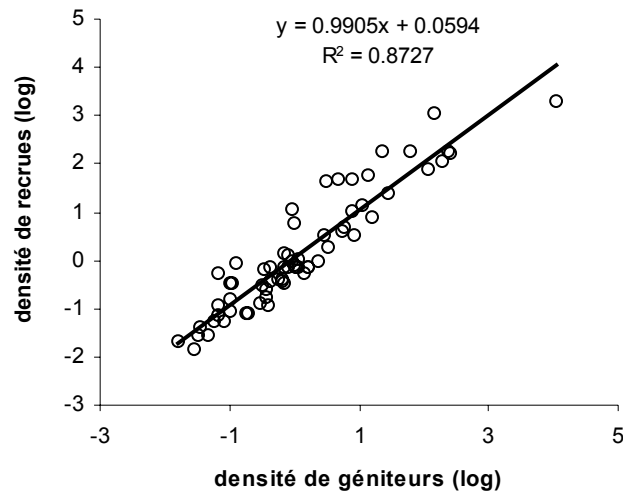


Figure II.8 : Relation stock-recrutement interspécifique : relation linéaire entre le log de la densité de recrues des populations et le log de la densité de géniteurs.

2.2.3 Discussion

La différence entre la pente observée et la pente théorique pour la relation densité – poids peut provenir du fait que l'on a considéré ici des populations exploitées. Les espèces de grande taille (dans le cas présent, les gadidés) étant préférentiellement ciblées par la pêche, elles sont celles dont les abondances sont le plus fortement déprimées par l'exploitation. Les espèces de petite taille (représentées ici par les petits pélagiques, anchois, sprat, sardine, chinchard) sont généralement moins exploitées. Elles peuvent de plus bénéficier d'un relâchement de la prédation exercée par les espèces de grande taille, déprimées par la pêche (effet bottom-up). La pente, plus forte (en valeur absolue) que celle attendue, pourrait donc être expliquée par ce différentiel d'impact de l'exploitation entre les espèces de grande taille et celles de petite taille. Cette augmentation de la pente de la relation densité - poids relève des mêmes mécanismes que ceux de l'augmentation de la pente observée dans les spectres de taille pour la plupart des écosystèmes marins exploités (Bianchi et al., 2000).

La différence de pente de la relation densité-poids peut expliquer partiellement la différence entre la pente observées et la pente théorique pour la relation stock-recrutement interspécifique (en utilisant la valeur observée, -1.2, dans l'équation (II.9), on trouve une pente théorique de 1.04, qui n'est pas significativement différente de la pente de 0.99 trouvée ($p | t | = 0.14$). Le lien observé est proche de la proportionnalité (coefficient d'allométrie proche de 1). Une relation similaire avait été montrée par Mackenzie et al. (2003) entre le recrutement standardisé et la biomasse féconde des populations. La relation

est ici exprimée en densité d'individus et ne représente donc pas un effet taille, qui aurait pu provenir d'un lien entre l'abondance des populations et la surface qu'elles occupent.

Ainsi, à l'échelle macroscopique un lien étroit relie le recrutement et l'abondance des géniteurs par unité de surface.

2.3. Les modèles de la relation stock-recrutement

2.3.1 Intérêt de tels modèles

Les modèles de dynamique des populations mis au point pour gérer les pêcheries permettent d'appréhender les conséquences de changements du régime d'exploitation sur la taille des stocks et le volume des captures. Certains types de modèles (modèles globaux, modèles analytiques non-autorégénérants) admettent comme principe que "*la plupart du temps, le nombre de recrues est indépendant de la taille du stock de géniteurs pour l'essentiel de la gamme de taille du stock observée*" (Gulland, 1983). Ces modèles considèrent donc le recrutement constant et rendent compte de la production qui peut être réalisée à partir de ce recrutement sous différents régimes d'exploitation (p.ex. rendement par recrue). Mais l'histoire de la gestion des pêches comprend un certain nombre d'exemples de populations pour lesquelles la taille du stock a été tellement réduite par la pêche que le recrutement s'en est trouvé fortement amoindri, conduisant à l'effondrement du stock (Hilborn et Walters, 1992). Afin de prévoir de tels phénomènes, et d'intégrer l'ensemble du cycle vital dans les modèles utilisés pour la gestion, des modèles de la relation entre la production de recrues et la taille du stock ont été développés. Considérant d'une part l'observation de Gulland (1983), d'une absence de lien entre le stock et le recrutement pour les niveaux de taille du stock généralement observés, et d'autre part la possibilité d'un effondrement des stocks par surexploitation du recrutement, un des objectifs majeurs de ces modèles est de permettre de déterminer jusqu'à quel point une diminution du stock est possible sans engendrer de conséquences graves pour le recrutement.

L'intérêt de modèles pour l'analyse des déterminants de la variabilité du recrutement est de permettre d'estimer l'effet sur le recrutement des variations de la biomasse du stock liées à l'effet de l'exploitation. Pouvoir mesurer la part des variations du recrutement liée aux variations du stock permet également d'estimer la part de variations attribuables à d'autres facteurs, tels que l'effet des fluctuations de l'environnement.

2.3.2 Principes sous-jacents des modèles existants : la régulation densité-dépendante des populations.

Les modèles de la relation stock-recrutement sont des modèles théoriques, fondés sur les lois de la dynamiques des populations, et permettant de prévoir le recrutement en fonction de la taille du stock de géniteurs uniquement, sans tenir compte de l'influence possible de l'environnement biotique et abiotique de la population. Ces modèles se basent sur l'hypothèse que les populations, en l'absence de pêche,aturent leur milieu et sont régulées

par des mécanismes densité-dépendants forts. Leur abondance est donc déterminée par la capacité d'accueil du milieu. Un tel équilibre est rendu possible par l'existence de mécanismes compensatoires permettant de le retour à la biomasse d'équilibre lorsque la population en est momentanément éloignée, sous l'effet de perturbations externes. Cette régulation concerne peu les adultes du stock et s'opère principalement par le biais d'un ajustement du nombre de recrues produites en fonction du nombre de parents présents dans le stock. Pour les bas niveaux d'abondance du stock, lorsque la population colonise son habitat ou lorsqu'elle est fortement réduite par la pêche, la mortalité densité-dépendante est faible. Pour ces niveaux d'abondance, le recrutement augmente proportionnellement à la taille du stock. Lorsque le stock augmente, la pente de la courbe stock- recrutement s'infléchit au fur et à mesure que l'importance des mécanismes densité-dépendants augmente et le recrutement peut devenir indépendant de la taille du stock, ou même décroître lorsque le stock augmente. Ainsi, la forme curvilinéaire adoptée classiquement pour les relations stock-recrutement confère une certaine stabilité à la population.

2.3.3 Formulation des modèles

Les trois modèles les plus fréquemment rencontrés sont les modèles de Ricker (1954), de Beverton et Holt (1957) et de Cushing (1971) dont les formulations sont les suivantes :

$$\text{Ricker :} \quad R = \alpha B e^{-\beta \times B} \quad (II.10)$$

$$\text{Beverton et Holt:} \quad R = \frac{B}{\alpha + \beta \times B} \quad (II.11)$$

$$\text{Cushing :} \quad R = \alpha B^{\beta} \quad (II.12)$$

où R est le nombre de recrues produites,

B , est une mesure du potentiel reproducteur de la population, généralement représenté par la biomasse de l'ensemble des adultes matures, ou biomasse féconde.

α et β sont les paramètres des modèles.

Shepherd (1982) propose un modèle plus adaptable, avec un troisième paramètre, γ , lui permettant de prendre un variété de forme, et notamment celles des trois modèles précédents, lors que γ vaut respectivement 2, 1 et 0.5 :

$$R = \frac{\alpha B}{1 + \left(\frac{B}{\beta}\right)^{\gamma}} \quad (II.13)$$

Tous les modèles répondent à la même exigence de passer par l'origine. Pour les faibles valeurs de biomasse féconde, le recrutement augmente proportionnellement à la biomasse féconde. La forme des courbes varie ensuite selon la forme de fonction de régulation densité-dépendante (figure II.9). Pour le modèle de Cushing, la courbe n'admet pas de maximum, et présente une augmentation continue, de pente décroissante. La courbe pour le

modèle de Beverton et Holt s'infléchit progressivement et tend vers une asymptote. La courbe du modèle de Ricker passe par un maximum puis décroît asymptotiquement vers 0.

Les différentes formes de la partie densité-dépendante des courbes correspondent à différentes hypothèses concernant les mécanismes régulateurs impliqués. Le modèle de Beverton et Holt est basé sur l'hypothèse selon laquelle le taux de mortalité instantané s'appliquant aux pré-recrues dépend à chaque instant du nombre de recrues présentes (Hilborn et Walters, 1992). Une telle hypothèse correspond à des populations où la concurrence pour la nourriture ou l'habitat est le principal facteur de mortalité densité-dépendante. Dans le cas du modèle de Ricker, le taux de mortalité instantané dépend de la biomasse féconde ayant participé à la reproduction. Ce modèle sera plus approprié pour des populations pour lesquels les mécanismes régulateurs dominant sont le cannibalisme, ou la prédation dépendante de la taille conjuguée à un taux de croissance densité-dépendant.

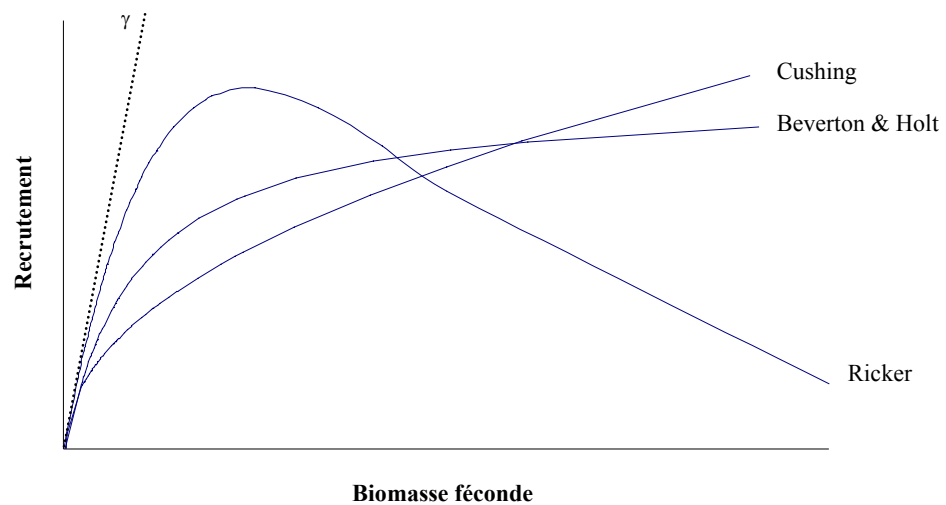


Figure II.9 : Courbes des relations stock-recrutement selon les modèles de Ricker, Beverton et Holt et de Cushing.

2.3.4 Ajustement des modèles de Beverton et Holt, Cushing et Ricker

Ces trois modèles ont été ajustés aux données de recrutement et biomasse féconde pour les 65 populations pour lesquelles on disposait d'au moins 10 années de données. L'ajustement des modèles a été réalisé par la méthode des moindres carrés. Le détail des diagrammes de dispersion stock-recrutement et des courbes correspondant aux ajustement de ces trois modèles est présenté en annexe. Les coefficients de détermination (R^2 : rapport de la variance expliquée par le modèle à la variance totale du recrutement) obtenus pour ces ajustements sont représentés sur la figure II.10.

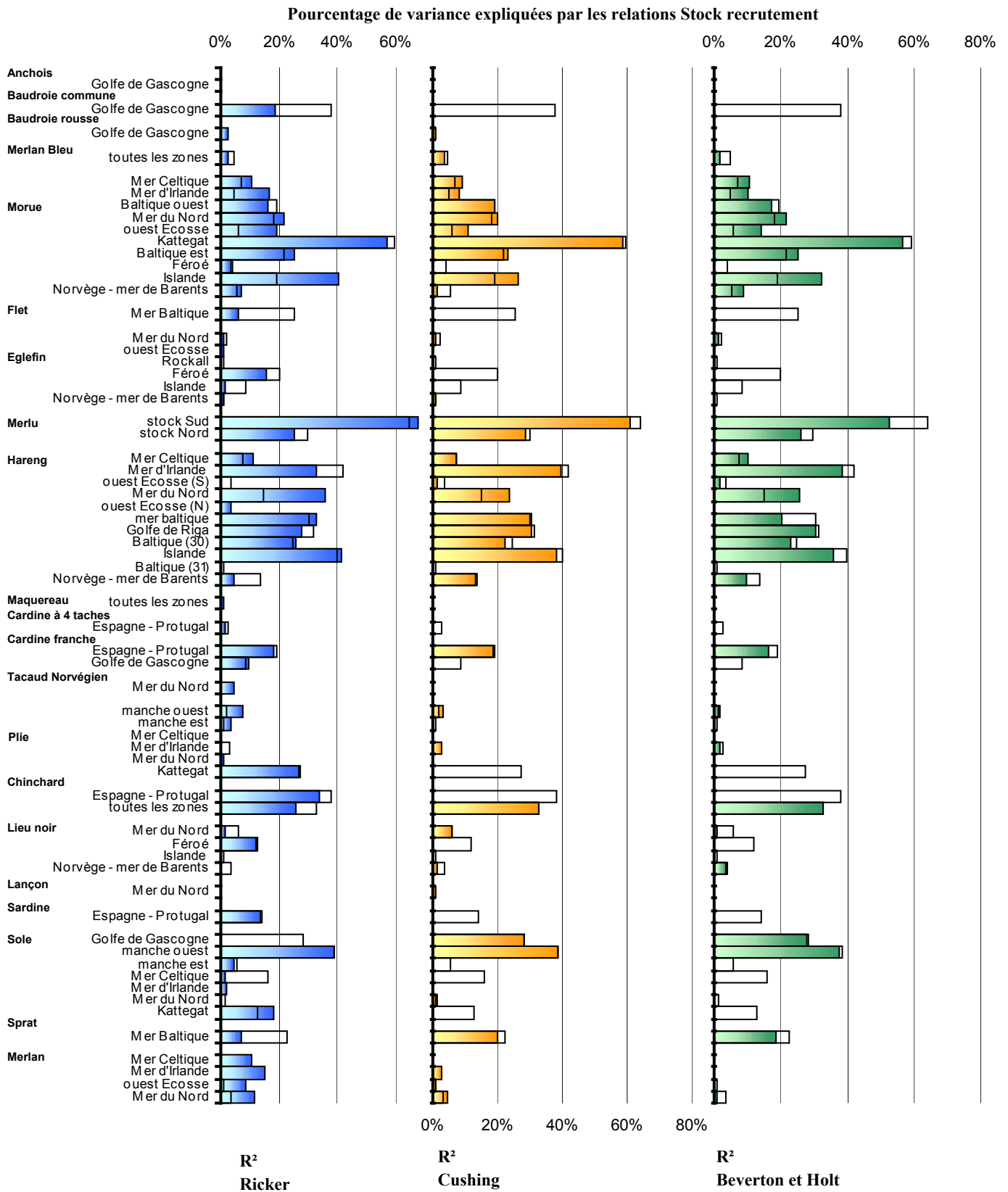


Figure II.10 : Pourcentage de la variance du recrutement expliquée par la biomasse féconde d'après les trois modèles de la relation stock-recrutement (les barres vides représentent le pourcentage de variance expliquée par le modèle linéaire simple).

Les valeurs de R^2 obtenues pour les ajustements des modèles de la relation stock-recrutement sont souvent nulles (figures II.10 et II.11). Pour la moitié des populations, les ajustements obtenus pour les modèles de Cushing et de Beverton et Holt correspondent à une droite de recrutement constant égal au recrutement moyen (Beverton et Holt : $\alpha \approx 0$; Cushing : $\beta \approx 0$). Le pourcentage de variance expliquée (R^2) par l'ajustement du modèle de Ricker est nul également pour près d'un quart des populations. De tels résultats d'ajustements sont généralement obtenus pour des populations dont la biomasse féconde a varié dans une faible gamme de valeurs, n'est pas tombée à de bas niveaux, et où le niveau de recrutement apparaît être indépendant du niveau de biomasse féconde (figure II.12a).

Lorsque les modèles peuvent être convenablement ajustés, le pourcentage de variance qu'ils permettent d'expliquer est généralement faible, et dans la plupart des cas, compris entre 0 et 20%, avec des valeurs médianes proches de 10% (figures II.10 et II.11). Pour certaines de ces populations, la forme des modèles est bien respectée, avec une baisse du recrutement pour les faibles niveaux de biomasse féconde, et une limitation du recrutement pour les niveaux élevés de biomasse féconde, mais la variabilité des données autour des courbes théoriques est élevée (figure II.12b).

La valeur de R^2 est supérieure à 20 % pour à peine un quart des populations pour chaque modèle (figure II.11). Pour la plupart de ces populations, la part de variance qu'expliquent les modèles est de l'ordre de grandeur de celle qu'explique un modèle de régression linéaire (figures II.10 et II.11). En effet, pour plupart des cas où la relation stock-recrutement explique plus de 20% de la variabilité du recrutement, l'ajustement du modèle montre une curvilinéarité peu marquée (Cushing : $\beta \approx 1$; Beverton et Holt : $\alpha \ll \beta \times B$; Ricker : $\beta \approx 0$) et n'apporte pas plus de précision qu'une droite (figure II.12c).

Pour quelques cas rares, la valeur de R^2 obtenue pour le modèle est sensiblement plus forte que celle obtenue pour la régression linéaire (figures II.10, II.11 et II.12d). Pour ces populations, le recrutement apparaît effectivement lié à la biomasse féconde pour les bas niveaux de biomasse féconde et montre des signes de limitation densité-dépendante lorsque la biomasse est plus élevée et la variabilité autour de la courbe du modèle est relativement limitée.

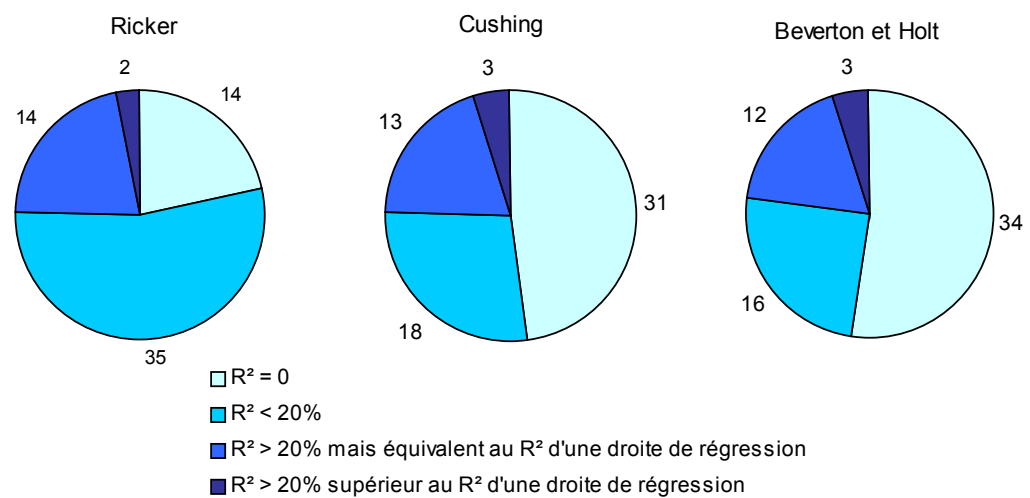
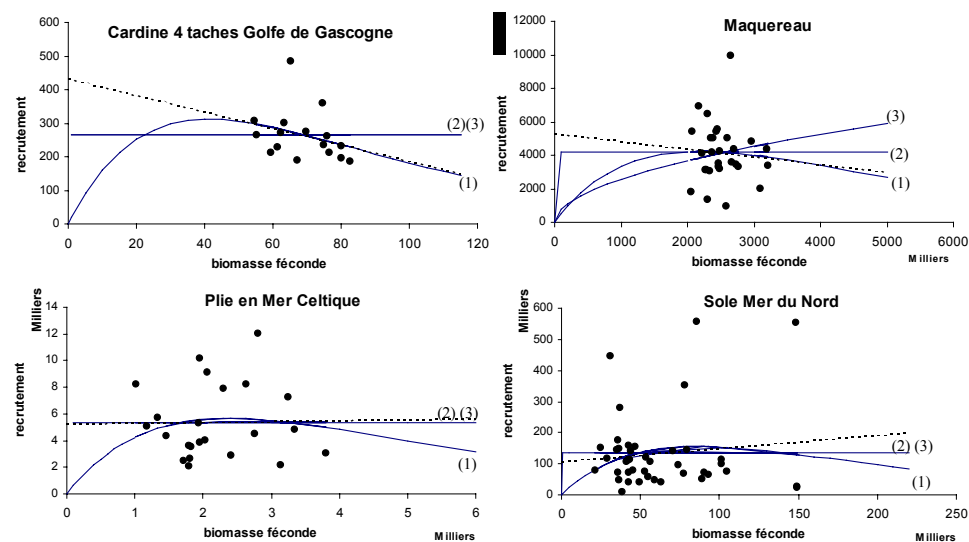
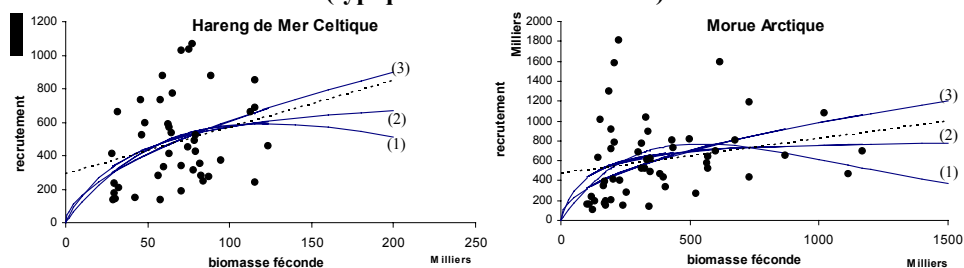


Figure II.11 : Dénombrement des différents types de résultats obtenus pour l'ajustement des trois modèles stock-recrutement pour les 65 populations.

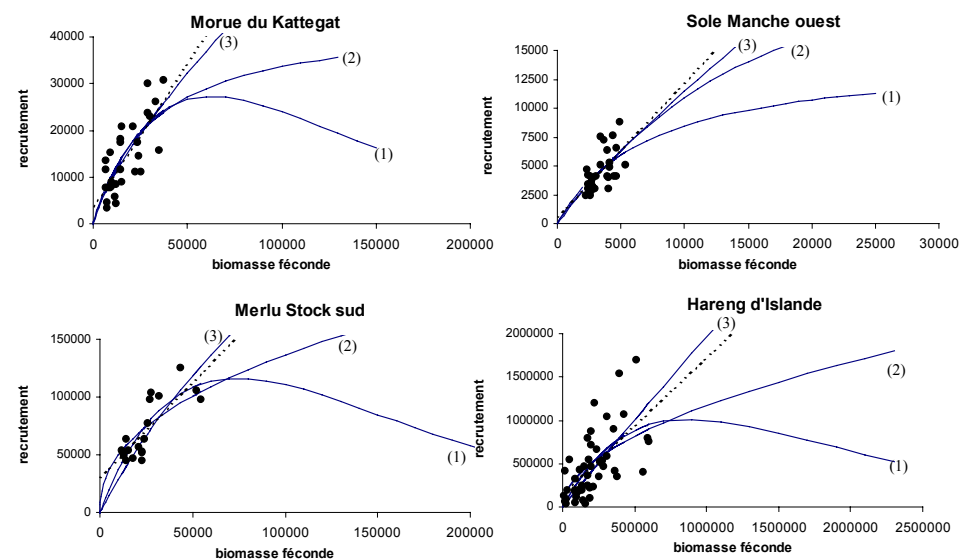
a) Pas d'ajustement convenable des modèles : $R^2 = 0$



b) le modèle est ajusté mais explique une faible part de la variabilité du recrutement (typiquement autour de 10%)



c) le modèle explique une part substantielle de la variabilité du recrutement ($R^2 > 20\%$), mais n'est pas plus performant qu'une régression linéaire



d) le modèle explique une part substantielle de la variabilité du recrutement et est plus performant que la régression linéaire

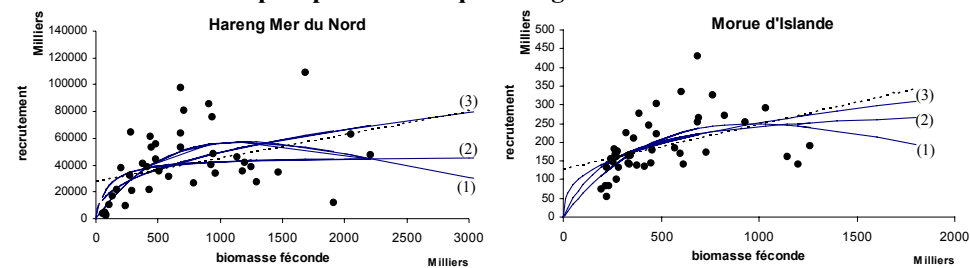


Figure II.12 : Exemples des différents types de résultat obtenus pour l'ajustement des modèles stock-recrutement. (1) : modèle de Ricker, (2) modèle de Beverton et Holt, (3) : modèle de Cushing, ligne pointillée : droite de régression.

2.3.5 Raisons de la faible performance des modèles de relation stock-recrutement

- **Nombre d'années d'observations limité**

Les modèles de la relation stock-recrutement conviennent rarement pour décrire la réalité des données des populations. Une des difficultés principales rencontrée lorsqu'on cherche à ajuster un modèle stock-recrutement est liée au manque de contraste dans les niveaux de biomasse féconde observés (voir p.ex. la cardine et le maquereau, figure II.12a). Il est notamment assez rare que l'on puisse observer l'allure de la courbe à la fois près de l'origine (portion densité-indépendante de la relation) et pour les niveaux élevés d'abondance du stock (palier densité-dépendant). Ainsi, pour de nombreuses populations, le meilleur ajustement obtenu correspond à un recrutement constant, indépendant de la taille du stock (figure II.12a). Ce type de résultat correspond aux cas où les populations n'ont probablement pas été surexploitées au point que leur recrutement soit affecté, et est généralement interprété comme l'indication d'une forte régulation densité-dépendante du recrutement (Cushing, 1995). L'autre type de résultat d'ajustement fréquemment observé est une courbe stock-recrutement équivalente à une droite de proportionnalité, sans aucune suggestion de l'existence d'un palier densité-dépendant (figure II.12c). Pour une partie des populations cependant, le recrutement montre des signes de diminution pour les bas niveaux de biomasse observés, et semble atteindre un palier pour les niveau plus élevés d'abondance du stock (figure II.12b et d).

- **Précision des données**

Même dans ce dernier cas de figure, le pourcentage de variance expliquée par les modèles reste faible du fait de la forte dispersion des données autour de la courbe du modèle. Cette forte dispersion peut être interprétée comme le résultat des imprécisions dans les mesures des variables que l'on cherche à relier (Hilborn et Walters, 1992). Les abondances des différentes classes d'âge calculées par analyses de cohortes sont en effet sensibles à un certain nombre de source d'erreurs (cf. chapitre I). L'estimation de la biomasse féconde peut, de plus, être affectée par des erreurs de mesure des paramètres biologiques (poids aux âges, ogives de maturité). L'habitude a été prise, pour des raisons pratiques, d'utiliser la biomasse féconde comme proxy pour le potentiel reproducteur du stock. Or la mesure de la biomasse des géniteurs d'une population n'est pas nécessairement un bon indicateur de sa production d'œufs (du fait de la variabilité du taux de maturité et de fécondité des différentes classes d'âge), et encore moins de son potentiel reproducteur (du fait de l'importance des "effets maternels" sur la viabilité des œufs) (Marshall et al., 1998; Marteinsdottir et Steinarsson, 1998; Marteinsdottir et Thorarinsson, 1998).

- ***Variabilité d'origine environnementale du recrutement***

La dispersion autour des courbes stock-recrutement est également liée à une réalité biologique : la variabilité du recrutement liée à l'effet des fluctuations des conditions environnementales décrites plus haut dans cette partie. Des recrutements différents peuvent être obtenus à partir d'un même nombre d'œufs émis, suivant les conditions environnementales rencontrées lors des stades primordiaux du développement. Même à faible niveau d'abondance du stock, des conditions favorables à la survie des jeunes stades de vie peuvent conduire à l'apparition de forts recrutements (comme dans le cas de la morue Arctique, figure II.12, ou de sole en mer du Nord, sprat en mer Baltique : voir annexe 5). De nombreuses tentatives ont été faites pour intégrer l'influence de l'environnement en ajoutant un facteur, tel que la température, dans les équations des relations stock-recrutement (Chen et Irvine, 2001; Jacobson et Maccall, 1995; Pope et al., 2001). Mais étant donné que le lien entre le recrutement et le facteur environnemental repose souvent sur une simple corrélation, dont on ne peut s'assurer qu'elle n'est pas erronée à moins de mettre en évidence les mécanismes sous-jacents, la mise en œuvre de tels modèles à des fins de gestion est hasardeuse (Hilborn et Walters, 1992). Myers (1998) a d'ailleurs montré que de tels modèles, le plus souvent, ne fonctionnent que pour la période sur laquelle ils sont ajustés et ne sont plus significatifs s'ils sont retestés avec de nouvelles données.

- ***Validité des hypothèses sous jacentes des modèles***

La variabilité environnementale ne se produit pas uniquement à l'échelle interannuelle, mais présente également une importante variabilité à long terme (cf. chapitre V). Lorsqu'on dispose de plusieurs décennies de données, les changements de niveau de recrutement observés peuvent être reliés aussi bien à l'effet de ces variations environnementales à long terme qu'aux variations d'abondance du stock (Cushing, 1995). Ces changements à long terme, ou brusques, des conditions environnementales peuvent se traduire par des modifications de la capacité d'accueil du milieu pour une espèce, et donc des paramètres des modèles de la relation stock-recrutement. Si tel est le cas, la relation entre le recrutement et le stock que l'on observe pour de longues séries de données pourrait correspondre à la superposition de différents modèles correspondant aux différentes situations (« régimes ») environnementales que le stock a connues.

L'absence de relation stock-recrutement peut également provenir de ce que les hypothèses sous jacentes à la construction des modèles – régulation des populations par des phénomènes densité-dépendants forts – peuvent ne pas être valides. Si l'existence d'une mortalité densité-dépendante intervenant lors de certains stades précédant le recrutement a pu être montrée (voir plus haut dans ce chapitre), les populations ne sont pas nécessairement régulées par cette densité dépendance. La régulation densité-dépendante des populations est un des modes de régulation, d'autres types de régulation existent, par exemple la limitation de la taille des populations par les perturbations de l'environnement (Berryman et al., 2002).

2.3.6 Conclusion

Ainsi, malgré leur importance centrale en biologie des pêches, à la fois pour la gestion des stocks, et pour l'étude de l'écologie des populations, les modèles de relation stock-recrutement qui ont été développés peuvent rarement être utilisés. Cette faiblesse des ajustements des modèles de la relation stock-recrutement montre qu'une grande partie de la variabilité du recrutement n'est pas liée aux variations de la taille du stock de géniteurs, mais est plus probablement le reflet de l'effet des fluctuations des conditions environnementales.

En l'absence de modèle adéquat, il devient donc difficile de distinguer l'influence des variations de la taille du stock sur le recrutement, c'est à dire l'effet de la pêche, de l'influence des variations et changements des conditions environnementales.

2.4. Lien entre les tendances de variation du recrutement et de la biomasse féconde des stocks

- **Méthode d'analyse des liens entre les tendances à long terme du recrutement et du stock**

La forte variabilité du recrutement qui se produit à l'échelle interannuelle est plus directement attribuable à l'effet des fluctuations des conditions environnementales, qu'à celui des variations du stock (Bjørnstad et al., 1999a; Shepherd et al., 1984). Ainsi, en éliminant cette partie des variations du recrutement, en procédant au lissage des séries à l'aide d'une moyenne mobile par exemple, on appréhende plus directement la part des variations du recrutement qui pourrait être liée aux variations du stock. L'analyse des relations entre les tendances de variation du recrutement et de la biomasse féconde a donc été menée. Le lissage introduit cependant une forte autocorrélation dans les séries chronologiques qui rend impossible l'utilisation des tests de corrélation pour mesurer la force du lien entre les tendances à long terme du recrutement et du stock (Pyper et Peterman, 1998). Une démarche plus empirique, basée sur l'inspection visuelle des diagrammes stock-recrutement, a donc été adoptée afin de caractériser des grands types de relation observées entre les moyennes locales du stock et du recrutement. Cette typologie est présentée en figure II.13.

- **Types de relations observés entre les tendances du recrutement et du stock de géniteurs**

Le type de relation le plus souvent observé est une proportionnalité directe entre les niveaux moyens du recrutement et du stock. Différents cas de figure sont rencontrés pour ce type de relation. Le premier cas de figure, majoritaire, correspond une proportionnalité entre le recrutement et la biomasse féconde qui se manifeste selon une pente constante (figure II.13a). Cette proportionnalité est observée aussi bien pour des populations pour lesquelles le recrutement et la biomasse féconde ont parallèlement diminué, augmenté, ou comme dans le cas de la sole de Manche Est prise en exemple, successivement augmenté puis diminué. Le second cas de figure est rencontré pour un petit nombre de populations (figure II.13b) pour lesquels R et BF ont successivement augmenté puis diminué (ou l'inverse) mais avec des relations de proportionnalités différentes entre la période d'augmentation et celle de diminution. Dans le troisième cas de figure (figure II.13c), la proportionnalité entre recrutement et biomasse féconde est observée jusqu'à un certain niveau de taille du stock, au-delà duquel la proportionnalité disparaît.

Les trois autres types de relation observés entre les moyennes locales du recrutement et de la biomasse féconde représentent l'autre moitié des populations. Pour un petit nombre de populations (figure II.13d), un lien de proportionnalité inverse est observé (augmentation de la biomasse féconde du chinchard des côtes d'Espagne et du Portugal alors que son recrutement diminue). Pour une autre partie des populations, le recrutement semble ne pas être influencé par les variations du stock (figure II.13e). Enfin pour plus d'un quart des populations, la relation entre le recrutement et la biomasse féconde n'a pas de forme précise (figure II.13f).

- **Discussion**

L'analyse des relations entre les tendances de variation du recrutement et de la biomasse féconde n'est représentative que d'une partie de la variabilité totale des données. Il apparaît cependant que dans un certain nombre de cas, la part de la variabilité du recrutement se produisant sous forme de tendances à long terme est bien corrélée aux changements rencontrés dans la biomasse féconde. Ces similitudes de tendances indiquent donc que pour la majorité des populations, il existe un lien de quasi-proportionnalité entre stock et recrutement. Ce lien de proportionnalité peut provenir d'une dépendance du niveau de recrutement au niveau du stock parental, mais également d'autres mécanismes qui sont discutés dans le paragraphe suivant.

Pour un certain nombre de populations (figure II.13c,d,e), la relation observée montre une limitation du recrutement, voire une baisse, pour les niveaux les plus élevés de biomasse féconde. Cette forme de relation rappelle la forme des modèles stock-recrutement et pourrait être compatible avec l'existence d'une régulation densité-dépendante du recrutement à haut niveau de biomasse.

Les populations pour lesquelles les tendances du recrutement et de la biomasse féconde ont connu des variations apparemment non liées, ni par une relation de proportionnalité, ni par un hypothétique palier de régulation densité-dépendante, suggèrent cependant que d'autres facteurs que le lien entre le recrutement et le stock et que l'effet de la pêche sur le stock sont responsable des variations du recrutement.

LIEN DE PROPORTIONNALITE DIRECTE

PAS DE LIEN DE PROPORTIONNALITE DIRECTE

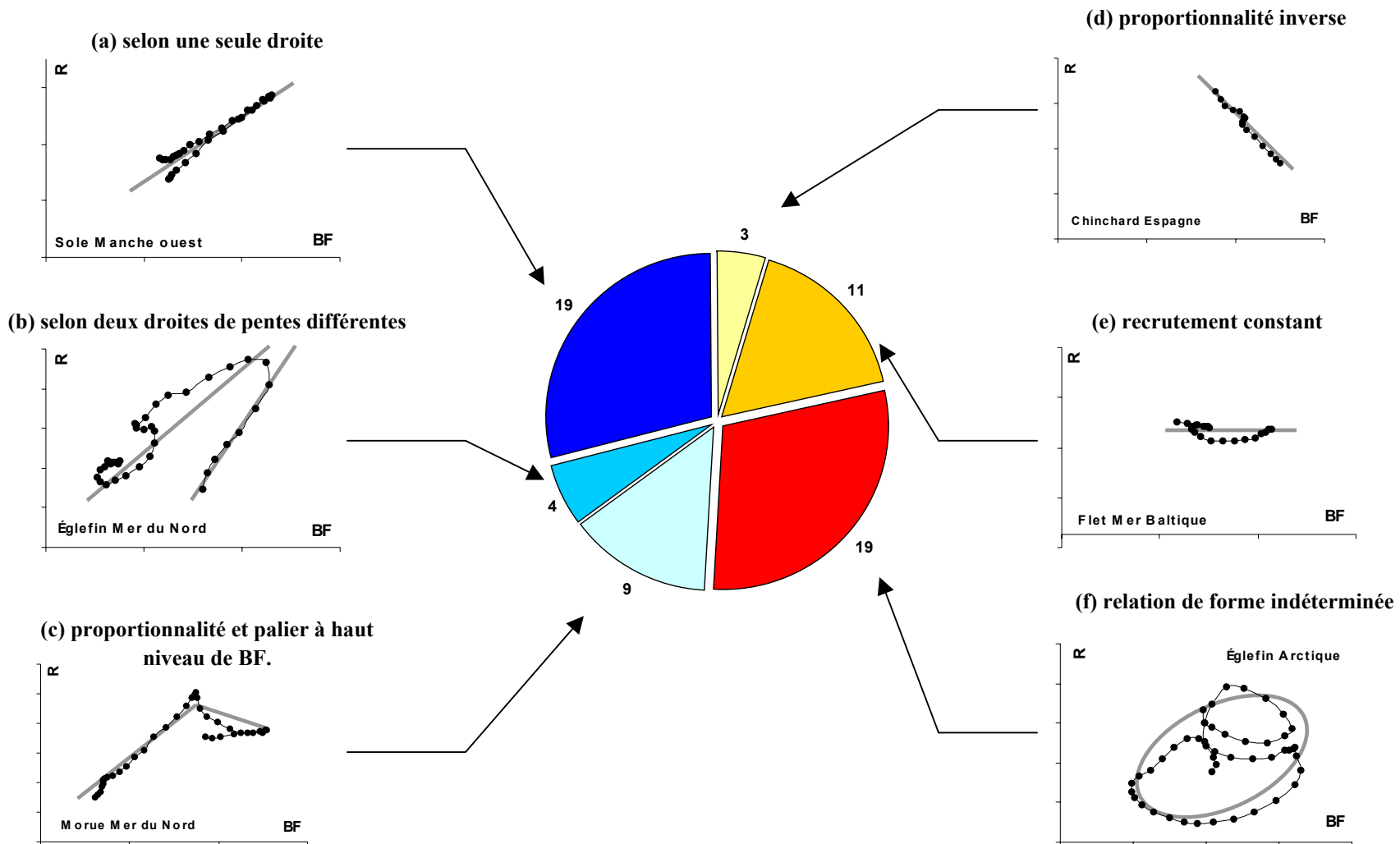


Figure II.13 : Typologie des formes de relation entre tendances du recrutement et de la biomasse féconde rencontrées parmi les populations d'Atlantique Nord-Est.

2.5. Dualité de la relation stock-recrutement

Les théories autour des relations stock-recrutement, et les modèles qu'elles ont produit ont été développés dans un but de gestion, et visaient donc à permettre de prévoir le recrutement d'une population, connaissant la biomasse des géniteurs qui participent à la reproduction. Mais, en pratique, lorsqu'on ajuste ces modèles, ou, plus empiriquement, qu'on calcule la corrélation entre les observations historiques du recrutement et de la biomasse féconde d'une population, que mesure-t-on précisément ?

Le lien qu'on mesure ainsi ne relève pas uniquement des phénomènes ayant lieu une même année, et doit être analysé à une échelle temporelle plus large. Si l'on considère l'exemple théorique tiré de Rothschild (1986) (figure II.14), le recrutement de 1962 dépend de la biomasse féconde participant à la reproduction cette même année, qui est elle-même reliée au recrutement des années 1958 à 1960. La courbe des variations de la biomasse féconde d'un stock est, en quelque sorte, l'intégrale de la courbe de son recrutement. Il y a donc par essence, un lien entre le stock et le recrutement avec quelques années de décalage, correspondant à l'arrivée à l'âge mature des cohortes précédentes. Lorsqu'on analyse la relation entre les données de recrutement et de biomasse féconde d'une population, on mesure à la fois la dépendance du niveau de recrutement à la taille du stock, mais aussi le lien entre la taille du stock et les recrutements produits par la population durant les années antérieures.

On considère le cas théorique de la population représentée sur la figure II.14. Son recrutement est supposé indépendant de la biomasse féconde dont il découle. Ses variations (tendance et variations interannuelles) sont dues uniquement à l'effet d'un forçage environnemental (figure II.15, courbes de recrutement fictives). L'évolution de la biomasse féconde est simulée pour les deux courbes de recrutement, en utilisant l'équation de survie des VPA (cf. chapitre I, équation (I.4)) dans l'hypothèse où la mortalité naturelle est de 0.2, où une mortalité par pêche constante de 0.6 s'applique à partir de l'âge 2 et en utilisant des ogives de maturité et des courbes de poids aux âges fictives.

Pour les deux situations, les changements se produisant dans le recrutement conduisent à des changements similaires dans la biomasse féconde de la population, avec un décalage correspondant à l'arrivée à maturité sexuelle des individus. Les diagrammes de dispersion correspondant montrent un lien de proportionnalité entre le recrutement et la biomasse féconde ($R^2 = 0.54$ et $R^2 = 0.58$). Une relation stock-recrutement forte peut donc apparaître du fait de la dépendance de la biomasse féconde aux recrutements des années antérieures.

Ainsi l'existence d'une relation de proportionnalité entre le recrutement et le stock peut être due aussi bien l'effet sur la taille du stock de changements du recrutement liés à des modifications durables des conditions environnementales, qu'à l'effet sur le recrutement de la variation de la taille du stock résultant de la pression de pêche. La conjugaison de ces deux effets fera également apparaître un lien stock-recrutement lorsqu'ils agissent en synergie, mais pourra contribuer à obscurcir la relation stock-recrutement lorsqu'ils agissent en opposition.

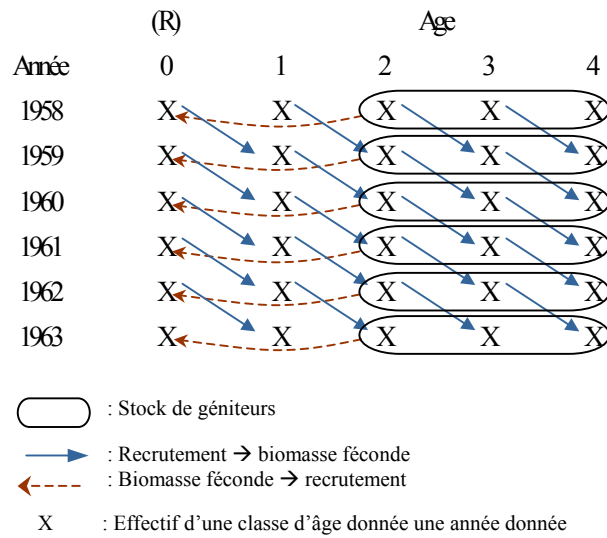


Figure II.14 : Relations entre le recrutement (age 0) et le stock de géniteurs pour une population théorique, où sont représentés le vieillissement des cohortes et la génération des recrues par le stock de géniteurs (d'après Rothschild, 1986).

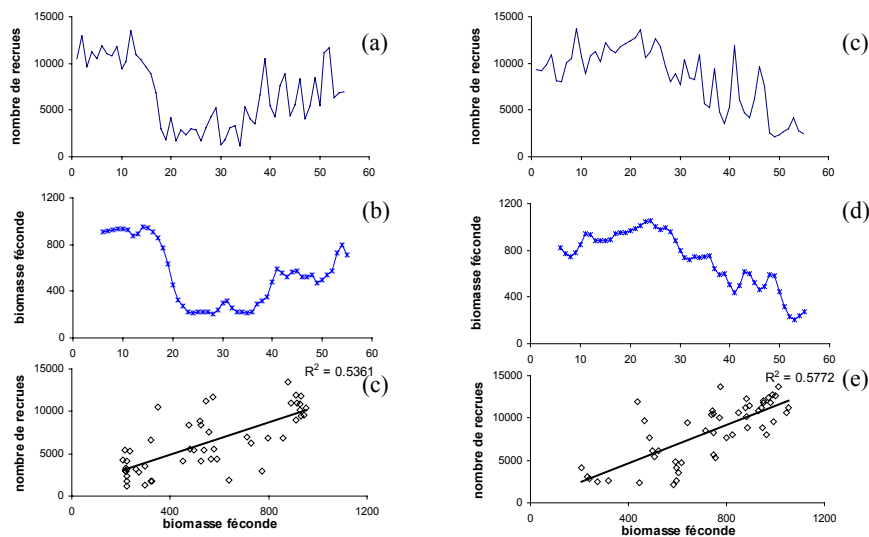


Figure II.15 : Relations stock-recrutement obtenues en simulant les variations de la biomasse féconde de la population de la figure II.14 pour deux séries de recrutement fictives, supposées uniquement reliée à l'effet de l'environnement, (a) et (d) séries de recrutement, (b) et (e) variations de la biomasse féconde correspondante et (c) et (f) diagrammes de dispersion stock-recrutement correspondants.

2.6. Conclusion

Il existe donc un lien entre la force du recrutement et le nombre de géniteurs d'une population. Ce lien est particulièrement évident lorsqu'on considère l'état moyen des populations dans une relation stock-recrutement plurispécifique. La production moyenne de recrues d'une population par unité de surface et la densité des géniteurs sont intimement liées. A cette échelle macroscopique, le lien stock-recrutement est représentatif de la stabilité des populations dans leur milieu : niveau de densité d'individus et de production de recrues sont ajustés à la capacité d'accueil de l'écosystème pour cette espèce.

Un lien de proportionnalité entre recrutement et stock est également observé à l'échelle de la population lorsqu'on considère les moyennes locales des séries. Cette relation correspond à une coïncidence temporelle des tendances de variation à long terme du recrutement et du nombre de géniteurs, qui peut provenir à la fois de la dépendance du niveau de production de recrues des populations à la taille du cheptel de géniteurs, que de la relation qui existe nécessairement entre la taille d'une population observée une année donnée et le succès de sa reproduction lors des années précédentes. Pour ces populations, le lien de proportionnalité peut signifier que des changements de taille du stock engendrés par la pêche ont causé des changements de niveau de recrutement. Il peut également être représentatif de l'effet sur la taille du stock de changements du niveau de recrutement liés à des modifications durables des conditions environnementales. Pour la moitié des populations considérées ici, la relation stock-recrutement n'est pas apparente. Pour une partie de ces cas, le niveau de recrutement est constant, ou inversement corrélé aux variations de la biomasse féconde, ce qui suggère une régulation densité-dépendante du recrutement pour les niveaux élevés de biomasse féconde. Dans d'autres cas, recrutement et biomasse féconde ont présenté des tendances de variation ne présentant aucun lien apparent, qui pourraient correspondre à des populations pour lesquelles les changements de la taille du stock résultant de la pêche et les changements du recrutement liés à des changements à long terme de l'environnement agissent dans des directions opposées.

Lorsqu'on considère la variabilité interannuelle du recrutement, le lien entre stock et recrutement est encore plus ténu. La variabilité des points autour des courbes théoriques des modèles stock-recrutement est souvent tellement élevée que le choix même d'un modèle devient subjectif. Dès lors, ces modèles ne peuvent pas être utilisés pour tenter de quantifier les influences respectives des changements du nombre de géniteurs et des changements des conditions environnementales sur les variations du recrutement. Les variations interannuelles du recrutement se produisent sur une échelle de temps trop courte pour être liées aux variations du stock de géniteurs. La variabilité haute fréquence du recrutement est donc plus directement attribuable à l'effet des fluctuations de l'environnement.

3. Voies d'étude de la variabilité du recrutement

Comme on l'a vu précédemment, selon la question abordée, le déterminisme de la variabilité du recrutement peut être étudié par une multitude d'approches. Ces voies d'étude couvrent une large gamme d'échelle spatiale et temporelle : de l'étude du comportement individuel en temps réel, au suivi d'une population durant plusieurs décennies. On a tenté ici de classer les différents types d'approche de la variabilité du recrutement en rapport avec les questions spécifiques qu'elles permettaient de traiter. Ces différentes voies d'analyses sont présentées et le choix de la méthode d'analyse adoptée est discuté.

3.1. Exemples des différentes voies d'analyse

On a tenté de classer les différents types d'analyses de la variabilité du recrutement en plusieurs grands groupes, à la fois selon des critères d'échelles spatiales et temporelles, de nature et origine des données traitées et de type d'outils mis en œuvre, mais aussi selon le degré de précision d'explication des mécanismes qu'elles visent à atteindre.

3.1.1 Observations des processus

Cette première voie d'analyse vise à déterminer la nature, l'ordre, et l'importance des différents phénomènes qui se déroulent lors du recrutement et à identifier ceux qui sont susceptibles de jouer un rôle prépondérant dans la détermination du nombre de recrues produites.

- ***A partir d'observation in situ***

A partir de mesures in situ, il est possible d'observer la réalisation de ces processus dans le milieu naturel. Les jeunes stades de vie peuvent être échantillonnés à plusieurs reprises au cours de l'année, ce qui permet de suivre l'évolution des effectifs et d'évaluer les taux de mortalité rencontrés au cours des différents stades. Il est alors possible de tester des hypothèses concernant les processus par lesquels se produit cette mortalité. L'étude de Peterman et Bradford (1987), par exemple, apporte une confirmation de l'hypothèse de stabilité de Lasker en reliant le taux de mortalité des jeunes larves d'anchois de Californie entre les âges de 5 et 19 jours, calculé à partir des recensements effectués durant 30 années de campagne, au nombre de périodes de calme se produisant chaque année. Dans la mer de Wadden (mer du Nord orientale), la mortalité des juvéniles de plie après leur installation dans cette nourricerie côtière a été estimée par un suivi régulier de l'évolution de

l'abondance de ces juvéniles. Van Der Veer (1986) a ainsi pu montrer que la mortalité subie par les juvéniles était densité-dépendante.

Les recensements des jeunes stades de vie in situ permettent aussi de traiter de la question de la disponibilité en nourriture et de l'alimentation des larves. Les caractéristiques des individus prélevés, comme leur condition ou leur contenu stomacal, peuvent renseigner sur la richesse de l'environnement trophique des larves et la correspondance avec leurs besoins. Le suivi des productions de larves de poissons et de leur nourriture planctonique au cours de la saison permet de tester l'hypothèse de la coïncidence de Cushing. Ellertsen et al. (1989) ont par exemple mis en évidence que le degré de coïncidence temporelle entre la présence des larves de la morue de Norvège et de sa proie *Calanus finmarchicus* avait une influence significative sur le succès du recrutement et était en grande partie déterminé par l'influence de la température sur la date de ponte de *Calanus finmarchicus*.

L'observation des individus in situ comporte cependant de nombreuses limites : un coût généralement élevé, des erreurs de mesure importantes (surtout sur lorsqu'il s'agit d'échantillonner des jeunes stades de vie), des mesures le plus souvent discrètes dans le temps, une gamme de conditions observables réduite.

- **A partir d'expérimentations**

Travailler sur des poissons en captivité permet d'accéder à une échelle d'étude plus fine, en suivant par exemple des individus en continu au cours d'expériences. Par exemple, des études sur le comportement des larves en captivité en présence de prédateurs ont permis de montrer que le taux d'échappement des larves lors d'une attaque d'un prédateur augmentait avec la taille des larves (Bailey et Houde, 1989), observation qui est à la base des théories d'un contrôle du recrutement par la prédation.

L'expérimentation permet également de contrôler les facteurs que l'on veut faire varier ainsi que leur gamme de variation, par exemple dans le cadre d'études sur la physiologie des organismes. Brett et al. (1969) a étudié le lien entre la croissance des larves du saumon rouge (*Onchorhynchus nerka*) et la température pour différentes rations alimentaires. Il montre l'existence d'une réponse du taux de croissance larvaire à la température pour une ration donnée selon une courbe en cloche avec une croissance maximale pour une température optimale. Le taux de croissance maximal et la température optimale augmentent avec l'importance de la ration alimentaire délivrée.

Si un des intérêts de l'expérimentation sur des poissons en captivité est de pouvoir contrôler les valeurs des différents facteurs, les résultats de telles études ne peuvent être transposés au milieu naturel qu'avec prudence. Comme le montre l'exemple du lien entre le taux de croissance du saumon rouge et la température, l'effet des variations d'un facteur (température) ne peut pas être considéré sans tenir compte de la valeur d'autres facteurs (ration alimentaire). Dans le milieu naturel, les facteurs qui varient sont nombreux, ce qui multiplie le nombre des interactions possibles entre facteurs. Des relations établies par expérimentation peuvent ne pas être observées dans la nature si, par exemple, d'autres facteurs que l'on n'a pas identifié et inclus dans l'expérience, sont limitant dans la nature. De plus, l'expérimentation réduit les échelles spatiales observables et ne peut pas rendre compte de l'effet de nombreux processus qui se produisent dans le milieu naturel à de grandes échelles spatiales.

3.1.2 Modélisation des processus

Devant les contraintes rencontrées pour l'observation des processus sur le vivant, une autre approche consiste à représenter ces processus de façon simplifiée au travers de modèles. La formulation des modèles se base généralement sur la connaissance ou sur des hypothèses concernant les mécanismes élémentaires qui interviennent et la formalisation de ces mécanismes par des équations mathématiques. On donne ici quelques illustrations d'études de la variabilité du recrutement basées sur la modélisation.

- **Modèle mathématique d'un processus**

En décomposant un processus en mécanismes élémentaires, pouvant être exprimés sous forme d'équations mathématiques, il est possible d'élaborer un modèle de ce processus. Mackenzie et al. (1994) modélisent par exemple la probabilité de capture d'une proie par une larve de poisson en fonction de l'intensité de la turbulence liée au vent. Cette probabilité est exprimée comme le produit de la probabilité de rencontre par la probabilité de capture une fois la proie rencontrée. L'expression de la probabilité de rencontre en fonction de la turbulence liée au vent est celle proposée par Rothschild et Osborn (1988). L'expression de la probabilité de capture est basée sur la représentation spatiale du processus prenant en compte la dimension du champ de vision de la larve, le temps nécessaire pour qu'elle lance une attaque, et le déplacement relatif des deux particules lié à la turbulence à petite échelle. Le modèle ainsi élaboré prédit que la probabilité de capture d'une proie par une larve est reliée à la turbulence d'après une courbe en cloche, ce qui suggère que les périodes de tempête, mais aussi de grand calme, peuvent réduire les chances d'alimentation des larves.

- **Couplage de modèles**

Dès lors qu'on dispose de modèles pour des processus donnés, on peut modéliser le résultat de l'intégration de ces processus en couplant les différents modèles. Les différents processus concernant un individu peuvent être modélisés (croissance, survie, transport) et le nombre d'individus multiplié dans le modèle pour simuler le comportement de la population (modèle individu centré). Heath et Gallego (1998) ont par exemple développé un modèle individu centré du recrutement de l'églefin en mer du Nord. Leur modèle repose sur le couplage d'un modèle simulant le déroulement spatial et temporel de la ponte, d'un modèle de la biologie (durée d'incubation des oeufs, croissance et survie des larves) des jeunes stades de vie – les individus ou agents du modèle - en fonction des conditions environnementales rencontrées (température), et d'un modèle hydrodynamique permettant de retracer le déplacement des agents et les conditions environnementales qu'ils ont rencontrées (température) depuis la ponte. Les résultats du modèle sont également comparés avec des recensements des larves réalisés lors de campagnes à la mer. Ce type de modèle permet ainsi de comprendre quelle est l'origine et l'histoire des individus qui ont pu survivre depuis la ponte jusqu'au recrutement. Dans le cas de l'églefin en mer du Nord, l'essentiel des individus survivant jusqu'au stade de recrues provient de quelques pools d'individus ayant éclos dans des sites privilégiés où les conditions locales ont permis une croissance rapide et une survie élevée.

- **Modèles populationnels**

Les modèles de dynamique des populations rendent compte de l'évolution dans le temps de l'effectif ou de la biomasse d'une population, ou de chacune de ses cohortes, en considérant l'effet des principaux phénomènes affectant cette population : mort, croissance, naissance... Ce type de modèle est largement utilisé pour la gestion des stocks de poissons exploités (par exemple les analyses de cohorte, voir première partie). Des modèles populationnels peuvent cependant être orientés plus spécifiquement vers l'étude de la variabilité du recrutement. Les modèles de la relation stock-recrutement présentés plus haut dans ce chapitre en sont une illustration. Cette voie d'analyse peut aussi être utilisée pour traiter de problèmes plus spécifiques de la dynamique du recrutement. Bjørnstad et al. (1999a) analysent par exemple à l'aide d'équations de la dynamique des populations, les phénomènes de résonance liés à l'effet des interactions (compétition, cannibalisme) au sein et entre les cohortes de juvéniles qui génèrent des variations cycliques dans le recrutement de la morue du Skagerak.

3.1.3 Analyse empirique des corrélations avec des facteurs de l'environnement

L'étude des processus s'inscrit dans une démarche de compréhension détaillée des mécanismes qui déterminent la force d'une classe d'âge et ses variations. Comme l'illustre la première partie de ce chapitre, le déterminisme du recrutement est souvent composé d'une succession de processus, dont l'importance peut être variable dans le temps. Il est rare que ces processus aient pu être complètement identifiés et décrits.

Une voie d'analyse plus empirique, consistant à identifier des corrélations entre les séries chronologiques du recrutement de la population étudiée et certaines variables environnementales, est également souvent adoptée. Cette approche se limite à établir un lien statistique entre le recrutement et un facteur environnemental, sans tester l'existence d'une influence effective de ces facteurs sur les processus du recrutement. La corrélation doit cependant être justifiée par des hypothèses, faites a priori ou a posteriori, sur les processus qui peuvent être concernés. Sans cette démarche, la signification d'une corrélation ne peut être attestée.

De nombreuses corrélations recrutement-environnement ont été publiées (Myers, 1998; Shepherd et al., 1984). Dans la majorité des cas, ces corrélations ne sont significatives que pour la période sur laquelle elles ont été initialement testées, et ne le sont plus lorsque le test est renouvelé à partir de séries plus récentes et donc plus longues (Myers, 1998). Ceci peut indiquer que les processus à travers lesquels l'influence de l'environnement sur le recrutement s'exerce peuvent changer au cours du temps. Cela peut également signifier que malgré sa valeur statistique, une corrélation peut être sans signification d'un point de vue biologique.

Certaines corrélations, lorsqu'elles sont appuyées par une interprétation solide des mécanismes sous-jacents et qu'elles sont observées à plusieurs reprises, peuvent cependant être représentatives d'un lien fort entre le recrutement et les facteurs environnementaux. La corrélation entre le recrutement des petits pélagiques et l'intensité de l'upwelling (fenêtre

environnementale optimale (Cury et Roy, 1989)), par exemple, est montrée pour plusieurs populations de zones géographiques différentes et repose sur des connaissances concernant l'effet de la turbulence, et le fonctionnement des systèmes d'upwelling.

3.1.4 Approches comparatives

Comme l'illustre l'exemple précédant, l'observation d'une même corrélation pour plusieurs populations permet de renforcer la significativité de cette corrélation. De façon plus générale, la comparaison d'un grand nombre de populations permet d'observer une gamme de conditions différentes - en terme d'espèces, de conditions environnementales, de régime d'exploitation - beaucoup plus étendue que celle observée pour une population sur les quelques décennies pour lesquels on dispose de données. Cette accentuation du contraste dans les données permet souvent de faire apparaître des grandes relations qui ne sont pas visibles avec les données d'une seule population. L'approche comparative permet de plus de tester des relations avec un plus fort nombre de degrés de liberté, et renforce ainsi la puissance statistique des tests.

L'analyse de l'influence de la température sur le recrutement de la morue menée par Planque et Frédou (1999) montre par exemple que la corrélation recrutement-température à l'échelle de chaque population de morue n'est pas significative. Cependant, il existe un lien significatif entre la valeur de cette corrélation et la température moyenne de la zone où vit chaque population : les populations des eaux froides (pour l'espèce) ont un recrutement positivement corrélé à la température, les populations des eaux chaudes ont un recrutement négativement corrélé à la température, et les populations des eaux de température intermédiaire ont une corrélation nulle avec la température. Les variations de température auxquelles est soumise une population s'effectuent dans une gamme de valeur trop restreinte pour que l'effet de la température sur le recrutement soit significatif. En comparant l'ensemble des populations de morue, la gamme de température étudiée correspond à la totalité de la gamme thermique de tolérance de cette espèce, et une relation significative peut être détectée.

L'étude de l'écologie du recrutement, non pas à l'échelle locale (population), mais à grande échelle (aire de répartition géographique des espèces) rejoint les approches développées par la macroécologie. La population n'est plus le centre de l'étude mais est considérée comme une réalisation particulière d'un phénomène dans une situation environnementale (et d'exploitation) donnée. La comparaison des populations permet de voir l'effet de ces différentes situations environnementales sur les caractéristiques d'intérêt des populations : abondance, variations.

3.2. Approche retenue

Les questions que l'on souhaite aborder dans ce travail sont des questions générales concernant l'écologie du recrutement : mettre en évidence l'influence des facteurs environnementaux sur le recrutement, comprendre les modalités de leur influence sur la variabilité du recrutement, à ses différentes échelles temporelles. L'étude du cas isolé d'une population ne saurait apporter des réponses à de telles questions. La comparaison des séries chronologiques du recrutement et des caractéristiques de leur variabilité à l'échelle de l'ensemble des populations de l'Atlantique Nord-Est doit permettre d'apporter des éléments de réponse à ces questions. L'approche macroscopique apparaît de plus être la plus appropriée pour l'étude de l'effet des variations à grande échelle du climat.

Les populations de poissons exploitées du Nord-Est Atlantique constituent par ailleurs un objet d'étude particulièrement approprié pour une approche comparative. Du point de vue de la disponibilité des données tout d'abord : la gestion par quota des stocks de la zone CIEM nécessite un suivi régulier des abondances. Ainsi les données d'un grand nombre de populations sont disponibles. D'un point de vue écologique également : la zone d'étude est large, présente une variété de d'hydroclimat, et couvre, entièrement ou partiellement, les aires de répartition de nombreuses espèces. Le contraste des conditions environnementales (mais aussi d'exploitation) où vivent les populations donc important, ce qui devrait permettre d'établir les similarités et les différences des caractéristiques de la variabilité du recrutement et de tester de grandes relations générales.

4. Conclusion du chapitre II

4.1. Déterminisme de la variabilité du recrutement

- **Origine environnementale de la variabilité du recrutement**

La variabilité du recrutement est une conséquence de l'influence des conditions environnementales sur le taux de survie des poissons durant les différents stades primordiaux du développement. Ces conditions étant fortement variables d'une année à l'autre, le nombre de survivants issus d'une ponte est également variable. La variabilité du recrutement est le reflet de l'importance de l'influence de l'environnement sur l'ensemble des processus qui déterminent le taux de mortalité des jeunes stades de vie pour une population.

- **Relation stock-recrutement**

L'abondance du recrutement est liée à celle des géniteurs. Le taux de mortalité lié à l'influence de l'environnement est cependant tellement variable, qu'il est difficile de cerner en quelle mesure les variations de la taille du stock peuvent affecter le recrutement. Les tendances de variation du recrutement et de la biomasse féconde sont liées par une relation de proportionnalité pour plus de la moitié des populations. Cette relation est le résultat d'un lien double :

1) une influence du nombre d'œufs émis sur le nombre d'individus ayant survécu aux processus du recrutement.

2) la dépendance de la taille du stock à la force du recrutement des années précédentes.

L'utilisation des modèles de la relation stock-recrutement aurait pu permettre de mesurer la part respective des influences de l'environnement et des variations de la taille du stock sur les variations du recrutement. Ces modèles décrivent rarement de façon satisfaisante la réalité des données, et ne peuvent pas être utilisés.

- **Facteurs responsables de la variabilité du recrutement**

La variabilité interannuelle du recrutement n'est pas corrélée avec les variations du stock de géniteurs, et se produit trop rapidement pour être liée à ces variations. Cette partie des variations du recrutement est plus directement imputable à l'effet des fluctuations des conditions environnementales sur la survie des jeunes stades de vie.

Les changements durables du niveau de recrutement des populations (i.e. la part de la variabilité qui se produit sur le long terme, sous forme de tendances) sont dus la conjonction de deux effets :

1) l'effet de changements durables se produisant dans l'environnement sous l'effet de changements à long terme du climat qui modifient l'espérance de survie des individus, et

2) l'influence sur le recrutement des variations de la biomasse féconde qui peuvent être causées par l'exploitation.

4.2. Approche retenue

Les méthodes d'analyse de la variabilité du recrutement généralement adoptées visent soit à comprendre comment les différents processus du recrutement sont soumis à l'influence des facteurs environnementaux, soit à rechercher de manière empirique un lien entre le recrutement et des facteurs de l'environnement. Dans la plupart des cas le modèle de l'étude est la population.

L'approche comparative adoptée ici permet de tester des hypothèses plus générales concernant l'effet de l'environnement, en tant que forçage global responsable de la variabilité du recrutement. Ces relations "générales" peuvent être décelées seulement parce qu'elles sont testées à partir de populations différentes, qui sont chacune la réalisation de cette relation dans des conditions particulières. La comparaison d'un grand nombre de populations permet d'obtenir une gamme de conditions différentes - en terme d'espèces, de conditions environnementales, de régimes d'exploitations - beaucoup plus étendue que celle observée pour une population sur les quelques décennies pour lesquels on dispose de données



Chapitre III: Synchronismes des variations interannuelles du recrutement

Introduction

Les variations d'abondance des différentes populations d'une espèce présentent souvent de fortes similitudes sur de vastes échelles géographiques. De tels *synchronismes* de variations ont par exemple été rapportés pour une variété d'espèces terrestres : mammifères (Grenfell et al., 1998; Post et Frochhammer, 2002), oiseaux (Cattadori et al., 2005), reptiles (Weatherhead et al., 2002), insectes (Peltonen et al., 2002; Zhang et Alfaro, 2003), et d'espèces aquatiques : plancton (Straile, 2001), bivalves (Beukema et al., 2001), céphalopodes (Waluda et al., 2004) et poissons (Tedesco et al., 2004). Des synchronismes ont également été décrits pour les variations du recrutement des espèces de poissons marins dans l'Atlantique Nord et le Pacifique Nord-Est (Fox et al., 2000; Garrod et Colebrook, 1978; Hollowed et al., 1987; Koslow, 1984; Myers et al., 1995a; Ottersen et Loeng, 2000; Templeman, 1972; Thompson et Page, 1989). Les synchronismes peuvent être causés par différents mécanismes (Bjørnstad et al., 1999b; Koenig, 1999) :

- (1) l'effet de la diffusion ou de la dispersion d'individus d'une population vers une autre,
- (2) l'influence de relations trophiques (populations proies - ou hôte - synchronisées par un même prédateur - ou parasite) et
- (3) l'influence de facteurs densité-indépendants dont les variations sont cohérentes sur de larges aires géographiques.

Ce dernier mécanisme fait référence à l'effet Moran, d'après lequel : *"des populations géographiquement séparées présenteront des fluctuations synchrones si elles sont affectées de façon similaire par des facteurs densité-indépendants variant à grande échelle, tels que les phénomènes météorologiques"* (Moran (1953) in Peltonen et al. (2002)). Mettre en évidence un effet Moran pour le recrutement des populations de poissons permettrait de montrer que, malgré la diversité des facteurs qui peuvent influencer le recrutement et des mécanismes qui peuvent intervenir, il existe un certain degré de communauté de réponse des populations aux fluctuations de l'environnement.

Les synchronismes dans les variations d'abondances peuvent correspondre à différents types de similitudes de variation. Dans certains cas, la corrélation est liée à une forte cohérence des variations d'abondance des populations à l'échelle interannuelle. Dans d'autres cas, la similitude provient de l'apparition simultanée pour les deux populations de variations d'abondance particulièrement marquées, comme des explosions d'abondances (Peltonen et al., 2002; Zhang et Alfaro, 2003). Pour les espèces de poisson, l'apparition concomitante des pics de recrutement contribue pour une part importante aux corrélations des variations du recrutement entre populations (Hollowed et al., 1987; Templeman, 1972). Si les synchronismes correspondant à une étroite similitude des variations peuvent refléter l'existence d'un contrôle du recrutement par des facteurs environnementaux commun, dans le cas de synchronismes limités à la concomitance des recrutements extrêmes, la similitude du contrôle du recrutement se limite à l'apparition, certaines années, de conditions particulièrement propices à la survie des jeunes individus.

Dans ce chapitre, on fera l'étude, la plus exhaustive possible, de l'apparition des synchronismes du recrutement des populations d'Atlantique Nord-Est. On s'efforcera également de décrire les caractéristiques spatiales de l'apparition des synchronismes. La

distance géographique typique entre les populations qui présentent des variations synchrones de leur recrutement, c'est à dire l'échelle spatiale des synchronismes, peut par exemple renseigner sur l'emprise géographique des phénomènes environnementaux impliqués dans le contrôle du recrutement. Les caractéristiques spécifiques de l'apparition des synchronismes seront également décrites. Enfin, on s'efforcera d'évaluer en quelle mesure les synchronismes du recrutement répertoriés pour les populations de poissons d'Atlantique Nord-Est sont causés par l'apparition simultanée de ces recrutements extrêmes.

1. Mise en évidence de synchronismes de variation du recrutement parmi les populations du Nord-Est Atlantique

1.1. Introduction

La méthode classiquement utilisée pour mettre en évidence des synchronismes dans les variations du recrutement d'un ensemble de populations est l'analyse des corrélations entre les séries de recrutement de ces populations (Bjørnstad et al., 1999b). Les corrélations significatives au sein de la matrice des corrélations sont désignées représentatives de synchronismes de variations. Cependant le choix du mode de calcul du coefficient de corrélation et des critères retenus pour le test de sa significativité influencent fortement le nombre de synchronismes recensés, et sont souvent subjectifs. Ainsi, parmi les études déjà menées sur les synchronies du recrutement, les différences de méthodes employées ont conduit à trouver un nombre de synchronismes plus ou moins élevé entre un même ensemble de populations, et mené à des conclusions différentes sur la nature des facteurs responsables des variations du recrutement (Cohen et al., 1991; Garrod et Colebrook, 1978; Koslow, 1984; Myers et al., 1995a). Il convenait donc dans ce travail, de porter une attention particulière au mode de calcul des corrélations et aux choix des critères pour établir leur significativité afin de n'être ni trop restrictif, ce qui conduit à rejeter des cas de synchronisme, ni trop tolérant, ce qui conduit à accepter trop de cas de synchronismes.

Dans un premier temps la méthode qui a été retenue pour mettre en évidence des synchronismes parmi les populations de poissons du Nord-Est Atlantique est décrite. Une méthode est également proposée pour distinguer les corrélations qui sont liées à l'apparition synchrone des classes d'âge extrêmes de celles qui sont représentatives des synchronismes à l'échelle des variations interannuelles. La matrice des corrélations obtenue est rapidement décrite, et quelques exemples de synchronismes de variations du recrutement sont présentés en illustration.

1.2. Méthode

1.2.1 Définition des classes d'âge extrêmes

Les valeurs extrêmes du recrutement ont été définies comme les valeurs supérieures à 1.5 fois ou inférieures à 0.5 fois la moyenne locale de la série (figure III.1). La moyenne locale a été obtenue par un lissage de la série par une moyenne mobile. Afin que les fortes classes d'âge n'affectent pas trop le calcul de la tendance à long terme, le lissage a été effectué sur la série transformée en log. La tendance est ensuite obtenue par une transformation exponentielle.

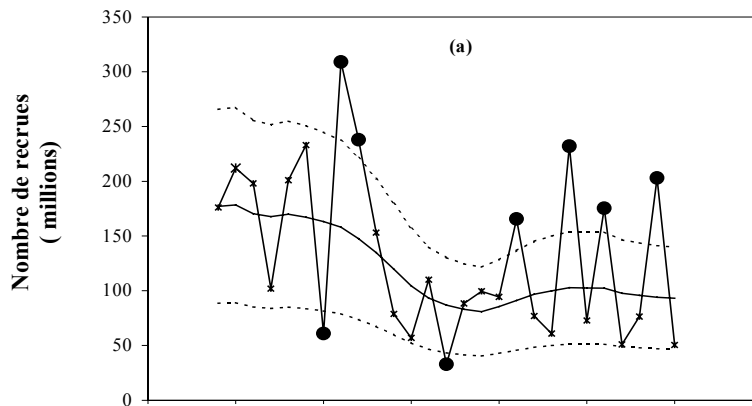


Figure III.1 : Détection des classes d'âge extrêmes pour le tacaud norvégien en mer du Nord. Série de recrutement d'origine (courbe brisée), tendance à long terme (courbe lisse) et intervalle de $\pm 50\%$ autour de la tendance (pointillés) utilisé comme seuil pour définir les recrutements extrêmes (disques noirs).

1.2.2 Analyse des corrélations

L'analyse des synchronismes a porté sur les 67 populations pour lesquelles on disposait d'au moins 10 années de données. Les similitudes dans les variations du recrutement des populations prises deux à deux, ont été mesurées par le coefficient de corrélation de Pearson. Chaque corrélation positive et significative au seuil de $\alpha = 1\%$ est considérée comme l'indication d'un synchronisme de variations du recrutement.

La présence d'autocorrélations dans les séries temporelles d'abondance de recrues vient cependant perturber le test de la significativité du coefficient de corrélation (Pyper et

Peterman, 1998). L'effet des autocorrélations est de diminuer le nombre réel de degrés de liberté et d'accroître le risque d'erreur de première espèce (rejeter à tort l'hypothèse nulle) au-dessus du seuil, α , fixé. Ne pas prendre en compte les autocorrélations des séries chronologiques du recrutement conduit donc à surestimer le nombre réel de synchronismes entre populations (Thompson et Page, 1989).

A ce problème statistique s'ajoute un problème d'interprétation écologique des corrélations. Les autocorrélations sont liées à l'existence de tendances dans les variations du recrutement. Ces tendances correspondent à l'influence de variations à basse fréquence de facteurs environnementaux, mais aussi à l'effet de la pêche sur l'abondance des géniteurs. La présence de tendances du recrutement décroissantes dues à l'exploitation des stocks pourra par exemple conduire à l'apparition de corrélations significatives même si les variations interannuelles ne sont que peu corrélées (Myers et al., 1995a).

Pyper et Peterman (1998) préconisent deux types de méthodes pour tenir compte des autocorrélations. La première consiste à ajuster le nombre de degrés de liberté en fonction de l'autocorrélation présente dans les séries. La seconde méthode consiste à transformer les séries pour diminuer l'importance des autocorrélations.

L'analyse des synchronismes a été effectuée ici à partir des variations interannuelles du recrutement définies comme la série des écarts à la tendance de variation (figure III.1). Cette composante de la variabilité du recrutement étant faiblement autocorrélée, le nombre de fortes corrélations causées par la présence de tendances à long terme similaires sera ainsi limité. La variabilité à haute fréquence est également plus appropriée pour l'analyse des synchronismes car elle résulte directement de l'influence de l'environnement sur le recrutement.

L'ajustement du nombre de degré de liberté a également été effectué par la méthode de Quenouille telle qu'utilisée par Planque et Fredou (1999) :

$$N_2 = \frac{N}{1+r_1+r'_1+r_2+r'_2} \quad (III.1)$$

ramené à l'entier le plus proche,

où N et N_2 sont respectivement le nombre de degrés de liberté d'origine et le nombre de degrés de liberté réestimé, et r_1 et r_2 , et r'_1 et r'_2 , les autocorrélations des séries des variations à haute fréquence du recrutement des deux populations, pour des décalages de 1 et 2 ans.

La distribution des valeurs du recrutement d'une population est généralement fortement dissymétrique du fait de la présence de quelques très fortes classes d'âge. La transformation logarithmique des séries de la variabilité à haute fréquence du recrutement a donc été utilisée pour tenter de rétablir une distribution symétrique des variables, condition nécessaire pour pouvoir effectuer les tests statistiques. Cette transformation logarithmique permet également de limiter le poids des très fortes classes d'âge dans le calcul du coefficient de corrélation entre deux séries.

1.2.3 Détections des synchronismes dus à la concomitance des classes d'âge extrêmes.

Malgré la transformation logarithmique, un certain nombre de corrélations significatives peuvent être dues à la présence de quelques recrutements particulièrement forts ou faibles apparaissant simultanément pour les deux populations. Afin de distinguer ces cas de synchronisme liés à la concomitance de classes d'âge extrêmes de ceux liés à une réelle similitude des variations interannuelles, l'analyse des corrélations a été effectuée une seconde fois en éliminant, pour chaque paire de populations, les années où les deux populations ont connu simultanément des recrutements extrêmes. Les corrélations restant significatives après ce second test ne sont pas dues uniquement à ces recrutements particuliers. En revanche, les corrélations qui étaient significatives lors du premier test et ne le sont plus lors du second correspondent à des synchronismes causés uniquement par un petit nombre d'années de fortes variations communes.

Ces deux types de synchronisme sont illustrés sur la figure III.2. Pour la première paire de populations, les morues de mer Celtique et de mer d'Irlande, la corrélation entre les deux séries de recrutement est significative à la fois avec et sans les années de recrutement extrêmes communes. Le synchronisme du recrutement de ces deux populations ne se limite donc pas aux années particulières. Dans le second cas, la morue et l'églefin de la zone Arctique, la corrélation n'est plus significative lorsqu'on élimine les recrutements extrêmes. La similitude des séries du recrutement de ces deux populations réside donc dans l'apparition concomitante de recrutements particulièrement forts ou faibles.

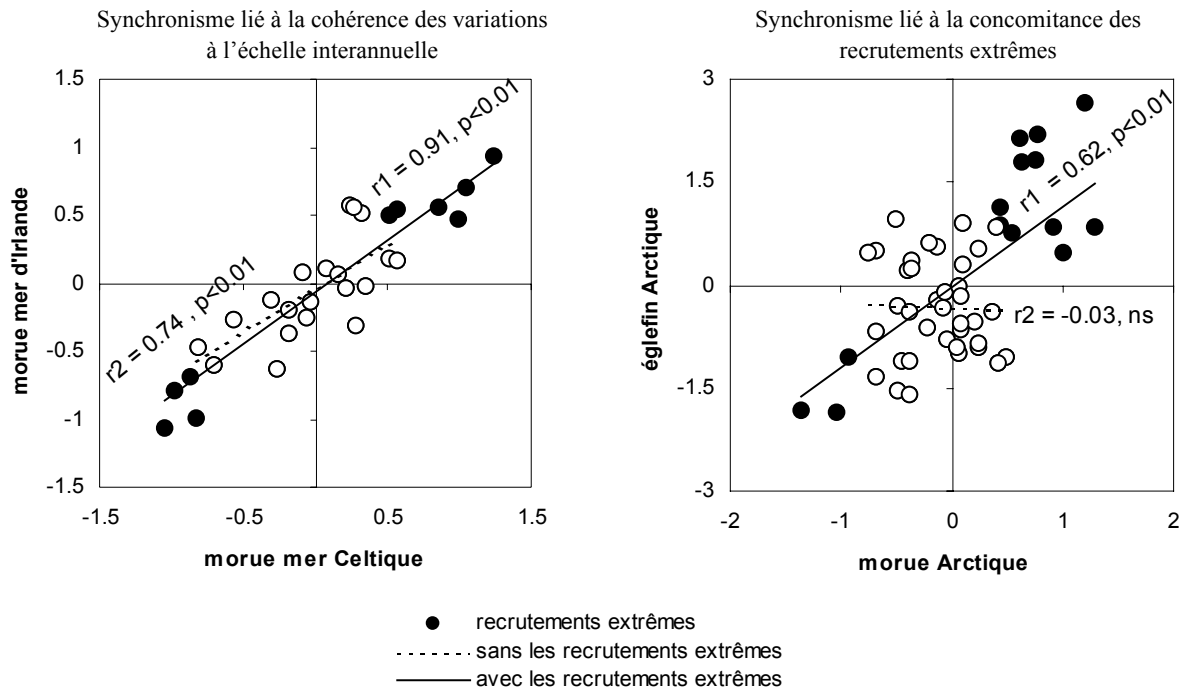


Figure III.2 : Méthode de distinction des deux types de synchronisme de variations du recrutement : cohérence des variations à l'échelle interannuelle ou concomitance des recrutements extrêmes. Les droites de régression entre les séries du recrutement (variations à haute fréquence transformées en log) sont représentées ainsi que les coefficients de corrélation correspondant (droites pleines obtenues en prenant en compte toute les années ($r1$) ; droites en pointillés obtenues en éliminant les années où les deux populations ont eu simultanément un recrutement extrême, figurées par des points noirs($r2$)).

| | B1 | B2 | B3 | B4 | C1 | C2 | C3 | M1 | M2 | M3 | M4 | M5 | M6 | M7 | M8 | M9 | M10 | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | Me1 | Me2 | Me3 | Me4 | Li1 | Li2 | Li3 | Li4 | H1 | H2 | H3 | H4 | H5 | H6 | H7 | H8 | H9 | H10 | H11 | P11 | P12 | P13 | P14 | P15 | P16 | So1 | So2 | So3 | So4 | So5 | So6 | So7 | Pe1 | Pe2 | Pe3 | Pe4 | Pe5 | Pe6 | Pe7 | Pe8 | Pe9 |
|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| nombre de synchronismes | | | | | 1 | 1 | 5 | 4 | 1 | 1 | 3 | 6 | 5 | 9 | 8 | 5 | 1 | 9 | 6 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 6 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 2 | 1 | 6 | 5 | 7 | 6 | 7 | 1 | 1 | 2 | 1 | 4 | 2 | 5 | 3 | 3 | 1 | 5 | 2 | 5 | 3 | 3 | 1 | 5 | | | | |
| dont synchronismes dus à des pics communs | | | | | 1 | 1 | 3 | 2 | 1 | 3 | 4 | 3 | 7 | 6 | 4 | 1 | 9 | 5 | 2 | 1 | 2 | 2 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 5 | 1 | 2 | 1 | 4 | 2 | 5 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 2 | 2 | 3 | 2 | 4 | 2 | 3 | 2 | 4 | | | | | | | | | | |

Tableau III.1 : Matrice des corrélations entre séries des variations haute fréquence du recrutement des populations et comptages des cas de synchronismes. Les valeurs au dessus de la diagonale représentent les coefficients de corrélation positifs et négatifs significatifs au seuil de 1%. Les valeurs situées au dessous de la diagonale représentent les coefficients de corrélation recalculés en éliminant les années où les populations présentaient simultanément un pic de recrutement (caractères gras : corrélations significatives ; caractères normaux : corrélations non significatives).

1.3. Résultats

1.3.1 Inventaire des synchronismes

La partie supérieure de la matrice de corrélation (tableau III.1) présente l'ensemble des corrélations positives significatives au seuil de 1%. Dans la partie inférieure de la matrice sont reportées les corrélations obtenues lorsque les années où les populations ont eu simultanément des recrutements particuliers sont éliminées. Les valeurs en caractère non gras dans la partie inférieure correspondent aux corrélations qui ne sont plus significatives à l'issue du second test et correspondent à des synchronismes liés à la cooccurrence des classes d'âge extrêmes. Les corrélations non significatives ont été effacées pour faciliter la lecture de la matrice.

Sur les 2211 paires de populations possibles, il est probable qu'une vingtaine de corrélations soit décrétées à tort significatives (puisque le seuil de risque d'erreur de première espèce a été fixé à 1%). Le nombre de corrélations significatives recensées ici est de 115, dont 91 positives. Les valeurs des coefficients sont comprises entre 0.41 et 0.91. Les corrélations décrétées à tort significatives, bien qu'en proportion non négligeable, représentent une faible partie des corrélations positives. La plupart de ces corrélations positives reflètent donc des associations significatives dans les variations du recrutement des populations.

Ces cas de synchronismes sont assez largement répandus parmi les populations étudiées, puisque 50 des 67 populations ont un recrutement synchrone à celui d'une autre population. Près de la moitié des populations montrent même des similitudes de variation du recrutement avec au moins trois autres populations (bas du Tableau III.1). Les cas d'association étroite des variations du recrutement représentent un tiers des synchronismes recensés, mais correspondent aux coefficients de corrélation les plus élevés. L'autre partie des cas de synchronisme (62) correspondent à des cas de populations ayant connu simultanément des classes d'âge extrêmes.

1.3.2 Quelques exemples de synchronismes

La figure III.3 présente quatre exemples de synchronismes correspondant à des réelles covariations du recrutement d'année en année. Les deux premiers cas de synchronisme concernent des populations d'une même espèce vivant dans des zones adjacentes. Les deux autres exemples concernent des espèces différentes qui vivent dans une même zone géographique. La similitude des séries ne se limite pas aux fortes variations communes (p. ex. 1986 pour les morues, 1985 pour les plies, 1996 pour les deux populations de mer du Nord), mais concerne aussi les variations de moindre amplitude.

Les quatre exemples donnés en figure III.4 correspondent à des synchronismes dus uniquement à l'apparition simultanée de recrutements extrêmes. Les exemples pris ici concernent des populations de même espèce, d'une même zone, mais aussi d'espèces différentes vivant dans des zones adjacentes (morue de mer Celtique et églefin d'Ouest Ecosse). Le cas de figure le plus représenté est la concomitance dans la production de forts recrutements. Dans le cas des deux espèces de cardine des côtes espagnoles et portugaises, la corrélation est liée à un creux simultané dans les deux séries de recrutement.

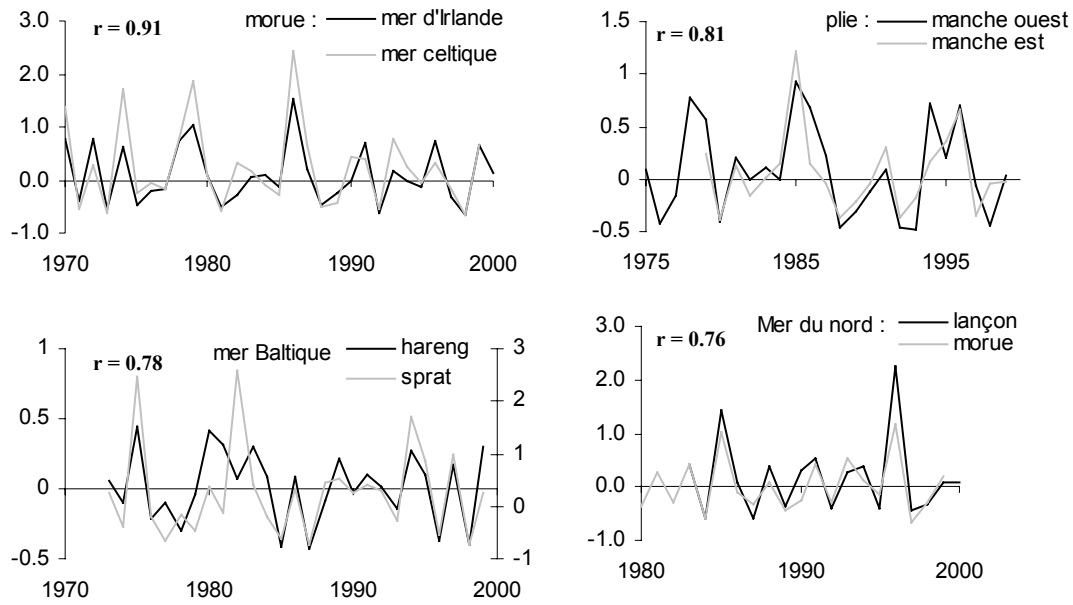


Figure III.3 : Exemples de synchronismes du recrutement (variations à haute fréquence) par covariation à l'échelle interannuelle.

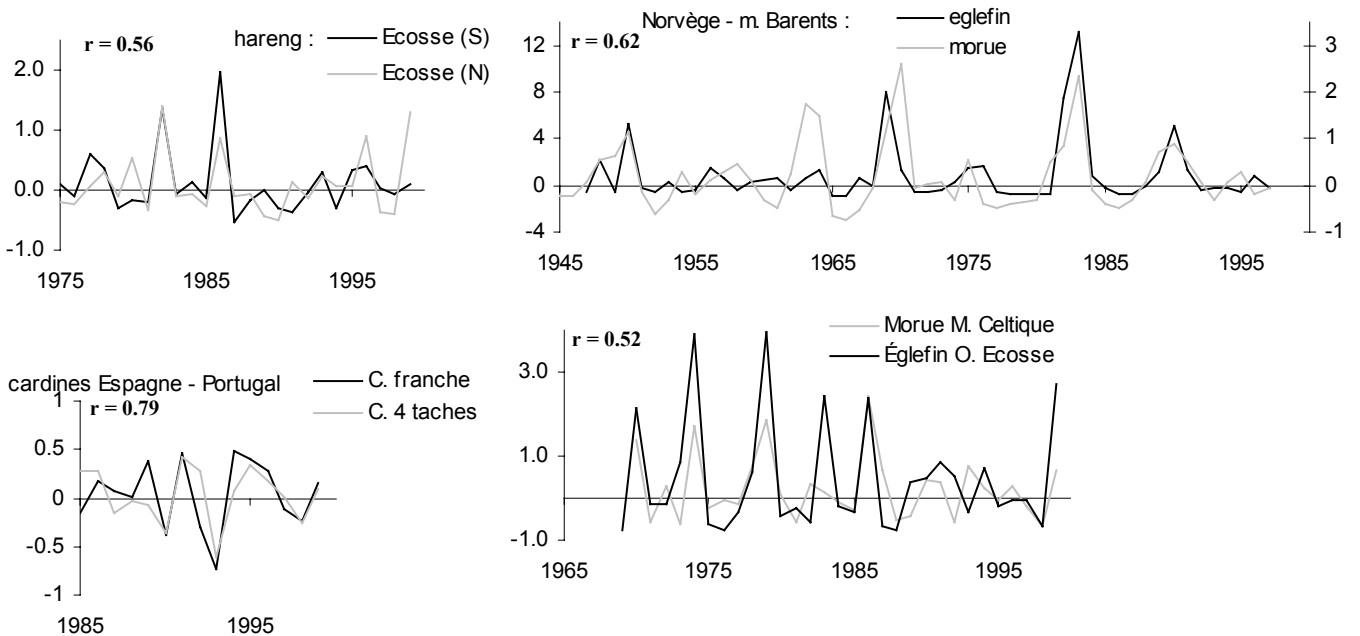


Figure III.4 : Exemples de synchronismes du recrutement (variations haute fréquence) liés à l'apparition simultanées de classes d'âge extrêmes.

1.4. Discussion

- **Causes possibles des synchronismes**

Ces correspondances dans les variations du recrutement relèvent potentiellement de trois mécanismes :

- 1) le couplage de la dynamique de deux populations du fait d'un échange important d'individus. La délimitation des populations de poissons par le CIEM et leur évaluation reposent sur l'hypothèse, parfois non vérifiée par des méthodes appropriées (marquage, génétique), d'un isolement des stocks de poissons. Il existe cependant des indications de l'existence d'échanges d'individus entre populations. Une partie importante du recrutement de la plie en Manche Est correspondrait par exemple à des individus pondus en mer du Nord (Fox et al., 2000). Le transport des larves lié au vent peut également être responsable d'échanges de larves entre populations, comme dans le cas de la plie du Skagerrak et du Kattegat (Nielsen et al., 1997). L'ampleur de tels phénomènes est assez mal connue. Certains cas de synchronisme mis en évidence apparaissent entre populations d'une même espèce vivant dans des zones voisines (p.ex. la morue en mer Celtique et mer d'Irlande, la morue dans l'Est et l'Ouest de la mer Baltique ou l'églefin en mer du Nord et dans l'Ouest de l'Ecosse). La migration d'un nombre important d'individus (larves ou juvéniles) d'une population vers une autre pourrait expliquer l'apparition de ces cas de synchronisme. On remarque cependant que des synchronismes sont rencontrés également entre populations isolées géographiquement, pour lesquelles aucun échange d'individus n'est possible (p.ex. morue ou plie en mer du Nord et mer d'Irlande). De même, l'échange d'individus entre populations n'est pas un mécanisme susceptible d'expliquer l'apparition de synchronismes entre populations d'espèces différentes.
- 2) des interactions biotiques (influence sur deux populations des variations d'une même population de prédateurs, d'un même parasite). Cette hypothèse de synchronismes causés par des interactions biotiques, comme par exemple l'effet des variations d'abondance d'un prédateur commun à deux populations, ne peut également pas s'appliquer dans le cas de populations isolées ou fortement éloignées, ni dans celui de populations d'espèces différentes.
- 3) l'influence similaire de facteurs environnementaux ayant des variations cohérentes à grande échelle géographique. Dans le cas du recrutement des populations de poissons, les variations interannuelles du recrutement sont dues à la fluctuation des conditions environnementales rencontrées (cf. chapitre II). Certains des facteurs physiques influençant la survie des jeunes stades de vie ont des variations cohérentes à relativement grande échelle. La variabilité des conditions océaniques rencontrées par une population est en grande partie liée à la variabilité atmosphérique, qui relève de phénomènes climatiques à grande échelle. Le mode dominant de la variabilité du système climatique de l'Atlantique Nord, l'Oscillation Nord Atlantique (NAO, voir chapitre VI) a, par exemple, une influence significative sur les variations locales de la température et du régime des vents dans nombreuses zones de l'Atlantique Nord (Hurrell et Dickson, 2004). Les variations climatiques exercent un forçage à grande échelle qui est responsable de l'existence de fortes similitudes dans les variations des conditions environnementales sur de vastes étendues géographiques. Par exemple, les variations de la température de surface de l'eau dans les

zones entourant les îles britanniques (mer du Nord, mer d'Irlande, Manche, mer Celtique) sont fortement corrélées (Fox et al., 2000). De même, l'apparition des hivers particulièrement sévères dans l'ouest de l'Europe, se fait de façon synchrone sur près de 2000 km d'extension (Beukema et al., 1996). La corrélation spatiale des variations de certains facteurs physiques entre zones différentes peut induire la synchronisation des processus biologiques, tels que le déclenchement des blooms de production planctonique dans les lacs (Straile, 2001). Des synchronismes dans les fluctuations des abondances des espèces zooplanctoniques sur de larges zones de l'Atlantique Nord sont également attribuées à l'influence des variations synchrones des conditions hydrographiques locales dues à l'effet d'un forçage climatique à grande échelle (Garrod et Colebrook, 1978). Ainsi les synchronismes de variation du recrutement mis en évidence sont vraisemblablement dus à ces cohérences spatiales dans les variations de l'environnement abiotique et biotique, liées à l'effet d'un forçage climatique à plus grande échelle.

- **Interprétation des différents types de synchronisme**

Les plus fortes corrélations observées correspondent à des covariations étroites du recrutement entre les populations concernées (figure III.3). Ce type de synchronisme est rencontré une trentaine de fois. Des variations aussi semblables suggèrent soit que la nature des mécanismes du déterminisme environnemental du recrutement est très similaire entre les populations, soit que le synchronisme est dû à l'effet simultané de plusieurs mécanismes synchronisateurs (par exemple l'effet de facteurs environnementaux conjugué à l'échange d'individus entre populations). Le premier cas de figure est le plus probable pour des populations de deux espèces différentes vivant dans une même zone qui rencontrent exactement les mêmes conditions environnementales. Le second cas de figure pourrait se produire pour des populations d'une même espèce vivant dans des zones adjacentes. La proximité des deux zones fait que les conditions environnementales y sont très similaires, et la concordance des variations du recrutement peut être renforcée par une connexion entre les deux populations. Dans le cas des populations de morue de mer Celtique et mer d'Irlande, par exemple, la faible différence génétique entre ces deux populations, suggère d'importants échanges entre ces deux populations (Hutchinson et al., 2001), ce qui n'est cependant pas confirmé par les études de marquage (Connolly et Officer, 2001).

Les deux tiers des cas des corrélations significatives relevées sont dus à l'occurrence simultanée de fortes variations du recrutement. Ce type de synchronisme indique que les conditions favorisant l'apparition de fortes classes d'âge sont les mêmes pour les deux populations, mais que les mécanismes de contrôle du recrutement pour les autres années diffèrent. Il est concevable que les conditions propices au succès du recrutement soient similaires pour différentes espèces. Par exemple, deux espèces peuvent avoir des périodes de ponte se recouvrant largement. Le succès de leur recrutement dépend alors de façon comparable de la date de déclenchement du bloom planctonique qui détermine la coïncidence de la présence des larves et de leur nourriture planctonique. De même, une période prolongée de turbulence modérée constituerait également des conditions favorables pour la survie des larves de toutes les espèces. L'apparition de telles conditions relève de l'influence du climat, et peut donc concerner simultanément des zones géographiques différentes. Dans certains cas, les conditions favorisant l'apparition des pics de recrutement correspondent à de fortes anomalies des conditions climatiques. Les hivers particulièrement rudes causent l'apparition de pics de recrutement synchrones pour les populations de bivalves de mer de Wadden (Beukema et al., 2001). Une des explications est que ce froid exceptionnel cause un retard de la migration des prédateurs ce qui favorise la survie d'un

nombre important de jeunes. Ce mécanisme a été également avancé pour expliquer l'apparition des pics de recrutement pour la plie (Van Der Veer et al., 2000b).

2. Analyse de la structure spatiale et spécifique de l'apparition des synchronismes

2.1. Introduction

L'analyse de la relation entre la valeur de la corrélation du recrutement et la distance géographique entre les populations doit apporter des informations sur la nature des facteurs environnementaux responsables des synchronismes (Bjørnstad et Falk, 2001; Koenig, 1999; Myers et al., 1997). Si les synchronismes apparaissent quelque soit la distance qui sépare les populations, les facteurs causant cette synchronie doivent varier à l'échelle globale (p.ex. l'activité solaire). Si la corrélation entre les populations tend à décroître lorsque les populations sont très éloignées, les facteurs synchronisateurs ont probablement une emprise géographique régionale (p. ex. les variations climatiques sur l'Atlantique Nord). Si les cas de synchronismes concernent uniquement des populations vivant dans une même zone, les facteurs intervenants relèvent de particularités hydroclimatiques locales. L'analyse de la structure spatiale des synchronismes est donc entreprise ici, en caractérisant tout d'abord la loi de décroissance de la corrélation du recrutement avec l'augmentation de la distance entre les populations, et en tentant ensuite de mettre en évidence des ensembles de zones géographiques au sein desquelles les synchronismes ont une propension particulière à apparaître.

L'analyse des synchronismes de variation est le plus souvent menée à l'échelle de l'espèce. Il n'est que rarement envisagé que la dynamique de populations d'espèces différentes puisse être influencée de façon similaire par des facteurs externes communs. Afin de tester l'existence de similitudes de réponse entre populations d'espèces différentes, la structure spécifique de l'apparition des synchronismes du recrutement est analysée ici.

2.2. Apparition non aléatoire des synchronismes

Le tableau III.2 présente un résumé de la matrice des corrélations où les cas de synchronismes rencontrés entre populations d'une même espèce, d'une même zone géographique, et les autres cas sont dénombrés. Les corrélations correspondant à des synchronismes n'apparaissent pas de façon aléatoire dans la matrice de corrélation, et sont rencontrées plus fréquemment soit entre populations d'une même espèce, soit vivant dans un même écosystème.

Près d'un tiers des synchronismes est rencontré entre populations d'une même espèce. Parmi ceux-ci, le nombre de synchronismes recensés au sein de chaque espèce est généralement proportionnel au nombre de populations de l'espèce, excepté pour les plies et les lieux noirs pour lesquels les synchronismes sont plus fréquents, et pour la sole pour laquelle les cas de synchronisme sont plus rares.

De même, une trentaine de synchronismes sont relevés entre populations d'une même zone. Les zones où l'on compte le plus de synchronismes sont celles où il y a le plus de populations (comme la mer Baltique ou la mer du Nord). Les synchronismes sont particulièrement fréquents (par rapport au nombre de populations) pour la zone Arctique, et particulièrement rares pour les zones Espagne – Portugal et Golfe de Gascogne.

On remarque également une dissymétrie dans la répartition des synchronismes correspondant à la cohérence des variations interannuelles et des synchronismes dus à l'apparition simultanée de recrutements extrêmes. Les cas de réelle covariation se rencontrent préférentiellement (22 cas sur les 29) soit entre populations d'une même espèce soit entre populations vivant dans une même zone. En revanche, les cas de synchronisme entre populations d'espèces différentes vivant dans des zones différentes sont presque toujours liés à la concomitance de l'apparition des classes d'âge particulières (33 cas sur 40).

Tableau III.2 : Dénombrement des cas de synchronisme par espèce et par zone géographique

| | Nombre de combinaisons possibles | Nombre de synchronismes | Synchronismes de réelle covariation | Synchronismes liés aux recrutements extrêmes |
|-------------------------------------|----------------------------------|-------------------------|-------------------------------------|--|
| Au sein d'une même espèce | | | | |
| Baudroie rousse | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Baudroie commune | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Morue | 45 | 7 | 3 | 4 |
| Eglefin | 15 | 1 | 0 | 1 |
| Merlu | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Hareng | 55 | 7 | 4 | 3 |
| Chinchard | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Cardine franche | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Plie | 15 | 9 | 5 | 4 |
| Lieu noir | 6 | 4 | 0 | 4 |
| Sole | 21 | 1 | 0 | 1 |
| Merlan | 6 | 1 | 1 | 0 |
| total | 168 | 30 | 13 | 17 |
| Au sein d'un même écosystème | | | | |
| Norvège – M. Barents | 6 | 3 | 0 | 3 |
| Mer Baltique | 55 | 9 | 5 | 4 |
| Islande | 6 | 0 | 0 | 0 |
| Féroé | 3 | 1 | 0 | 1 |
| Mer du Nord | 36 | 6 | 3 | 3 |
| Ouest Ecosse | 15 | 3 | 1 | 2 |
| Mer d'Irlande | 10 | 1 | 1 | 0 |
| Manche | 6 | 2 | 1 | 1 |
| Mer Celtique | 15 | 3 | 1 | 2 |
| Golfé de Gascogne | 10 | 0 | 0 | 0 |
| Espagne – Portugal | 21 | 1 | 1 | 0 |
| Total | 183 | 29 | 13 | 16 |
| (dont intra espèce) | (17) | (8) | (4) | (4) |
| Autres cas | 1877 | 40 | 7 | 33 |
| TOTAL | 2211 | 91 | 29 | 62 |

2.3. Structure spatiale

2.3.1 Echelle spatiale des corrélations

- **Modélisation de la relation entre corrélation et distance par des corrélogrammes**

Une première manière d'analyser la structure spatiale d'apparition des synchronismes a consisté à caractériser la décroissance de la corrélation entre les populations avec l'augmentation de la distance qui les sépare. Il existe une multitude de fonctions, ou corrélogrammes, permettant de modéliser cette décroissance (Bjørnstad et Falk, 2001). Myers et al. (1997) ont montré que la décroissance des corrélations du recrutement était généralement bien décrite par un modèle semi-gaussien, de la forme :

$$r(d) = r_0 e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{d}{\beta}\right)^2} \quad (III.2)$$

où $r(d)$ est la valeur du coefficient de corrélation entre deux populations séparées d'une distance d , et r_0 et β les coefficients du modèle. Ce modèle a été ajusté pour les 5 principales espèces.

Une grandeur caractéristique de la structure spatiale des corrélations des populations d'une espèce peut être obtenue en calculant, d'après le corrélogramme, la distance, $d_{\bar{r}}$, pour laquelle la corrélation vaut, \bar{r} (moyenne des corrélations rencontrées entre les populations de l'espèce) (Bjørnstad et al., 1999b).

La relation entre les corrélations des variations du recrutement et la distance entre les populations, ainsi que les corrélogrammes, sont présentés sur la figure III.5. Le modèle semi-gaussien explique convenablement la décroissance des corrélations avec l'augmentation de la distance entre populations pour la morue ($R^2 = 0.42$) et pour la plie ($R^2 = 0.56$). La décroissance est moins nette pour le hareng ($R^2 = 0.28$) pour lequel certaines populations distantes de 2000 km montrent des recrutements assez fortement corrélés. L'échelle spatiale de covariation du recrutement varie entre 670 km et 920 km pour ces trois espèces. Le lien entre corrélation et distance est faible pour la sole, et peu représenté par le modèle ($R^2 = 0.15$). Les variations du recrutement sont faiblement corrélées même entre populations peu distantes. Pour l'églefin, il n'y a pas de relation entre les corrélations entre variations du recrutement et la distance entre les populations.

- **Recherche de synchronies pan-atlantiques**

Les travaux de Templeman (1972) et de Garrod et Colebrook (1978) suggèrent l'existence de corrélations du recrutement à l'échelle du bassin Nord Atlantique, et concluent à l'existence d'un forçage du recrutement par des facteurs variant à grande échelle géographique.

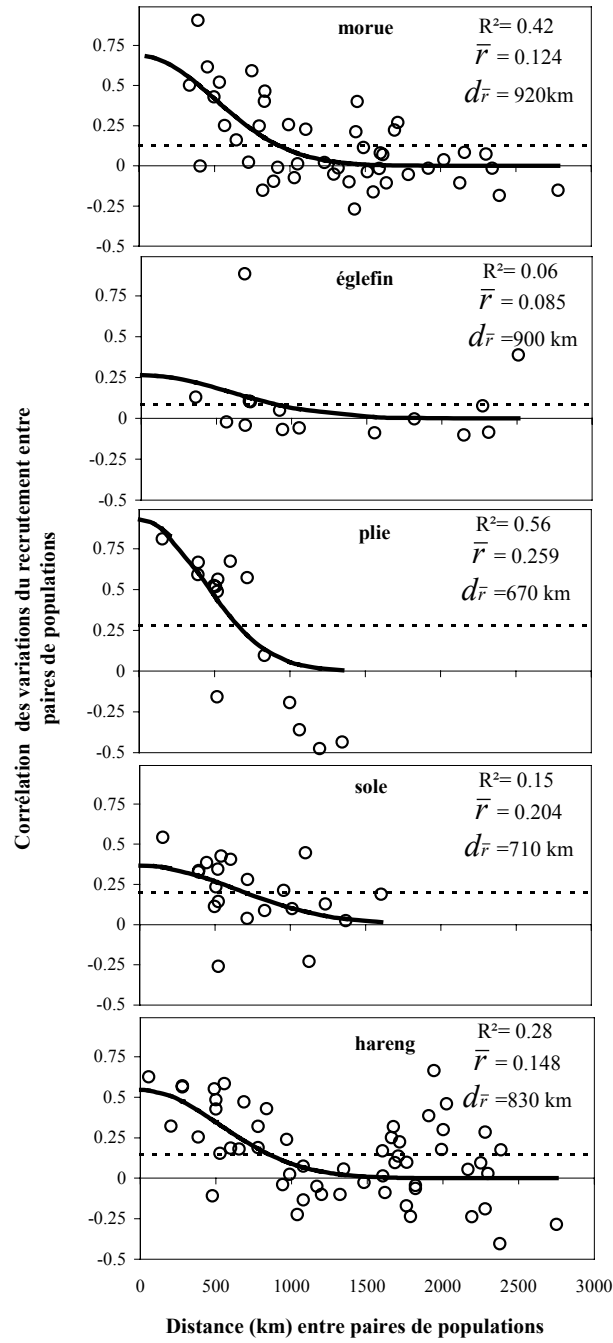


Figure III.5 : Relation entre la corrélation des variations du recrutement et la distance entre paires de populations pour les 5 principales espèces, et corrélogrammes (modèle semi-gaussien). La ligne horizontale pointillée représente la valeur de la corrélation moyenne entre les populations de l'espèce, \bar{r} , et $d_{\bar{r}}$ est la distance pour laquelle la valeur du corrélogramme vaut \bar{r} .

On a voulu analyser les corrélations du recrutement entre populations d'une espèce à l'échelle de la totalité de l'Atlantique Nord afin de tester l'existence de synchronismes pan-océaniques. Le but était également de voir si un changement de l'échelle spatiale d'analyse – passer de l'échelle du Nord-Est Atlantique à celle de tout l'Atlantique Nord – modifiait l'échelle spatiale caractéristique des corrélations du recrutement entre populations d'une même espèce, $d_{\bar{r}}$.

Parmi les espèces présentes à la fois sur la bordure Est et sur la bordure Ouest de l'Atlantique, la morue est celle pour laquelle les populations sont les plus nombreuses. Les séries de recrutement des 9 populations de la côte américaine ont été obtenues depuis la base de donnée de R.A Myers¹. La recherche des cas de synchronismes a donc été menée pour les 19 populations (10 Atlantique Nord-Est et 9 Atlantique Nord-Ouest) de morue et l'échelle spatiale de corrélation du recrutement pour cette espèce a été calculée comme précédemment par l'ajustement d'un corrélogramme (figure III.6).

Plusieurs cas de synchronisme sont trouvés entre les populations de morues des côtes américaines (plateau de la Nouvelle Ecosse, Sud de Terre-neuve et golfe du Saint Laurent). En revanche, aucune corrélation significative n'apparaît entre les populations de l'ouest et l'est de l'Atlantique. L'ajustement du corrélogramme est un peu moins bon que pour les populations d'Atlantique Nord-Est seules ($R^2 = 0.32$). Le schéma de décroissance des corrélations en fonction de la distance entre populations est similaire à celui observé pour les populations du Nord-Est Atlantique. L'échelle spatiale de covariation du recrutement donnée par le modèle est de 1140 km. Il n'y a donc pas d'indication de synchronisme de variation du recrutement à large échelle pour la morue. Sur la côte Ouest, comme sur la côte Est, les synchronismes se rencontrent surtout entre populations situées à proximité les unes des autres.

- **Echelle spatiale des variations de la température de surface de la mer**

Les synchronismes relèvent, selon l'effet Moran, de l'influence de facteurs dont les variations sont spatialement corrélées. Des facteurs climatiques, tels que la température, les précipitations, ou l'intensité et la direction des vents, montrent de fortes cohérences de variation sur de larges échelles spatiales (Koenig, 2002). On a voulu comparer l'échelle caractéristique des variations d'un de ces facteurs, la température de surface de la mer, avec celle des corrélations du recrutement. Les données de température utilisées pour cela sont décrites dans la première partie du chapitre V. Pour chaque paire de carrés géographiques du jeu de donnée, la corrélation entre les variations de la moyenne annuelle de la température a été calculée. La relation entre la valeur de ces corrélations et la distance géographique entre les carrés est également représentée à l'aide d'un corrélogramme (figure III.7).

Les variations de température montrent de fortes corrélations entre zones spatialement proches. La distance caractéristique de cette décroissance, obtenue par l'ajustement d'un corrélogramme semi-gaussien est de 1310 km. Un schéma de décroissance de la corrélation avec la distance comparable est observé pour les températures de la façade Ouest de l'Atlantique (Myers et al., 1995b). L'échelle spatiale de corrélation de la température de surface dans l'Atlantique Nord-Est est donc légèrement supérieure à celle trouvée pour le recrutement des populations de poissons.

¹ <http://www.mathstat.dal.ca/~myers/welcome.html>

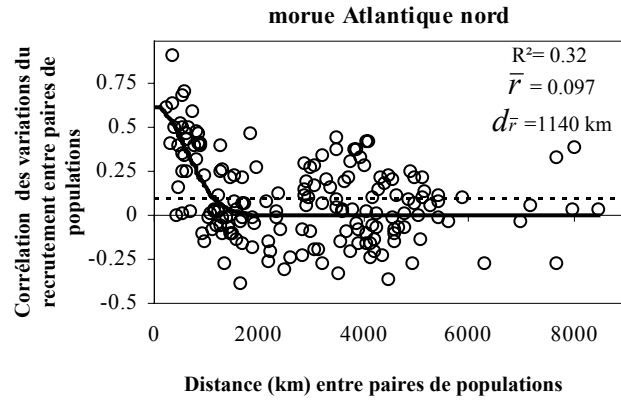


Figure III.6 : Relation entre la corrélation des variations du recrutement et la distance entre paires de populations pour l'ensemble des populations de morues d'Atlantique Nord.

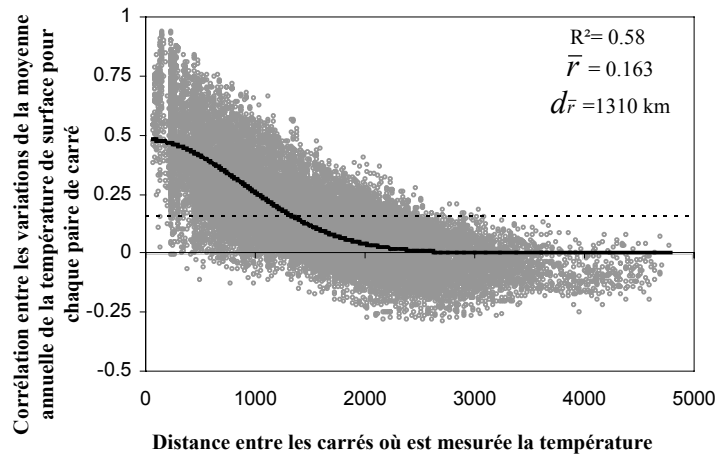


Figure III.7 : Relation entre la corrélation des variations des moyennes annuelles de la température de surface et la distance des carrés dans lesquels cette température est mesurée.

2.3.2 Répartition spatiale des cas de synchronisme

La figure III.8 montre la répartition des cas de synchronisme entre les différentes zones. Pour chaque paire de zone, la taille du disque est proportionnelle au nombre de synchronisme apparaissant entre populations de ces zones. La proportion de surface noire et blanche indique les proportions respectives des synchronismes dus à la cooccurrence des recrutements extrêmes et des synchronismes dus à de réelles covariations.

La majorité des synchronismes apparaissent au sein de deux ensembles de zones. Le principal ensemble géographique est constitué par les zones entourant les îles britanniques (mer du Nord, la zone Ouest Ecosse, la mer d'Irlande, la Manche et la mer Celtique). Le reste des cas de synchronisme apparaît entre populations des zones Norvège – mer de Barents, et mer Baltique. Les cas de synchronisme entre populations de ces deux groupes sont assez rares, et correspondent surtout à des synchronismes dus à l'apparition de recrutements extrêmes simultanés. Les populations des autres zones (Islande, Féroé, Golfe de Gascogne, Espagne-Portugal) présentent peu de cas de synchronisme, même avec des populations des zones contiguës.

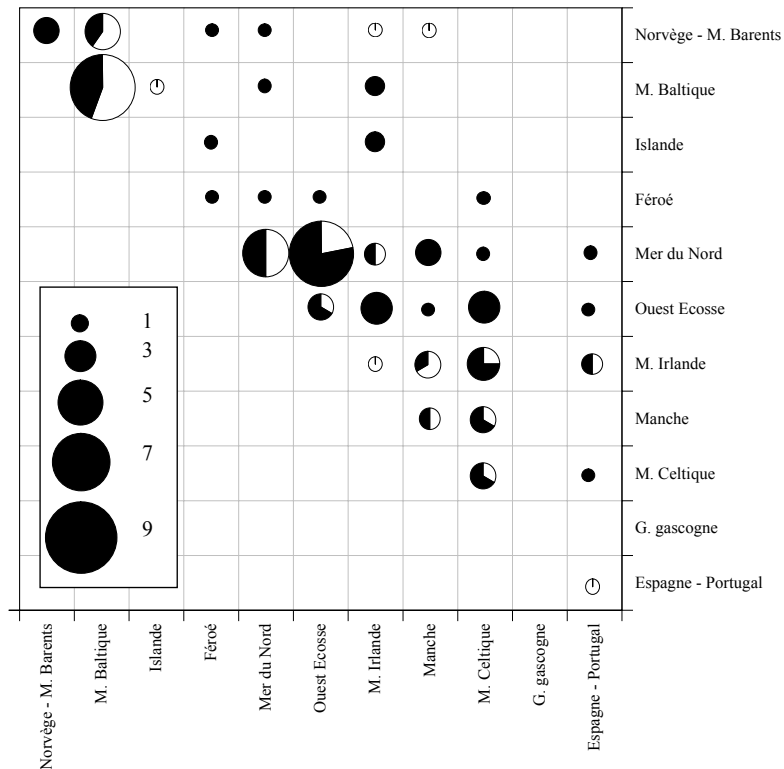


Figure III.8 : Répartition des cas de synchronisme entre zones géographiques. Le diamètre des disques est proportionnel au nombre de synchronismes. Les portions noires et blanches des disques correspondent respectivement à la proportion de synchronismes dus à la concomitance des recrutements extrêmes et à celle des synchronismes dus à une réelle covariation interannuelle.

2.4. Structure spécifique

La figure III.9 montre la répartition des cas de synchronisme du tableau III.1 entre populations des différentes espèces. Comme il a déjà été montré plus haut, une partie importante des synchronismes d'une espèce apparaissent entre populations de cette espèce. C'est par exemple le cas pour la morue, le hareng, la plie et le lieu noir. Certaines espèces, comme le merlu, les baudroies, les cardines ou la sardine présentent peu, ou pas, de cas de synchronisme.

Pour plusieurs espèces cependant, un nombre important de synchronismes se produisent avec des populations d'autres espèces. Pour la morue, par exemple, neuf cas de synchronisme sont rencontrés avec les autres espèces de gadidés (6 avec l'églefin et 3 avec le merlan, mais un seul avec le lieu noir). La plupart des synchronismes concernant des populations de merlan se produisent avec des populations de morues, ou d'églefin. Le lieu noir montre peu de relation avec les trois autres espèces de gadidés, et présente surtout des synchronismes intra-spécifiques. En dehors des cas de synchronisme intra-spécifique, les populations de harengs présentent de nombreux synchronismes avec les populations de morues (notamment entre les populations de harengs de la Baltique et la morue de Norvège) et avec le sprat (en mer Baltique). Les populations de plies montrent peu d'associations avec les autres espèces, sauf l'églefin et la morue.

Les synchronismes entre populations d'espèces différentes se produisent généralement entre populations d'une même zone géographique (morue et églefin dans les zones Norvège – mer de Barents, Féroé, Ouest Ecosse, merlan et églefin dans les zones Ouest Ecosse et mer du Nord, hareng et sprat en mer Baltique, morue, lançon et plie en mer du Nord), plus qu'entre populations de zones différentes (hareng et sprat de mer Baltique et morue de Norvège).

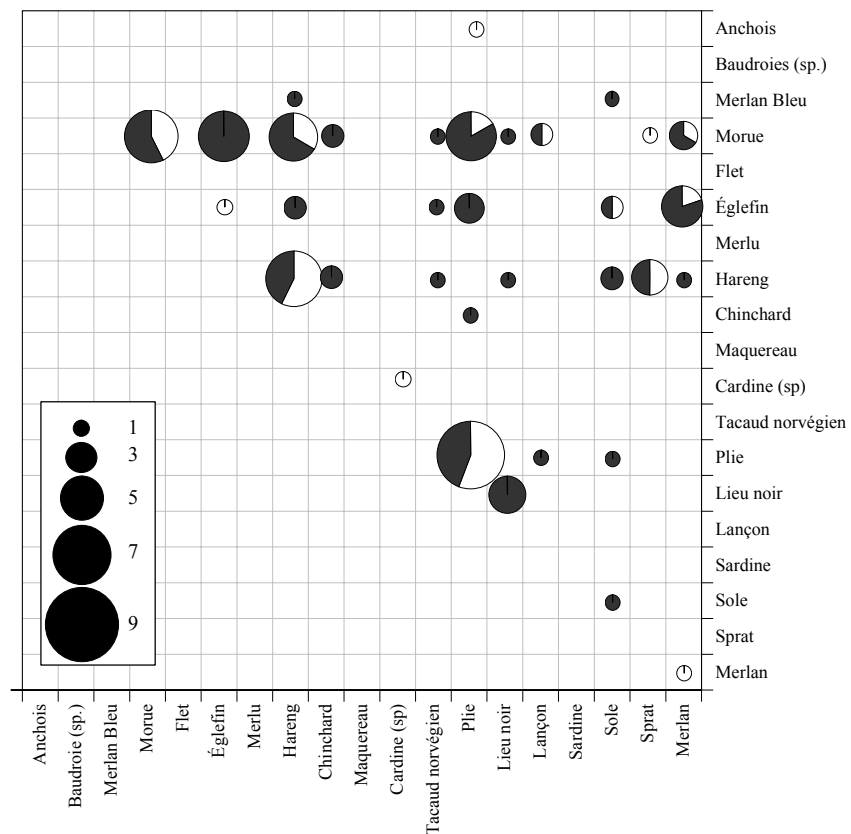


Figure III.9 : Répartition des cas de synchronisme entre les différentes espèces . Les figurés sont les mêmes que pour la Figure III.8.

2.5. Groupes de populations synchrones

Une classification hiérarchique des populations a été réalisée afin d'analyser simultanément les caractéristiques spatiales et spécifiques de la structure d'apparition des synchronismes du recrutement entre les populations. Du fait de l'hétérogénéité des longueurs des séries considérées, la classification hiérarchique a porté non pas sur une matrice de distance, comme c'est classiquement le cas, mais sur une matrice de similarité entre les populations : la matrice de corrélation. A chaque étape de la construction de l'arbre, les groupes les plus proches (plus faible la moyenne des corrélations entre les populations de ces deux groupes) sont rapprochés. Les populations sont ainsi regroupées dans l'arbre en fonction de la similitude des variations de leur recrutement. Dans la matrice des corrélations des 67 populations, un certain nombre de fortes corrélations sont non significatives, ne correspondant pas à une réelle similitude de variation du recrutement entre les populations. Afin que la construction de l'arbre soit le moins possible influencée par ces fausses corrélations, l'analyse a été restreinte aux 50 populations qui présentaient au moins un cas de synchronisme (bas du tableau III.1).

L'arbre peut être coupé pour former cinq groupes de populations (figure III.10) au sein desquels la corrélation moyenne est d'au moins $\bar{r} = 0.27$. Le premier groupe ($\bar{r} = 0.27$), rassemble les populations de hareng de l'ensemble des zones entourant les îles britanniques (mer Celtique, mer d'Irlande, Nord et Sud de l'Ecosse, et mer du Nord). Des populations de gadidés (morue, merlan et églefin) composent l'autre sous-ensemble du groupe (1), faiblement corrélé au groupe des harengs. Le second groupe ($\bar{r} = 0.34$) est composé des populations de gadidés (morue, merlan et églefin) et des plies des mêmes zones que les harengs du groupe (1). Au sein de ce groupe (2), un sous-groupe constitué de l'ensemble des populations de plies s'individualise. Un second sous-groupe, assez corrélé à celui des plies, est formé des populations de morue de mer du Nord et d'Ecosse, de lançon de mer du Nord. Les populations de morue de mer Celtique et de mer d'Irlande et de merlan de mer d'Irlande, d'une part, et les populations de merlan et d'églefin de mer du Nord et d'Ecosse, d'autre part, constituent les deux autres sous-groupes du groupe (2). Les autres groupes sont plus hétérogènes dans leur composition spécifique et dans la position géographique de leurs populations. Le groupe (3) rassemble dans un premier sous-groupe 3 des 4 populations de hareng, et la population de sprat de la mer Baltique, ainsi que la morue et l'églefin de la zone Norvège – mer de Barents. L'autre partie du groupe (3) est constituée de populations de zones aussi diverses que l'Islande et la mer Baltique (hareng), la mer du Nord (tacaud norvégien) et la mer d'Irlande (sole) que de la zone Espagne – Portugal (cardines). Le groupe (4) est composé d'un côté par les populations de morue de mer Baltique, et de l'autre par les populations de sole de mer du Nord et de Manche. Le groupe (5) rassemble les 4 populations de lieu noir ainsi que la population de sole du Kattegat et le hareng de Norvège.

Les synchronismes apparaissent donc principalement au sein de groupes de populations qui sont avant tout structurés par leur composition spécifique, mais également par la position géographique des populations. La principale région d'apparition des synchronismes est formée des zones situées autour des îles britanniques. Les groupes de populations y sont

assez spécifiques, les populations de hareng formant un groupe distinct de deux sous-groupes assez proches, les plies et les gadidés (morue-merlan-églefin).

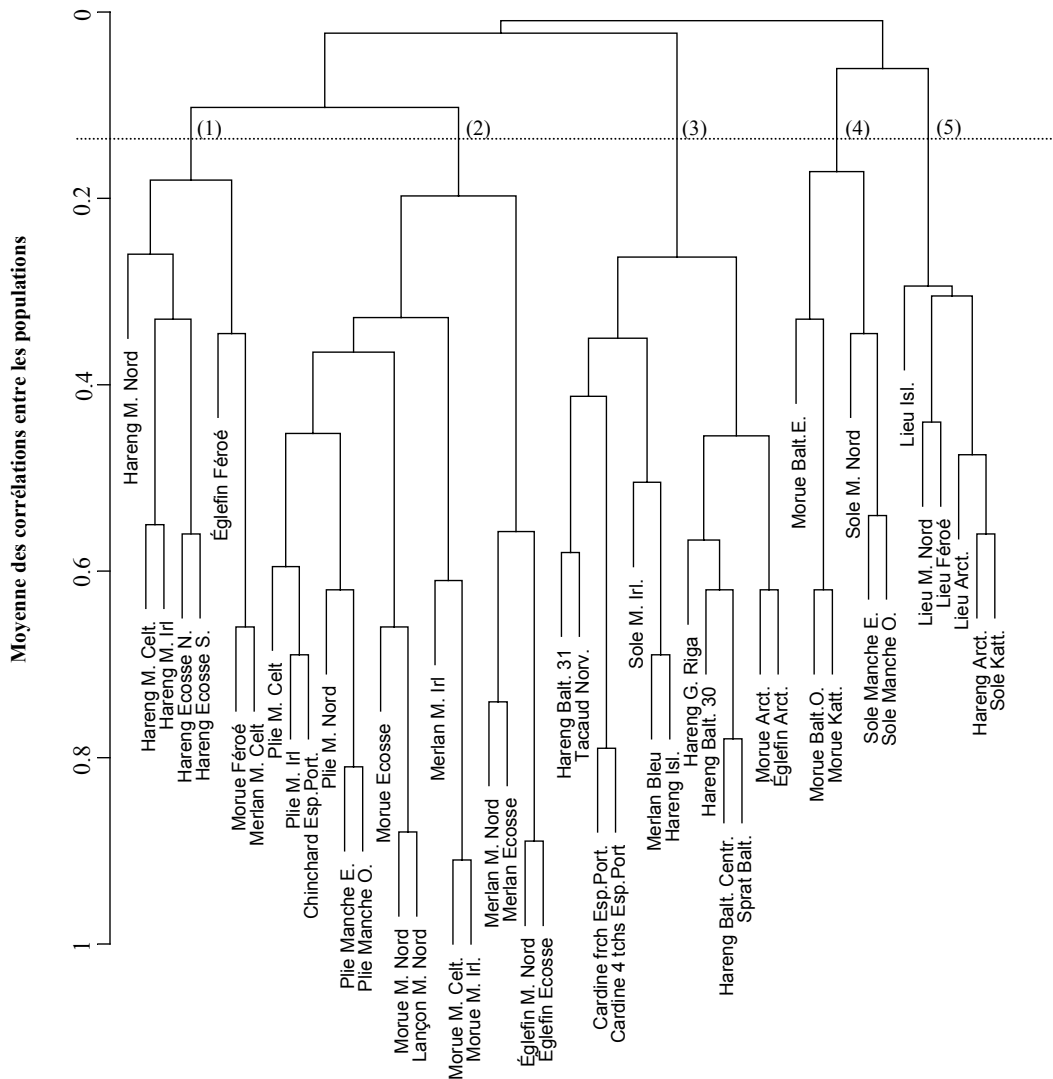


Figure III.10 : Arbre de la classification hiérarchique des 50 populations qui présentent au moins un cas de synchronisme, réalisé à partir de la matrice des corrélations entre les variations à haute fréquence de leur recrutement.

2.6. Discussion

- **Des phénomènes à échelle locale**

Les premières analyses des similitudes de variations du recrutement avaient mis en évidence des corrélations à large échelle, concernant parfois des populations vivant sur les bordures opposées des bassins océaniques (Garrod et Colebrook, 1978; Koslow, 1984; Templeman, 1972). Pour Garrod et Colebrook (1978) "*les variations similaires entre populations de plancton et de poissons sont contemporaines et interviennent à des échelles géographiques telles qu'elles sont sans doute le fait de facteurs forçant à l'échelle Nord atlantique plutôt que de régimes climatiques locaux*". Des études plus récentes contredisent ces résultats en montrant que les premières études, ne prenant pas en compte de l'influence des autocorrélations et de la présence de tendances dans les séries du recrutement, surestimaient les coefficients de corrélation et le nombre de corrélations significatives dans la matrice (Cohen et al., 1991; Thompson et Page, 1989). Lorsque des méthodes statistiques sont adoptées pour tenir compte des autocorrélations, comme c'est le cas ici, les synchronismes du recrutement apparaissent à des échelles plus locales, principalement entre populations vivant dans une même zone ou dans des zones proches (Cohen et al., 1991; Hollowed et al., 1987), et jamais entre populations vivant sur les façades opposées de l'Atlantique Nord (Myers et al., 1995a).

L'existence de synchronismes de variation du recrutement n'avait jamais été recherchée pour un nombre aussi important de populations et avec une telle diversité d'espèces pour l'Atlantique Nord-Est que dans le cas présent. Les résultats obtenus ici donnent une vision de l'échelle spatiale des corrélations du recrutement qui est cohérente avec les études les plus récentes. Les cas de synchronismes caractérisés apparaissent surtout entre populations vivant dans une même zone ou dans des zones contiguës (tableau III.2, figure III.8). On montre également dans le cas de la morue, qu'il n'y a pas d'indication de synchronisme du recrutement pan-océanique (figure III.6).

Les variations du système climatique de l'Atlantique Nord relèvent de mécanismes qui se produisent à large échelle (modification de l'intensité et de la position des grands centres de pression). L'effet de ces variations sur les conditions climatiques locales, et donc sur les conditions océanographiques, diffère selon la région considérée. L'influence de la NAO sur le climat local, par exemple, varie entre zones différentes de l'Atlantique Nord mais présente également une certaine homogénéité à moyenne échelle (voir chapitre V). Cette homogénéité à moyenne échelle explique l'existence d'une certaine cohérence des variations des facteurs climatiques à échelle locale. On a déterminé ici l'échelle spatiale de cette cohérence pour les variations de la température de surface de la mer en modélisant la décroissance de la corrélation en fonction de la distance entre les points de mesure. L'échelle spatiale de corrélation du recrutement, pour les espèces pour lesquelles elle a pu être déterminée, est légèrement inférieure à celle de la température et du même ordre de grandeur (figure III.5). Cette cohérence des échelles spatiales de variation du recrutement et de celle de la température suggère que les synchronismes du recrutement sont dus à l'effet de certains facteurs dont les variations sont liées à l'influence du climat.

- **Des phénomènes apparaissant au sein de grandes régions**

Les cas de synchronisme ne se produisent pas de façon aléatoire dans l'espace, mais apparaissent préférentiellement au sein de certains groupes d'écosystèmes. La classification hiérarchique montre bien une ségrégation entre les zones du Sud (groupes 1 et 2) et les zones du Nord (groupes 3 à 5). Pour plusieurs espèces, ou groupes d'espèces, les similitudes de variation du recrutement sont très fortes entre populations des zones entourant les îles britanniques (figure III.8). Dans une moindre mesure, la mer Baltique et la mer de Barents constituent également une région au sein de laquelle les synchronismes sont fréquents.

Pour la morue dans l'Atlantique Nord Ouest, deux groupes de populations au sein desquels les variations du recrutement se font en synchronie ont également été décrits (Cohen et al., 1991) : au nord les populations situées entre le Groenland et Terre-neuve, au Sud, celles du golfe du Saint Laurent et du Sud de la Nouvelle Ecosse. Ces deux régions seraient toutes deux sous l'influence d'un forçage particulier des conditions environnementales, responsable des corrélations du recrutement entre populations voisines : la variabilité du courant du Labrador pour le groupe du nord, et celle du débit du Saint Laurent pour le groupe du sud. Ainsi l'apparition de synchronismes groupés au sein de régions distinctes peut être expliquée par l'existence de grandes zones où l'influence du climat, ou d'autres facteurs à grande échelle, sur les conditions océanographiques locales est homogène.

Hollowed et al. (1987) observent également deux grandes régions au sein desquelles se produisent les synchronismes du recrutement pour les populations de poissons du Pacifique Nord-Est. L'existence de ces deux régions est attribuée à l'existence de deux grandes provinces biogéographiques, c'est à dire deux zones se distinguant par des compositions spécifiques différentes : la province boréale Nord s'étendant de l'Alaska à l'Oregon, et la province boréale Sud au large de la Californie. En raison des différences spécifiques entre ces deux provinces, mais des similitudes au sein de chaque province, les populations répondraient différemment aux variations du climat entre province, et de façon homogène au sein de chaque province.

Les variations de la température dans les différentes zones qui entourent les îles britanniques, la principale région où se produisent les cas de synchronismes, montrent une forte homogénéité, déjà décrite par Fox et al. (2000). Les zones mer du Nord, Ouest Ecosse, Manche, mer d'Irlande et mer Celtique constituent en effet un ensemble de zones où les variations annuelles de la température de surface sont particulièrement bien corrélées (figure III.11). Les variations de température dans d'autres zones limitrophes sont également bien corrélées avec ces zones. C'est le cas par exemple entre la mer du Nord et la partie Ouest de la mer Baltique et entre la mer Celtique et le golfe de Gascogne. Les synchronismes sont pourtant rares entre populations de ces zones. La corrélation des variations de la température ne suffit pas toujours pour que des synchronismes du recrutement apparaissent. L'hypothèse de Hollowed, d'une influence de la biogéographie des espèces peut également être envisagée. Dans l'Atlantique Nord-Est, la zone de transition biogéographique majeure correspond au Golfe de Gascogne. La zone autour des îles britanniques correspond à la limite sud de répartition de plusieurs des espèces qui montrent des synchronismes, notamment les gadidés et le hareng (figure IV.5). Or il est établi pour la morue (et voir chapitre IV) que les populations situées au sud de l'aire de répartition de l'espèce ont un recrutement négativement corrélé aux variations de la température (Planque et Frédou, 1999). L'existence de régions propices aux synchronismes

pourrait donc résulter du recoupement entre de zones de cohérence des variations des conditions environnementales, et de zones où l'affinité des populations pour certains facteurs de l'environnement est similaire du fait de l'homogénéité de leur composition spécifique.

| | Mer de Barents | Mer de Norvège | Mer Baltique Est | Islande | Féroé | Mer Baltique Ouest | Mer du Nord | Manche | Mer d'Irlande | ouest Ecosse | Mer Celtique | Golfe de Gascogne | Espagne-Portugal |
|--------------------|----------------|----------------|------------------|---------|-------|--------------------|-------------|--------|---------------|--------------|--------------|-------------------|------------------|
| Mer de Norvège | 0.59 | | | | | | | | | | | | |
| Mer Baltique Est | 0.27 | 0.47 | | | | | | | | | | | |
| Islande | 0.06 | 0.26 | 0.16 | | | | | | | | | | |
| Féroé | 0.13 | 0.34 | 0.27 | 0.59 | | | | | | | | | |
| Mer Baltique Ouest | 0.27 | 0.35 | 0.65 | -0.03 | 0.19 | | | | | | | | |
| Mer du Nord | 0.26 | 0.45 | 0.54 | 0.15 | 0.40 | 0.84 | | | | | | | |
| Manche | 0.18 | 0.15 | 0.28 | 0.00 | 0.12 | 0.56 | 0.68 | | | | | | |
| Mer d'Irlande | 0.13 | 0.20 | 0.33 | 0.04 | 0.20 | 0.55 | 0.68 | 0.68 | | | | | |
| ouest Ecosse | -0.02 | 0.13 | 0.31 | 0.31 | 0.56 | 0.39 | 0.61 | 0.47 | 0.57 | | | | |
| Mer Celtique | -0.01 | -0.15 | 0.09 | 0.05 | 0.15 | 0.23 | 0.37 | 0.58 | 0.53 | 0.62 | | | |
| Golfe de Gascogne | 0.03 | 0.05 | 0.23 | 0.05 | 0.14 | 0.42 | 0.48 | 0.67 | 0.49 | 0.42 | 0.56 | | |
| Espagne-Portugal | -0.08 | -0.09 | 0.00 | 0.00 | 0.04 | 0.18 | 0.25 | 0.45 | 0.35 | 0.32 | 0.50 | 0.63 | |

Figure III.11 : Matrice des corrélations entre les variations des moyennes annuelles de la température de surface dans les différentes zones de l'Atlantique Nord-Est.

• **Des pics de recrutement synchrones sur de larges échelles géographiques**

La plupart des cas de synchronisme se produisant entre populations éloignées correspondent à l'apparition synchrones de pics de recrutement. D'après Beamish (1993) et Hollowed et Wooste, (1992), la concomitance des fortes classes d'âge pour les populations du Pacifique Nord-Est résulte de l'apparition à large échelle de situations océanographiques anormales, associées à l'apparition du phénomène El Niño. Dans l'Atlantique Nord-Est, de telles anomalies se produisent également, comme l'illustre la forte anomalie négative de la NAO survenue en 1996 (figure V.4). Une telle anomalie climatique se traduit par l'apparition d'un hiver particulièrement rigoureux sur l'Europe. Ce type de conditions favorise l'apparition de classes d'âge exceptionnelles pour la plie en mer de Wadden (Van Der Veer et al., 2000b). La classe d'âge 1996 a été exceptionnelle pour de nombreuses populations de plie et de sole vivant entre le sud de la Norvège et la Manche (voir annexe 6) ce qui pourrait s'expliquer par une influence similaire du froid sur ces autres populations. Pour certaines populations de soles, la classe d'âge de l'année précédente, 1995, est particulièrement faible. D'après Rijnsdorp et al. (1992), les hivers froids seraient responsables d'une forte mortalité des jeunes soles de la classe d'âge 1. Ce lien entre l'apparition de recrutements extrêmes pour les classes d'âge 1995 et 1996 et les basses températures liées à l'anomalie de la NAO de 1996 n'est cependant pas généralisable, puisque d'autres années où un grand nombre de populations ont eu simultanément des pics

de recrutement (1979, 1983, 1991 et 1996) ou de très mauvais recrutements (1987) ne correspondent pas à des anomalies marquées de la NAO.

- ***Dimension spécifique des corrélations du recrutement***

Dans l'arbre de la classification hiérarchique (figure III.10), les populations sont souvent regroupées par espèce (hareng, plie, morue) ou par groupes d'espèces phylogénétiquement proches (églefin-merlan-morue). Dans les études précédentes des résultats similaires avaient été obtenus. L'influence commune sur les mécanismes du recrutement de populations différentes des fluctuations des conditions environnementales, responsable de l'apparition des synchronismes, est donc favorisée par la similitude des caractéristiques de la reproduction entre populations. Deux populations voisines d'une même espèce doivent avoir la même affinité pour certains facteurs environnementaux, telle que la température, et être influencées de façon similaire par les variations de ces facteurs.

Les études précédentes ont trouvé des variations de recrutement opposées entre les populations de démersaux et celles des harengs (Hollowed et al., 1987; Koslow, 1984). Ces corrélations négatives étaient attribuées à l'effet d'interactions biologiques négatives (prédation des pélagiques sur les œufs de démersaux, prédation des démersaux sur les juvéniles de pélagiques). Dans le cas des populations du Nord-Est Atlantique, cette opposition entre les variations du recrutement des pélagiques et des démersaux est très peu observée, pélagiques et démersaux montrant même souvent des variations du recrutement synchrones (lançon, plie et morue en mer du Nord, tacaud Norvégien et églefin en mer du Nord ou hareng et églefin dans la zone arctique). Les facteurs de l'environnement peuvent donc aussi exercer un contrôle similaire sur des populations ayant des modes de reproduction et des caractéristiques écologiques différentes.

Les populations de certaines espèces, comme les baudroies, le merlu ou le maquereau, ne présentent cependant jamais de synchronisme avec d'autres populations, de même espèce ou d'espèce différente. Les mécanismes qui déterminent la force du recrutement de ces espèces sont probablement affectés différemment par les variations des conditions environnementales que pour les autres espèces.

3. Conclusion du chapitre III

Un grand nombre de cas de synchronisme est recensé parmi les populations de poissons du Nord-Est Atlantique. Le fait que ces synchronismes apparaissent soit entre populations isolées géographiquement les unes des autres, soit appartenant à des espèces différentes suggère que le mécanisme responsable est l'effet Moran, intra et interspécifique. Il existe donc des communautés de réponse des populations aux variations des conditions environnementales. Malgré la complexité des mécanismes qui participent du déterminisme du recrutement, et la diversité des facteurs potentiellement influant sur ces mécanismes, il existe des facteurs physiques qui peuvent exercer un contrôle de ces mécanismes communs sur des populations différentes et induire la synchronisation de leurs variations.

L'échelle spatiale de corrélation de ces facteurs synchronisateurs doit être proche, et légèrement supérieure à celle des corrélations du recrutement (Koenig, 1999; Koenig, 2002). Les facteurs climatiques présentent typiquement des variations cohérentes sur des vastes étendues géographiques. L'échelle spatiale de cette cohérence de variation pour un de ces facteurs, la température, correspond à l'échelle caractéristique des synchronismes du recrutement des populations de poissons. Les synchronismes mis en évidence peuvent donc résulter de l'influence du climat, homogène sur de vastes zones, sur les conditions océanologiques rencontrées par les populations.

Des populations rencontrant des conditions environnementales similaires montrent plus fréquemment des similitudes de variation de leur recrutement si elles sont de même espèce. La sensibilité des mécanismes du recrutement aux facteurs de l'environnement dépend donc en partie des caractéristiques de la reproduction et du développement des jeunes stades de vie, propres à chaque espèce. Entre populations d'espèces différentes la similitude de variation du recrutement se caractérise le plus souvent par l'apparition concomitante des pics de recrutement. Les conditions qui favorisent l'apparition de ces recrutements particuliers peuvent donc être identiques pour des populations différentes. Ces conditions peuvent également se produire simultanément dans des zones géographiques parfois assez distantes.

Chapitre IV :

Analyse des Déterminants de la Variabilité du Recrutement

Introduction

Dans le chapitre II se rapportant aux concepts, il apparaît que la variabilité du recrutement est liée à l'influence de l'environnement sur le taux de survie des premiers stades de vie. La variabilité¹ du recrutement apparaît de plus dépendre de l'importance qu'a cette influence environnementale sur les mécanismes du recrutement, par rapport à d'autres facteurs comme les facteurs densité-dépendants. Analyser les différences de variabilité du recrutement des populations permet donc d'étudier les facteurs qui déterminent le degré de dépendance du recrutement aux conditions environnementales. Les variations basse fréquence du recrutement peuvent être liées à d'autres influences que celle de l'environnement. Les variations interannuelles sont plus directement liées à l'effet des fluctuations environnementales. La variabilité de cette composante des variations du recrutement sera donc analysée dans ce chapitre.

L'influence de l'environnement sur le recrutement peut varier entre les populations selon l'amplitude des fluctuations des conditions environnementales qu'elles rencontrent. Une population vivant dans un environnement dont les caractéristiques changent fortement d'une année à l'autre est susceptible d'avoir un recrutement plus perturbé par cette variabilité environnementale qu'une population rencontrant chaque année des conditions peu différentes. Afin de tester cette hypothèse, le lien entre la variabilité du recrutement et la variabilité des conditions environnementales rencontrées par les populations est exploré.

Le recrutement de populations différentes peut également être affecté différemment par des conditions environnementales identiques. Pour certaines populations, les variations des conditions environnementales représenteraient une perturbation plus forte que pour d'autres. Ainsi, la variabilité du recrutement pourrait dépendre du degré de sensibilité des individus, au cours des différents processus du recrutement, aux caractéristiques de l'environnement rencontré.

Il est d'abord envisagé que la sensibilité du recrutement à l'influence de l'environnement puisse être déterminée par les caractéristiques du cycle de reproduction des espèces. Certains types de cycles conduiraient à des mécanismes du recrutement plus directement sensibles aux conditions environnementales. Cette éventualité sera testée par la comparaison des niveaux de variabilité du recrutement observés pour les différentes espèces.

Selon l'endroit où elles vivent, les populations peuvent rencontrer des conditions auxquelles elles sont plus ou moins adaptées. Une population adaptée à son milieu de vie pourra être faiblement sensible aux variations des caractéristiques de ce milieu. Une population moins adaptée aux conditions qu'elle expérimente sera plus fortement affectée par les variations de ces conditions. On regardera donc le lien entre la variabilité du recrutement et l'adaptation des populations à leur environnement, qui sera décrite par la position des populations par rapport aux limites des aires de répartition géographique des espèces.

¹ On rappelle que le terme *variabilité* désigne ici « la grandeur qui mesure l'ampleur des variations d'un caractère ».

Enfin, l'exploitation des populations par la pêche perturbe la dynamique des populations et pourrait modifier la sensibilité du recrutement aux facteurs environnementaux. On a donc cherché à voir s'il existait un lien entre la variabilité du recrutement des populations et l'intensité de la pression de pêche que celles-ci avaient supporté.

Le contenu de ce chapitre a fait l'objet d'une publication parue sous la référence :

BRUNEL, T., and J. BOUCHER. 2006.

Pattern of recruitment variability in the geographical range of the exploited northeast Atlantic fish species.

Journal of Sea Research, **55** : 156-168.

Définition de la variabilité haute fréquence du recrutement

Les variations haute fréquence du recrutement ont été obtenues par la méthode des différences premières qui consiste à prendre pour valeur de la série à l'année t la différence des valeurs de la série d'origine entre les années $t+1$ et t , soit :

$$\Delta \log R_t = \log R_{t+1} - \log R_t \quad (IV.1)$$

où les $\Delta \log R_t$ sont les éléments de la série de différences premières, et R_t le nombre de recrues produites l'année t .

La mesure de la variabilité à haute fréquence du recrutement, notée $var_{hf}(R)$, a été définie comme l'écart type de la série des différences premières, soit :

$$var_{hf}(R) = \sqrt{\frac{\sum_{i=y+1}^{y+N-1} (\Delta \log R_i - \overline{\Delta \log R_i})^2}{N-1}} \quad (IV.2)$$

où N désigne la longueur de la série chronologique du recrutement, et y , l'année initiale de la série. La transformation logarithmique du nombre de recrues a été utilisée afin d'atténuer l'influence des pics de recrutement sur le calcul de la variabilité et pour obtenir un indice de variabilité indépendant du niveau moyen de recrutement de la série¹.

¹ En effet, $\log \alpha R_{t+1} - \log \alpha R_t = \log \alpha + \log R_{t+1} - \log \alpha - \log R_t = \log R_{t+1} - \log R_t$,
i.e. $\Delta \log \alpha R_t = \Delta \log R_t$
donc $var_{hf}(R_t) = var_{hf}(\alpha R_t)$

1. Influence de la variabilité des conditions environnementales sur la variabilité du recrutement

1.1. Introduction

Du détroit de Gibraltar jusqu'au Spitzberg, les populations de poissons considérées dans ce travail fréquentent des zones où la variabilité des conditions environnementales correspond à des réalités différentes et est régie par des phénomènes différents. Il est notamment probable qu'en fonction de leurs caractéristiques géographiques, différentes zones présentent des environnements de variabilité différente. Cette variabilité du milieu plus ou moins forte est un facteur potentiel d'explication des différences d'influence de l'environnement sur le recrutement des populations. Des populations vivant dans un milieu présentant une forte variabilité risquent d'avoir un recrutement plus largement influencé par les conditions de l'environnement que les populations vivant dans un milieu plus stable.

C'est l'hypothèse qu'ont testé Myers et Pepin (1994) en comparant la variabilité de populations vivant dans des zones de plateau continental à celle de populations vivant sur des bancs isolés au large. Les structures de rétention associées aux bancs du large apparaissent être plus instables et présentant un plus fort risque d'advection des jeunes larves, donc de perte pour le recrutement. Il apparaît pour plusieurs espèces que les populations de ces bancs isolés montrent une variabilité de leur recrutement plus élevée que les populations côtières des zones de plateau continental.

La variabilité des conditions environnementales, représentée par la variabilité de la production primaire, peut également augmenter avec la latitude. C'est l'hypothèse avancée par Watanabe et al. (2001) pour expliquer la plus forte variabilité des populations sub-boréales de clupéidés du Nord Pacifique par rapport aux populations tropicales.

La variabilité des conditions environnementales est analysées ici à travers la variabilité des températures de surface. On cherche à voir (1) s'il existe pour la température des gradients de variabilité similaires à ceux proposés par Myers et Pepin (1994) et Watanabe et al. (2001), et (2) si la variabilité du recrutement des populations est liée à ces différences de variabilité de la température entre les zones étudiées.

1.2. Variabilité des températures

Pour chaque carré de 2° de latitude par 2° de longitude de la base de données des températures (chapitre V), les anomalies annuelles de la température de surface ont été calculées sur la période 1965-1997. L'écart-type de ces anomalies a été calculé pour chaque carré, et la moyenne des écarts-types des carrés de chaque zone a été calculée, représentant un indice de la variabilité de la température de ces zones.

La figure IV.1 montre la répartition spatiale des écarts-types des anomalies de température. La moyenne de ce coefficient pour chaque zone géographique est donnée dans le tableau IV.1. Les zones hauturières, du Nord - Ouest des îles Britanniques à l'Ouest du Portugal, et l'Ouest de la Norvège, présentent une faible variabilité des températures, avec des écarts - types de l'ordre de 0.2 à 0.3. Les zones moins ouvertes sur la large, comme la Manche, la mer du Nord et la mer de Barents, affichent une variabilité plus forte de l'ordre de 0.5. La mer Baltique montre une forte variabilité des températures, avec des écarts types de plus de 0.7. Le Nord de l'Islande représente une zone océanique où la température est relativement variable, avec des écarts type allant jusqu'à 0.5.

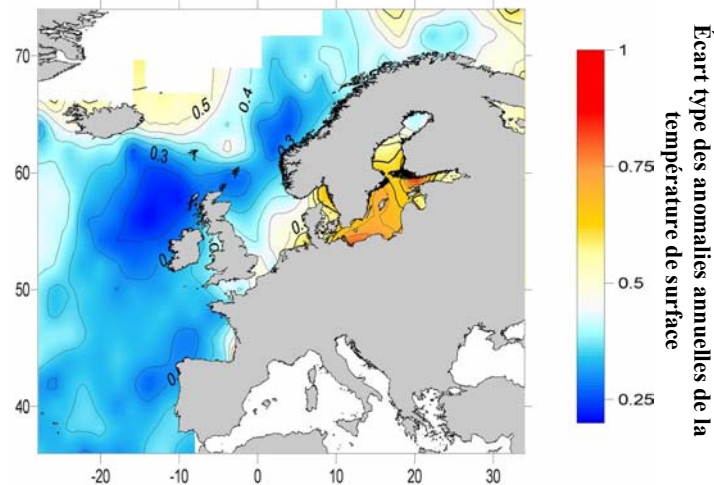


Figure IV.1 : Variabilité (écart type des anomalies annuelles) de la température de surface dans l'Atlantique Nord-Est

Tableau IV.1 : Ecart-type moyen des anomalies de la température de surface au sein de chaque zone géographique

| zone | Ecart type moyen |
|------------------|-----------------------------|
| Rockall | 0.246 |
| Ouest Ecosse | 0.280 |
| Féroé | 0.312 |
| Mer Celtique | 0.335 |
| Espagne-Portugal | 0.354 |
| G. Gascogne | 0.401 |
| Mer d'Irlande | 0.407 |
| Manche | 0.423 |
| Mer du Nord | 0.428 |
| Arctique | 0.437 |
| Islande | 0.441 |
| Kattegat | 0.606 |
| Baltique est | 0.610 |
| Baltique Ouest | 0.704 |
| Moyenne | 0.408 |

1.3. Lien entre la variabilité des températures et la variabilité du recrutement.

Il n'y a apparemment pas de lien entre la variabilité du recrutement d'une population et la variabilité des conditions environnementales qu'elle rencontre. La moyenne de $var_{hy}(R)$ des populations d'une zone varie indépendamment de l'écart-type des anomalies de température de cette zone (figure IV.2). Les populations de la zone Arctique (Norvège et mer de Barents) montrent par exemple des recrutements plus variables que dans les autres zones (analyse de variance $p = 0.007$ et test de comparaison multiple) alors que la variabilité de la température dans cette zone est proche de celle de la zone où les populations ont le recrutement le moins variable (golfe de Gascogne).

Les corrélations entre $var_{hy}(R)$ et la variabilité de la température entre populations d'une même espèce ne sont pas non plus significatives (tableau IV.2). Les seules valeurs de corrélation élevées, observées pour la morue et la plie, correspondent à des corrélations négatives.

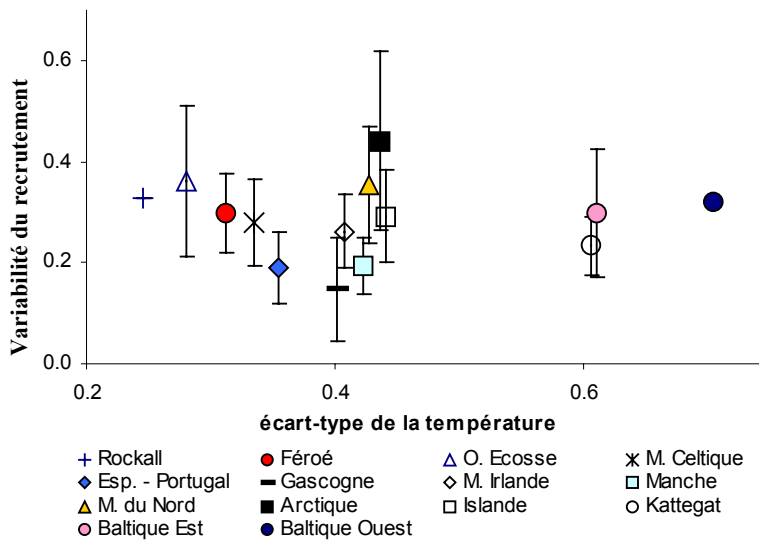


Figure IV.2 : Relation entre la moyenne de la variabilité du recrutement des populations de chaque zone et l'écart - type de la température de surface

Tableau IV.2 : Corrélation entre la variabilité du recrutement et la variabilité des températures

| espèce | n | r |
|--------------|-----------|--------------|
| morue | 10 | -0.440 |
| églefin | 6 | 0.240 |
| hareng | 11 | -0.007 |
| plie | 6 | -0.452 |
| lieu noir | 4 | 0.054 |
| sole | 7 | 0.016 |
| merlan | 4 | -0.007 |
| total | 62 | 0.079 |

r : corrélation. n : nombre de populations.

1.4. Discussion

Cette analyse montre l'existence d'un gradient de variabilité des températures de surface entre les régions hauturières, où la variabilité est plus faible, et les mers semi-fermées, comme la mer Baltique, qui réagissent avec plus d'amplitude aux forçages météorologiques. La variabilité de la température de surface relève de l'effet de forçages (par les conditions atmosphériques, par la circulation océanique) dont les variations influencent également d'autres facteurs physiques de l'environnement (turbulence, stratification des masses d'eaux, salinité). La variabilité de la température est probablement représentative de la variabilité d'un certain nombre d'autres variables environnementales. Le gradient de variabilité de température ne s'accompagne pas d'un gradient de variabilité du recrutement des populations des zones correspondantes.

D'autres gradients existent probablement, comme la différence côte – large concernant la stabilité des structures de rétention invoquée par Myers et Pepin (1994). Cependant, l'absence de structuration par zone de la variabilité du recrutement (figure IV.2) suggère que quelle que soit la variable environnementale que l'on considère, le degré de variabilité des conditions environnementales n'explique pas la variabilité du recrutement observée pour les populations d'une zone donnée.

1.5. Conclusion

L'importance de l'effet de l'environnement sur le recrutement ne dépend donc pas de l'amplitude des fluctuations des conditions environnementales. L'importance de l'effet des fluctuations environnementales est probablement plus liée à la sensibilité des processus du recrutement aux conditions environnementales, propre à chaque population, qu'à la variabilité de ces conditions.

2. Différences de sensibilité du recrutement aux facteurs environnementaux selon les espèces

2.1. Introduction

Le caractère plus ou moins déterminant pour le recrutement de l'influence des conditions environnementales, dépend de la mesure dans laquelle la mortalité massive survenant au cours des jeunes stades de vie est influencée par des facteurs environnementaux. Ces différences de sensibilité du recrutement aux conditions environnementales peuvent être liées aux traits caractéristiques des jeunes stades de vie et aux particularités des cycles reproductifs des différentes espèces.

Il a, par exemple, été souvent avancé que les espèces à forte fécondité devaient présenter un recrutement plus directement soumis à l'influence des facteurs environnementaux (Mertz et Myers, 1996; Pepin et Myers, 1991; Rickman et al., 2000; Rothschild et Dinardo, 1987). En effet, une fécondité élevée s'accompagne d'une faible taille des œufs et des larves (Duarte et Alcaraz, 1989) ce qui implique une mortalité massive lors des premiers stades de développement. Or un lien de proportionnalité a été trouvé entre la variabilité de cette mortalité et sa valeur moyenne (Bradford, 1992; Mertz et Myers, 1996). En d'autres termes, plus la mortalité cumulée au cours des jeunes stades de développement est forte, plus une variation du taux de mortalité liée à l'effet des conditions environnementales aura de conséquences fortes sur l'effectif de recrues final. Les espèces à forte fécondité devraient donc avoir un recrutement plus sensible à l'influence des facteurs de l'environnement.

La durée du stade larvaire, dépendant de l'importance du développement des larves entre l'éclosion et la métamorphose et du taux de croissance de ces larves, est également un facteur potentiellement déterminant pour le degré de dépendance du recrutement à l'environnement (Houde, 1987; Pepin et Myers, 1991). Le stade larvaire étant probablement la période où la survie des individus est la plus dépendante des conditions environnementales, la prolongation de ce stade pourrait accroître le degré de dépendance du recrutement aux conditions environnementales.

Ces caractéristiques des jeunes stades de vie sont en grande partie dépendantes des stratégies de reproduction des espèces (King et Mcfarlane, 2003; Winemiller et Rose, 1992). De par les caractéristiques de leur cycle reproductif, certaines espèces auraient donc une propension à avoir un recrutement plus dépendant des conditions de l'environnement. De telles différences de sensibilité des espèces à l'influence de l'environnement peuvent être recherchées en comparant les niveaux de variabilité du recrutement observés pour chaque espèce.

2.2. Comparaison des niveaux de variabilité du recrutement des espèces

- **Gamme de variabilité du recrutement rencontrée**

La gamme de variabilité du recrutement observée parmi les 62 populations étudiées est relativement large (figure IV.3), et comprise entre 0.066 (stock Sud de merlu) et 0.58 (églefin de la zone Nord-Est Arctique), avec une valeur comprise entre 0.20 et 0.35 pour la moitié des populations. Deux populations, l'églefin d'Ouest Ecosse et le hareng de Norvège, ont une variabilité particulièrement forte de 0.65. Les différences de variabilité du recrutement peuvent être marquées entre les populations d'une même espèce. C'est le cas pour l'églefin (0.33 dans les îles Féroé à 0.65 à l'Ouest de l'Ecosse), pour le hareng (0.19 en mer Baltique à 0.65 pour le hareng de Norvège), pour la morue (0.14 pour le stock Est de la mer Baltique à 0.43 en mer Celtique) et pour la sole (0.08 dans le Golfe de Gascogne à 0.50 pour la mer du Nord). Les différences de variabilité du recrutement sont moins marquées pour les populations de plie, de merlan et de lieu noir. Certaines des espèces représentées par une seule ou deux populations isolées ont une faible variabilité du recrutement (0.06 et 0.09 pour le merlu, 0.09 pour le flet et 0.16 pour le chinchard, 0.09 et 0.16 pour la baudroie). Une variabilité élevée est notée pour le lançon (0.44) et le sprat (0.49), alors que l'anchois, la sardine et le tacaud norvégien ont des variabilités intermédiaires (respectivement 0.35, 0.23 et 0.37).

- **Tests de l'existence de différences de variabilité du recrutement entre les espèces**

L'existence de différences de niveau de variabilité du recrutement selon les espèces a été testée par une analyse de variance. L'analyse a porté sur les populations des 7 espèces qui présentaient au moins 4 populations. L'hypothèse nulle (H_0 : égalité des moyennes de $var_{ij}(R)$ pour toutes les espèces) est rejetée par le test ($p \ll 0.01$).

Les données utilisées ne correspondent cependant pas tout à fait aux conditions d'application de l'analyse de variance. Les distributions de la variabilité du recrutement au sein de chaque espèce ne sont pas normales (elles peuvent être dissymétriques) et les variances sont différentes (test de Bartlett, $p = 0.005$). Les différences spécifiques de variabilité du recrutement ont donc également été testées au moyen d'un test de Kruskal – Wallis. Ce test non paramétrique confirme le résultat de l'analyse de variance et conclut à l'existence de différences de niveau de variabilité entre les espèce ($p = 0.002$).

- **Recherche des différences significatives entre espèces**

Les résultats des deux tests précédents indiquent qu'au moins une espèce présente une variabilité du recrutement significativement différente des autres. C'est probablement le cas de l'églefin dont le recrutement présente apparemment une plus forte variabilité que les autres espèce. Un test de comparaison multiple a été utilisé pour déterminer si d'autres espèces se distinguaient également significativement. La méthode utilisée consiste à calculer, pour chaque paire d'espèces, la différence des moyennes de $var_{ij}(R)$, et l'intervalle de confiance de cette différence de moyenne. La largeur de cet intervalle de confiance correspond au produit de l'écart type de cette différence et d'une valeur critique. La valeur critique généralement utilisée pour un test de comparaison de moyenne est $t_{\alpha/2} = 1.96$. Dans le cas d'un test de comparaison multiple, cette valeur critique est calculée en fonction des

valeurs des différences de moyennes observées pour l'ensemble des comparaisons 2 à 2, par la méthode de Tukey (voir Scherrer, 1984).

Les différences de variabilité moyenne pour chaque paire d'espèces et leur intervalle de confiance correspondant à une valeur critique de 3.1, obtenue par la méthode de Tukey, sont présentées figure IV.4. Les différences obtenues pour l'églefin sont positives et significatives (l'intervalle de confiance ne contient pas la valeur 0) pour les comparaisons avec les 6 autres espèces. Pour les 15 autres comparaisons espèce à espèce, l'intervalle de confiance contient la valeur 0, et l'hypothèse que la différence des moyennes de $var_{hf}(R)$ n'est pas différente de 0 ne peut pas être rejetée.

L'églefin est donc la seule espèce dont la variabilité du recrutement moyenne est significativement différente des autres. Pour les autres espèces, les différences de variabilité du recrutement moyenne de $var_{hf}(R)$ ne sont pas significatives. L'hypothèse nulle n'est d'ailleurs plus rejetée lorsque les différences de moyennes sont testées sans les populations d'églefin (analyse de variance: $p = 0.16$, Kruskal – Wallis : $p = 0.06$).

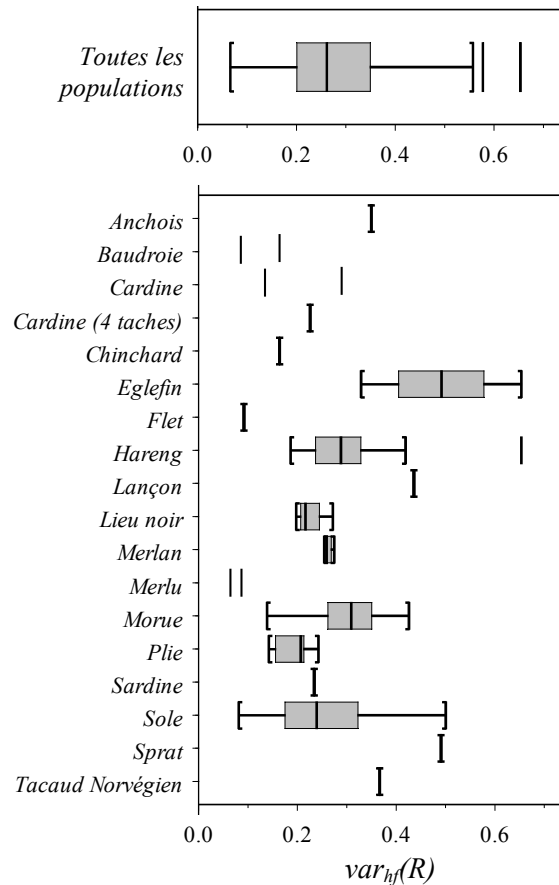


Figure IV.3 : Gamme de variabilité du recrutement observée parmi les 62 populations.

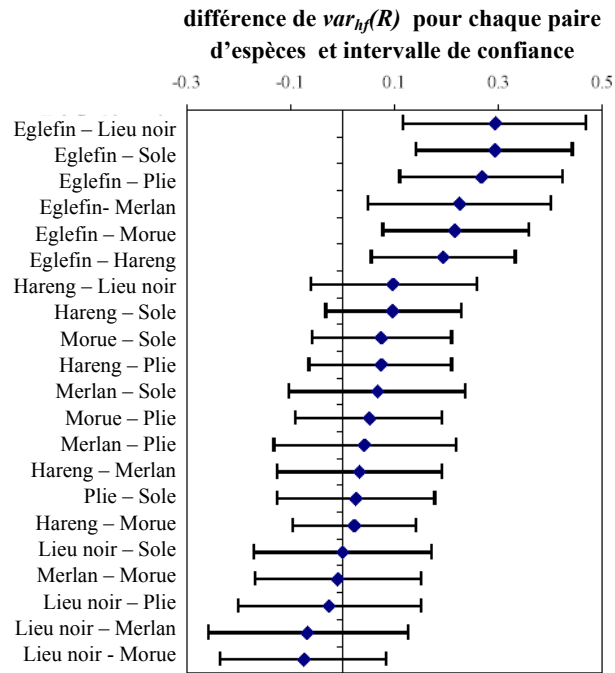


Figure IV.4 : Test de comparaison multiple des différences de variabilité du recrutement entre les espèces

2.3. Discussion

- **Homogénéité de la variabilité du recrutement entre les espèces**

Cette analyse permet de constater, ce qu'avait déjà observé Myers (2002) sur un plus grand échantillon de populations, que les différences de variabilité du recrutement rencontrées chez les différentes espèces sont relativement faibles. La forte dispersion des valeurs de $var_{hj}(R)$ entre les populations pour certaines espèces masque nettement ces différences de variabilité moyenne entre les espèces. C'est particulièrement apparent pour des espèces aussi différentes que la sole, la morue et le hareng pour lesquelles les gammes $var_{hj}(R)$ se recoupent largement. Seul l'églefin se distingue nettement des autres espèces par sa variabilité significativement plus élevée.

La portée de l'analyse est cependant limitée par le faible nombre de populations pour la majorité des espèces, qui ne permet de tester en pratique les différences de variabilité du recrutement qu'entre les 7 espèces les plus représentées. Pour certaines autres espèces, comme le merlu, le flet ou la baudroie, la variabilité observée apparaît plus faible que celle des autres espèces, mais cette différence n'est pas significative (ou même testable) du fait du trop faible nombre de degrés de liberté.

- **Cas de l'églefin.**

La variabilité du recrutement atypique observée pour les populations d'églefin a été reliée à une stratégie de reproduction particulière, caractérisée par une ponte concentrée sur une courte période, et étroitement associée avec des structures hydrodynamiques particulières (Fogarty et al., 2001).

La durée de la période de ponte serait déterminante pour les chances de correspondance entre la période de présence des larves et celle de leur nourriture planctonique. Les conséquences sur le recrutement d'un décalage dans le temps du déclenchement des pics de production planctonique seront plus fortes si tous les œufs sont émis sur une courte période. Une période de ponte concentrée constituerait alors une stratégie correspondant à une plus forte variabilité du recrutement (Mertz et Myers, 1994a).

L'association avec des structures de rétention particulières (comme les colonnes de Taylor sur le banc de Rockall) rendrait la survie des larves dépendante de la stabilité de ces structures. Les années où les structures de rétention ne sont pas détruites par les perturbations du climat conduisent à de forts taux de survie des larves et à l'apparition de pics caractéristiques de cette espèce. L'églefin semble partager cette particularité avec certaines espèces des grands fonds, comme l'empereur (*Hoplostethus atlanticus*), dont la dynamique repose sur l'apparition très rare de très fortes classes d'âges qui alimentent épisodiquement les populations (Longhurst, 2002).

• **Sensibilité des espèces à l'influence de l'environnement.**

Le tableau IV.3 illustre les différences de quelques caractéristiques de la reproduction et des jeunes stades de vie de trois espèces, la sole, la morue et le hareng. Chaque espèce se distingue des deux autres par une ou plusieurs de ces caractéristiques. La morue se distingue par exemple par sa fécondité élevée (jusqu'à 3.6 millions d'œufs par femelle). La sole se caractérise par une faible taille des larves à la métamorphose, et une durée du stade larvaire très courte. Le hareng a une fécondité plus faible, une durée du stade larvaire similaire à celui de la morue, et d'un développement benthique des oeufs. Malgré leurs différentes caractéristiques, ces trois espèces ont des gammes de variabilité de recrutement similaires. Même lorsqu'on considère des espèces aux caractéristiques aussi extrêmes que l'aiguillat (*Squalus acanthias*) dont la reproduction est vivipare et la fécondité réduite à moins de 10 jeunes par femelle et par an, et la merluche blanche (*Urophycis tenuis*), qui pond plus de 10 millions d'ovules par femelle, les différences de variabilité du recrutement sont faibles (Mertz et Myers, 1996). Malgré des arguments théoriques pour relier le niveau de variabilité du recrutement d'une espèce à différentes caractéristiques de sa reproduction, les tentatives de vérification de ces relations ne donnent pas d'indication forte de leur existence (Longhurst, 2002; Mertz et Myers, 1996; Pepin et Myers, 1991; Rickman et al., 2000; Rothschild et Dinardo, 1987).

Tableau IV.3 : *Quelques traits caractéristiques de la reproduction et des jeunes stades de vies de la sole, de la morue et du hareng*

| | Fécondité (x10 ³ œufs) | Taille des œufs (mm) | Accroissement des larves (mm) | Durée du stade larvaire (jours) |
|---------------|--------------------------------------|-------------------------|----------------------------------|------------------------------------|
| Sole | 44-100 | 1.15 | 6.9 | 24-50 |
| Morue | 350-3600 | 1.40 | 21 | 42-247 |
| Hareng | 25-92 | 1.26 | 23 | 47-550 |

Source : fécondité (à l'âge à maturité) : Rickman et al. (2000) ; durée du stade larvaire Houde (1989), taille des œufs et accroissement durant la phase larvaire : Pepin et Myers (1991).

2.4. Conclusion

Il existe donc de grandes différences de variabilité du recrutement entre populations au sein d'une même espèce. En revanche, les niveaux moyens de variabilité rencontrés pour les différentes espèces ne sont pas significativement différents, hormis celui de l'églefin qui est plus élevé. Les différences d'importance de l'influence des conditions environnementales sur le recrutement qui pourraient être dues aux stratégies de reproduction des espèces sont faibles et non significatives par rapport aux différences rencontrées entre les populations d'une même espèce. La sensibilité du recrutement aux conditions environnementales est probablement plus dépendantes de facteurs propres à chaque population qu'aux caractéristiques reproductives des espèces.

3. Lien entre l'influence de l'environnement sur le recrutement et la position biogéographique des populations

3.1. Introduction

Un certain nombre d'auteurs ont suggéré que les populations vivant à proximité des limites Nord et Sud de l'aire de répartition des espèces doivent être plus fortement influencées par les fluctuations de l'environnement que les populations situées près du centre de l'aire de répartition (Coulson et Whittaker, 1978; Huffaker et Messenger, 1964; Richards et Southwood, 1968). Ces différences d'importance des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations se traduiraient par un schéma de variabilité des populations croissante du centre des aires de répartition vers les bords (Gaston, 1990).

Cette hypothèse – la "Species Range Hypothesis" (SRH) - a déjà été testée à plusieurs reprises pour expliquer les différences de sensibilité du recrutement des populations de poisson aux fluctuations environnementales. La méta-analyse de Myers (1991b), portant sur les données de recrutement de 53 populations de morue, églefin et hareng d'Atlantique Nord, a montré une augmentation significative de la variabilité du recrutement du centre vers les marges des aires de répartition. L'hypothèse a plus tard été testée par Leggett et Frank (1997) et Philippart et al. (1998) à l'échelle de l'espèce sur des populations du Nord-Ouest de l'Europe, mais sans retrouver le schéma attendu.

Cette partie vise donc à tester la SRH en analysant le lien entre la position biogéographique des populations, c'est à dire leur position dans l'aire de répartition des espèces, et la variabilité de leur recrutement. Une partie de ces populations – celles de morue, hareng et églefin – étaient déjà incluses dans l'analyse de Myers. L'hypothèse est testée ici avec des séries de données de 10 années plus longues que dans la précédente analyse. Une méthode différente a, de plus, été adoptée de façon à pouvoir inclure un plus grand nombre de populations en élargissant la gamme des espèces considérées dans l'analyse.

3.2. Matériel et méthodes

3.2.1 Les populations prises en compte et leur position biogéographique

L'analyse a porté sur l'ensemble des populations du Nord-Est Atlantique pour lesquelles des données de recrutement étaient disponibles sur une période d'au moins 10 ans. Une durée inférieure apparaissait en effet trop courte pour donner une estimation représentative de la variabilité du recrutement. De plus, certaines populations dont la distribution s'étend à toute l'aire géographique couverte dans cette étude (stocks Ouest de chinchard et de maquereau, merlan bleu) ont été écartées de l'analyse. Les 62 populations de 18 espèces finalement retenues sont listées dans le tableau IV.4. La carte de la figure IV.5 illustre la position de ces populations dans les différentes zones de l'Atlantique Nord-Est.

En zone tempérée et sub-boréale, la température décroît avec la latitude et l'altitude. La distribution des espèces est donc souvent décrite par les latitudes de leurs limites Sud et Nord de répartition. A l'échelle des bordures des grands océans en zone tempérée, tel que le Nord-Est Atlantique, la température de l'eau de mer décroît également avec la latitude (Ekman, 1953). La distribution géographique des espèces a donc été caractérisée par leur limites Nord et Sud d'occurrence, issus de recueils d'inventaires faunistiques compilés par Whitehead et al. (1989). La latitude des populations a également été utilisée comme descripteur de leur position géographique. Les populations sont évaluées à l'échelle de grandes zones océaniques, au sein desquelles elles effectuent parfois des migrations, et peuvent occuper une variété de sites de ponte, de nourricerie ou d'hivernage. On a pris comme approximation de la position latitudinale d'une population la latitude moyenne entre la limite Nord et la limite Sud de la zone CIEM où la population était évaluée.

La figure IV.5 présente les extensions en latitude des aires de répartition des 18 espèces considérées dans cette analyse (bandes verticales grises, disque rouge indiquant le centre), ainsi que la position des populations dans l'aire de répartition de chaque espèce (tirets horizontaux). Les espèces que l'on considère ici ont des origines biogéographiques diverses. Certaines espèces, telles que la sole, la sardine et l'anchois sont d'origine subtropicale, et ont des aires de répartition centrées aux alentours de 45° de latitude, ou moins. A l'inverse, d'autres espèces, comme la morue, le lançon ou le hareng sont des espèces plus boréales dont le centre de la distribution se situe au dessus de 60° de latitude. D'autres espèces enfin, comme le chinchard ou la baudroie commune ont une très large répartition géographique, qui dépasse largement notre zone d'étude.

Des populations de deux espèces vivant dans une même zone peuvent donc être dans des positions différentes par rapport à la distribution des espèces auxquelles elles appartiennent. En mer du Nord, par exemple, la sole est en limite Nord de répartition, alors que la morue est proche de sa limite Sud.

Afin de disposer d'une mesure de la position des populations qui prenne en compte ces différences de biogéographie des espèces, un indice de position dans une aire de répartition standard a donc été défini. Cet indice de position varie de -1 à 1 (pour des populations en

limite Sud et Nord de répartition), vaut 0 au centre de l'aire et, pour une population située à la latitude lat_{pop} , est défini par :

$$pos = \frac{(lat_{pop} - lat_{centre})}{0.5 \times (lat_N - lat_S)} \quad (IV.3)$$

Cet indice correspond à l'éloignement en degrés de latitude entre la position de la population, lat_{pop} , et le centre de l'aire de répartition lat_{centre} , exprimé comme une proportion de la taille de l'aire de répartition. Le centre de l'aire de répartition correspond à la moyenne des latitudes des limites Nord et Sud (lat_N et lat_S).

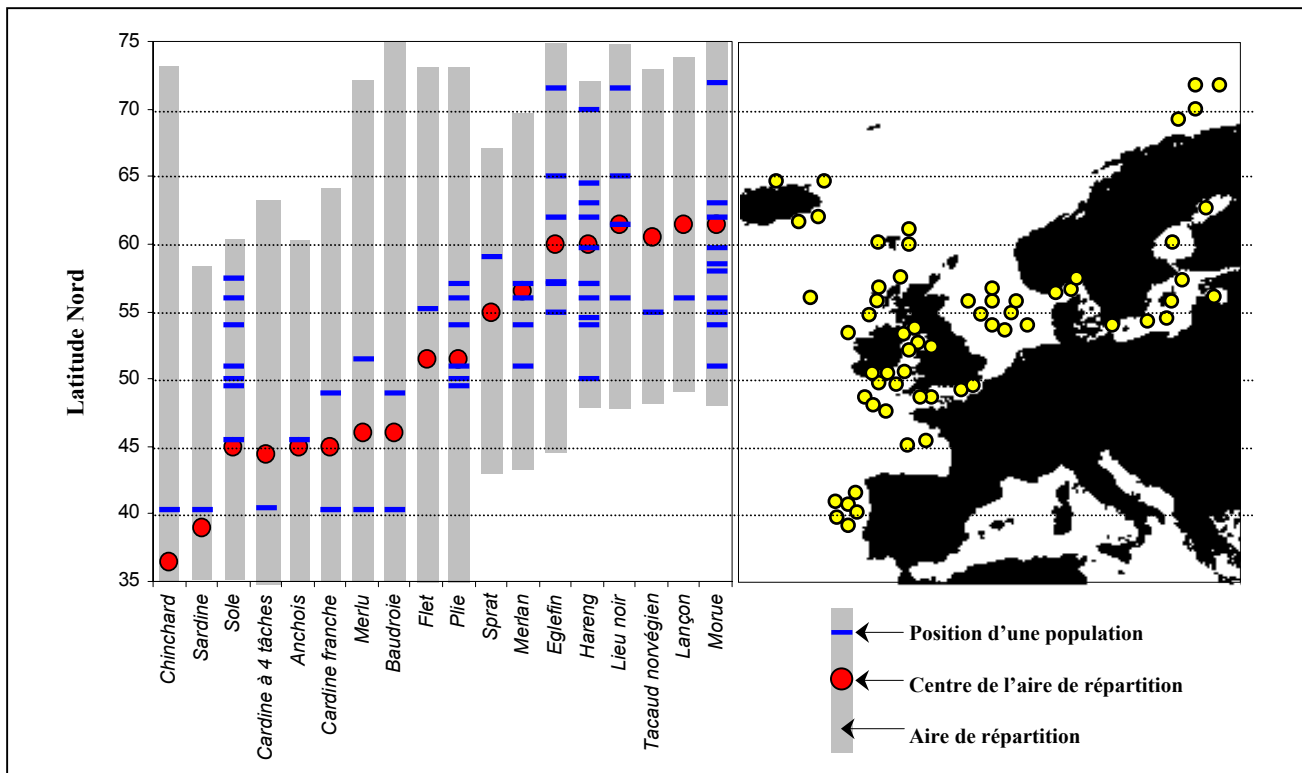


Figure IV.5 : Extension latitudinale des aires de répartition des 18 espèces et position des populations en latitude, ainsi que sur la carte des zones de pêche du Nord- Est Atlantique.

Tableau IV.4 : Liste des populations utilisées pour tester la SRH

| stock | zone CIEM | N | var _{hf} (R) | latitude | pos |
|--|----------------------|----|-----------------------|----------|-------|
| Anchois (<i>Engraulis encrasicolus</i>) 30°N - 60°N | | | | | |
| VIIIa-b | Golfe de Gascogne | 15 | 0.349 | 45.5 | 0.03 |
| Baudroie commune (<i>Lophius piscatorius</i>) 20°N - 72°N | | | | | |
| VIIIc IXa | Espagne - Portugal | 14 | 0.165 | 40.25 | -0.22 |
| VIIe-k VIIIa-b | G. Gasc. - Mer Celt. | 14 | 0.085 | 49 | 0.12 |
| Morue (<i>Gadus morhua</i>) 48°N - 75°N | | | | | |
| VIIe-k | Mer Celtique | 30 | 0.425 | 51 | -0.78 |
| VIIa | Mer d'Irlande | 34 | 0.351 | 54 | -0.56 |
| 21 - 24 | Mer Baltique | 32 | 0.321 | 55 | -0.48 |
| IIIa IV VIIId | Mer du Nord | 38 | 0.351 | 56 | -0.41 |
| VIa | Ouest Ecosse | 36 | 0.351 | 57 | -0.33 |
| Kattegat | Kattegat | 30 | 0.298 | 58 | -0.26 |
| 25-32 | Mer Baltique | 35 | 0.138 | 59.75 | -0.13 |
| Vb1 | îles Féroé | 40 | 0.268 | 62 | 0.04 |
| Va | Islande | 46 | 0.214 | 63 | 0.11 |
| I & II | Norvège - M. Barents | 55 | 0.345 | 72 | 0.78 |
| Flet (<i>Platichthys flesus</i>) 30°N - 73°N | | | | | |
| 24-25 | Mer Baltique | 23 | 0.089 | 55.25 | 0.17 |
| Chinchard (<i>Trachurus trachurus</i>) 40°S - 73°N | | | | | |
| VIIIc - IXa | Espagne - Portugal | 15 | 0.164 | 40.25 | 0.10 |
| Eglefin (<i>Melanogrammus aeglefinus</i>) 45°N - 75°N | | | | | |
| IV IIIa | Mer du Nord | 38 | 0.558 | 55 | -0.33 |
| VIa | Ouest Ecosse | 36 | 0.653 | 57 | -0.20 |
| Vlb | Rockall | 16 | 0.329 | 57.25 | -0.18 |
| Vb | Îles Féroé | 39 | 0.405 | 62 | 0.13 |
| Va | Islande | 18 | 0.425 | 65 | 0.33 |
| I & II | Norvège - M. Barents | 51 | 0.578 | 71.5 | 0.78 |
| Merlu (<i>Merluccius merluccius</i>) 20°N - 72°N | | | | | |
| Stock Sud | Espagne - Portugal | 19 | 0.063 | 40.25 | -0.22 |
| Stock Nord | G.Gasc - M. Celt. | 22 | 0.089 | 51.5 | 0.21 |

| stock | zone CIEM | N | var _{hf} (R) | latitude | pos |
|--|----------------------|----|-----------------------|----------|-------|
| Hareng (<i>Clupea harengus</i>) 48°N - 72°N | | | | | |
| VIIj | Mer Celtique | 40 | 0.303 | 50 | -0.83 |
| VIIa | Mer d'Irlande | 29 | 0.237 | 54 | -0.50 |
| VIa Sud | Ouest Ecosse | 31 | 0.263 | 54.5 | -0.46 |
| IV VIIId IIIa | Mer du Nord | 40 | 0.288 | 56 | -0.33 |
| VIa Nord | Ouest Ecosse | 25 | 0.283 | 57 | -0.25 |
| 25-29 & 32 | Mer Baltique | 27 | 0.187 | 57 | -0.25 |
| Golfe de Riga | Mer Baltique | 31 | 0.327 | 59.75 | -0.02 |
| 30 | Mer Baltique | 21 | 0.226 | 62 | 0.17 |
| Va | Islande | 40 | 0.329 | 63 | 0.25 |
| 31 | Mer Baltique | 21 | 0.420 | 64.5 | 0.38 |
| I & II | Norvège - M. Barents | 69 | 0.653 | 70 | 0.83 |
| Cardine à 4 tâches (<i>Lepidorhombus bosci</i>) 26°N - 63°N | | | | | |
| VIIIc - IXa | Espagne - Portugal | 15 | 0.226 | 40.5 | -0.24 |
| Cardine franche (<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>) 26°N - 64°N | | | | | |
| VII - VIII | G. Gasc. - M. Celt. | 17 | 0.134 | 49 | 0.21 |
| VIIIc - IXa | Espagne - Portugal | 15 | 0.292 | 40.5 | -0.24 |
| Tacaud norvégien (<i>Trisopterus esmarkii</i>) 48°N - 73°N | | | | | |
| IV IIIa | Mer du Nord | 27 | 0.367 | 55 | -0.44 |
| Plie (<i>Pleuronectes platessa</i>) 30°N - 73°N | | | | | |
| VIIe | Manche | 25 | 0.243 | 49.5 | -0.09 |
| VIIId | Manche | 21 | 0.200 | 50 | -0.07 |
| VIIIf-g | Mer Celtique | 24 | 0.212 | 51 | -0.02 |
| VIIa | Mer d'Irlande | 37 | 0.141 | 54 | 0.12 |
| IV | Mer du Nord | 44 | 0.212 | 56 | 0.21 |
| IIIa | Kattegat | 23 | 0.155 | 57 | 0.26 |
| Lieu noir (<i>Pollachius virens</i>) 48°N - 75°N | | | | | |
| IIIa IV VI | Mer du Nord | 33 | 0.217 | 56 | -0.41 |
| Vb | îles Féroé | 38 | 0.217 | 61.5 | 0.00 |
| Va | Islande | 37 | 0.197 | 65 | 0.26 |
| I & II | Norvège - M. Barents | 41 | 0.272 | 71.5 | 0.74 |

Chapitre IV : Analyse des Déterminants de la Variabilité du Recrutement

| stock | zone CIEM | <i>N</i> | $var_{hf}(R)$ | latitude | <i>pos</i> |
|--|--------------------|----------|--------------------|----------|------------|
| Lançon (<i>Ammodytes marinus</i>) | | | 49°N - 74°N | | |
| IV | Mer du Nord | 18 | 0.436 | 56 | -0.44 |
| Sardine (<i>Sardina pilchardus</i>) | | | 20°N - 58°N | | |
| VIIIc - IXa | Espagne - Portugal | 22 | 0.235 | 40.25 | 0.07 |
| Sole (<i>Solea solea</i>) | | | 30°N - 60°N | | |
| VIIIa-b | Golfe de Gascogne | 17 | 0.084 | 45.5 | 0.03 |
| VIIe | Manche | 32 | 0.192 | 49.5 | 0.30 |
| VIIId | Manche | 19 | 0.239 | 50 | 0.33 |
| VIIIf-g | Mer Celtique | 30 | 0.176 | 51 | 0.40 |
| VIIa | Mer d'Irlande | 32 | 0.322 | 54 | 0.60 |
| IV | Mer du Nord | 43 | 0.500 | 56 | 0.73 |
| IIIa | Kattegat | 17 | 0.247 | 57.5 | 0.83 |

| stock | zone CIEM | <i>N</i> | $var_{hf}(R)$ | latitude | <i>pos</i> |
|---|---------------|----------|--------------------|----------|------------|
| Sprat (<i>Sprattus sprattus</i>) | | | 43°N - 67°N | | |
| Baltique | Mer Baltique | 27 | 0.490 | 59 | 0.33 |
| Merlan (<i>Merlangius merlangus</i>) | | | 43°N - 70°N | | |
| VII e-k | Mer Celtique | 22 | 0.274 | 51 | -0.41 |
| VIIa | Mer d'Irlande | 21 | 0.255 | 54 | -0.19 |
| IV | Mer du Nord | 41 | 0.263 | 56 | -0.04 |
| VIa | Ouest Ecosse | 23 | 0.255 | 57 | 0.04 |

Pour chaque espèce, les latitudes données correspondent aux limites Sud et Nord de l'aire de répartition d'après Whitehead et al. (1989). Pour chaque population le nom du stock, se rapportant aux divisions CIEM est donné, ainsi que la zone CIEM, la longueur de la série chronologique utilisée, *N*, la variabilité haute fréquence du recrutement, $var_{hf}(R)$, la position de la population en latitude Nord, et l'indice de position standardisée, *pos*.

3.2.2 Tests statistiques

- **test paramétrique**

L'augmentation de la variabilité du recrutement du centre de l'aire de répartition vers ses marges peut être représentée sous la forme d'une parabole concave et centrée sur le milieu de l'aire de répartition (figure IV.6 et Myers (1991b)). La SRH est donc testée en ajustant un modèle linéaire du second degré entre la variabilité à haute fréquence du recrutement et l'indice de position de la population dans l'aire de répartition, soit :

$$\text{modèle 1 : } \text{var}_{\text{hf}}(R) = \beta_1 \text{pos}^2 + \beta_2 \text{pos} + \gamma \quad (\text{IV.4})$$

La validation de l'hypothèse d'une plus forte variabilité du recrutement en bordure de répartition suppose que :

- le coefficient du terme de second degré, β_1 , soit positif,
- le minimum de variabilité du recrutement corresponde au centre de l'aire de répartition standard ($-\beta_2 / 2 \beta_1 = 0$).

Cette relation théorique est illustrée sur la figure IV.6. Sur la figure IV.6a, les aires de répartition en latitude sont représentées pour les sept principales espèces, avec la position des populations indiquée par des barres verticales (la zone en gris foncé représentant la portion de l'aire de répartition pour laquelle on dispose de données). Pour chaque espèce, la courbe noire représente la relation théorique entre variabilité du recrutement et position des populations correspondant au modèle parabolique (partie en trait continu correspondant à la portion de la relation où la courbe est ajustée aux données). La figure IV.6b montre la position de l'ensemble des populations dans l'aire de répartition standard, et la relation théorique attendue pour le test pluri-spécifique de la SRH.

Dans l'analyse de Myers (1991b), l'ajustement du modèle parabolique de la variabilité du recrutement en fonction de la position latitudinale des populations était réalisé séparément pour chacune des trois espèces. Le test global de la relation à l'échelle pluri-spécifique était un test des probabilités combinées de Fisher (Fisher, 1954). Dans le présent travail, la position des populations est exprimée non pas de façon absolue (la latitude des populations utilisée par les précédents auteurs) mais par l'indice de position dans l'aire de répartition standard, ce qui permet de tester la relation parabolique en faisant référence à la biogéographie des espèces. L'utilisation de cet indice permet également d'ajuster un modèle pluri-spécifique unique pour les 62 populations, incluant ainsi des espèces représentées par une seule ou deux populations (telles que la sardine ou les baudroies).

- **Test non paramétrique**

Le modèle quadratique utilisé suppose une distribution normale des variables. Il impose également une forme précise à la relation entre variabilité du recrutement et position des populations. Afin de contourner les éventuels problèmes de non normalité des distributions, et de tester une relation monotone, sans forme déterminée, la SRH a également été testée de façon non paramétrique. Le test non paramétrique a consisté à regarder la significativité du coefficient de corrélation de rang de Spearman calculé entre la variabilité du recrutement et la valeur absolue de l'indice de position.

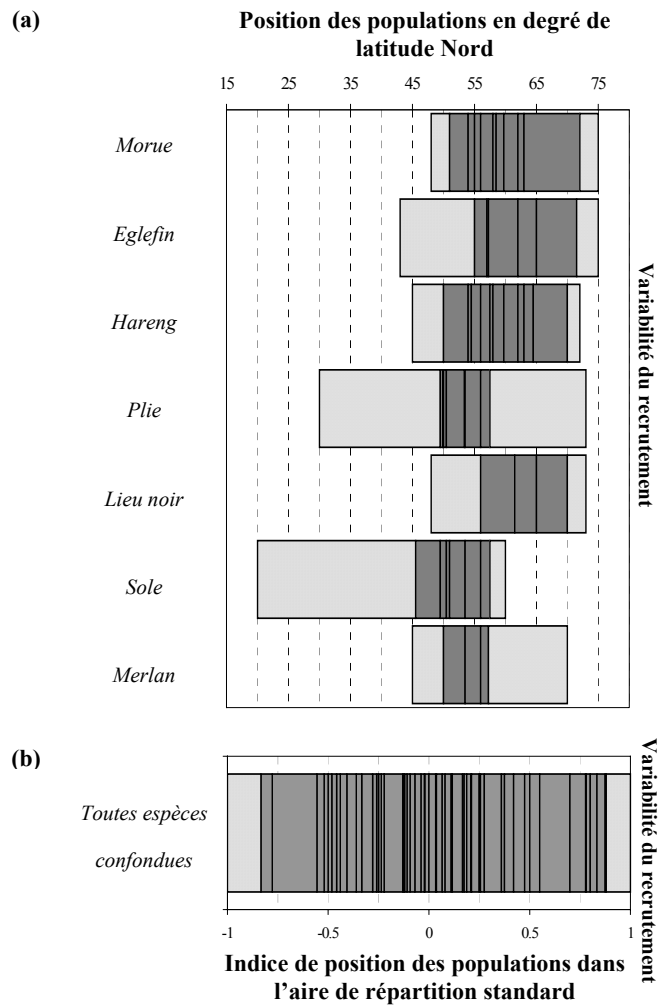


Figure IV.6 : Représentation schématique de la relation quadratique attendue entre la variabilité du recrutement et la position des populations pour a) les populations des 7 principales espèces (position en latitude) et b) la totalité des populations positionnées dans l'aire de répartition standard.

3.3. Résultats

3.3.1 Analyse pluri-spécifique

La figure IV.7 représente la relation entre la variabilité du recrutement et l'indice de position des populations dans l'aire de répartition des espèces pour l'ensemble des 62 populations. La parabole de régression et son intervalle de confiance à 95% sont également représentés. Les statistiques de la régression quadratique et du test non paramétrique sont présentées dans le tableau IV.5.

L'augmentation de $var_{hf}(R)$ du centre de l'aire de répartition vers les marges est significative d'après le test paramétrique (β_1 significatif, et β_2 proche de 0 et non significatif). Lorsque les populations d'églefin sont exclues de l'analyse, le pourcentage de variance expliquée par le modèle augmente sensiblement ($R^2 = 0.27$ vs $R^2 = 0.16$). Le test non paramétrique confirme l'augmentation de la variabilité du recrutement des populations du centre de l'aire de répartition vers les marges avec un coefficient de Spearman significatif même lorsque les populations d'églefins sont incluses.

Tableau IV.5 : Résultats des tests non paramétriques et paramétriques de la SRH pour la totalité des populations

| | Toutes les populations | Toutes sauf églefin |
|---|------------------------|----------------------|
| test non paramétrique | | |
| r_s | 0.353 ** | 0.420 ** |
| test paramétrique | | |
| Modèle 1 : $var_{hf}(R) = \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma$ | | |
| $\beta_1 =$ | 0.254 ** | $\beta_1 =$ 0.280 ** |
| $\beta_2 =$ | -0.024 | $\beta_2 =$ -0.036 |
| $R^2 =$ | 0.162 ** | $R^2 =$ 0.274 ** |
| n | 62 | 56 |

Test non paramétrique : coefficient de corrélation de Spearman (r_s) entre la variabilité du recrutement et la valeur absolue de l'indice de position.

Test paramétrique : coefficient du terme de second (β_1) et premier (β_2) ordre de la régression quadratique, 2, et coefficient de détermination (R^2).

** : significatif au seuil d'erreur de 1% ; n : nombre de populations incluses dans le test.

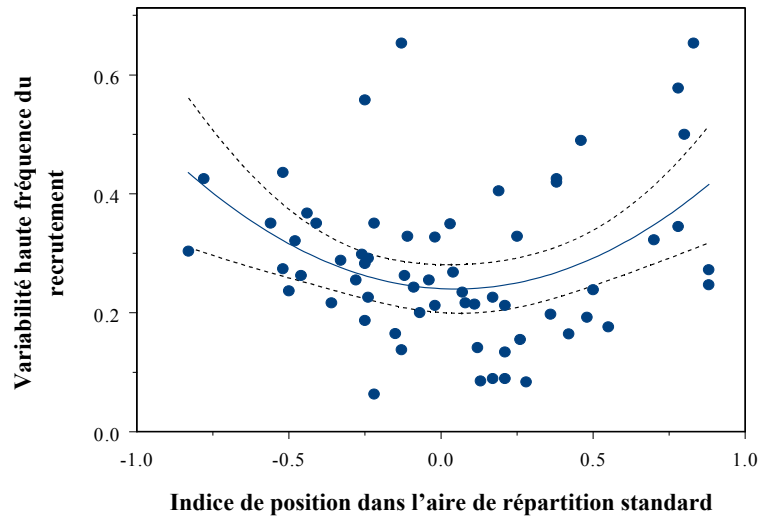


Figure IV.7 : Relation entre la variabilité haute fréquence du recrutement des 62 populations et leur position dans l'aire de répartition standard, et courbe de régression du modèle quadratique avec ses intervalles de confiance à 95%

3.3.2 Analyse par espèce

Le schéma de variabilité du recrutement dans l'aire de répartition attendu n'est observé que pour les populations de morues (figure IV.8) pour lesquelles le test non paramétrique et le test paramétrique sont tous les deux significatifs (tableau IV.6). La concavité de la courbe pour le hareng est également significative, mais il existe un décalage significatif du minimum de la parabole par rapport au centre de l'aire de répartition ($-\beta_2/2\beta_1 = -0.33, p < 0.01$). Dans le cas de la sole, le modèle quadratique ne donne pas d'ajustement significatif, mais l'augmentation de la variabilité du recrutement du centre vers les bords de l'aire de répartition est significative d'après le test non paramétrique. Pour les autres espèces, l'hypothèse nulle ne peut être rejetée par aucun des deux tests. Pour le merlan, le lieu noir et la plie, les différences de variabilité du recrutement entre populations sont faibles et ne sont pas reliées à la position des populations dans l'aire de répartition. Pour l'églefin, les plus fortes variabilités sont observées pour des populations relativement proches du centre de l'aire de répartition (mer du Nord et Ouest Ecosse, figure IV.8).

Tableau IV.6 : Résultats des tests de la SRH pour les 7 principales espèces

| Espèces | n | test non paramétrique | test paramétrique, modèle 1 : $var_{ij}(R) = \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma$ | | |
|-----------|----|-----------------------|---|-----------|---------|
| | | r_s | β_1 | β_2 | R^2 |
| Morue | 10 | 0.720* | 0.240* | -0.066 | 0.600* |
| Églefin | 6 | 0.371 | 0.636 | -0.320 | 0.350 |
| Hareng | 11 | 0.276 | 0.300** | 0.197** | 0.876** |
| Plie | 6 | -0.377 | 1.053 | -0.329 | 0.488 |
| Lieu noir | 4 | - | 0.100 | -0.013 | 0.866 |
| Sole | 7 | 0.786* | 0.000 | 0.458 | 0.548* |
| Merlan | 4 | - | 0.129 | 0.041 | 0.753 |

n : nombre de populations de chaque espèce * : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$

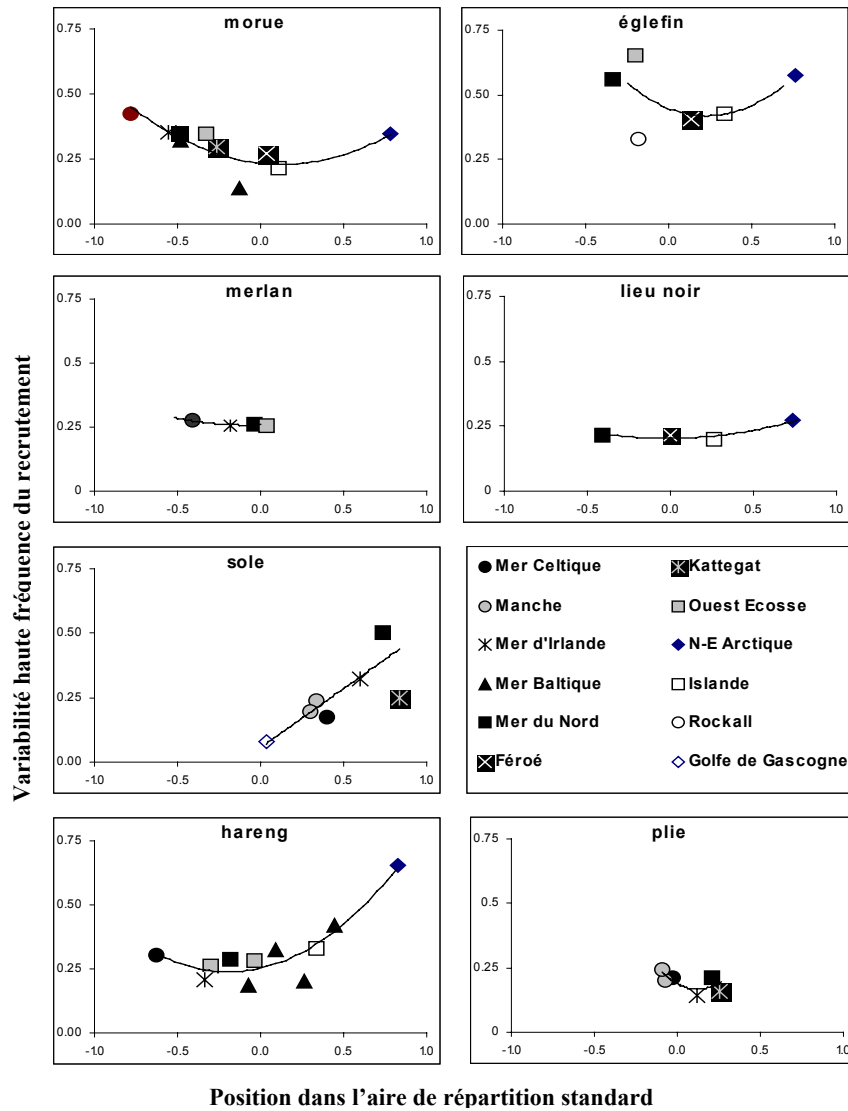


Figure IV.8 : Relation entre la variabilité du recrutement et la position des populations dans l'aire de répartition standard pour les 7 principales espèces et courbe de la régression du modèle quadratique.

3.4. Analyse de la sensibilité de la relation aux incertitudes sur les estimations de la variabilité du recrutement et sur la position biogéographique des populations.

3.4.1 Sensibilité aux erreurs commises sur les estimations de la variabilité du recrutement

Comme il a été montré dans le premier chapitre, un certain nombre de sources d'erreurs peuvent contribuer à limiter la fiabilité des estimations d'abondances de recrues issues des analyses de cohortes. Certaines sources d'erreurs, comme celles liées aux problèmes de détermination de l'âge ou à l'estimation des rejets, peuvent notamment conduire à sous estimer la variabilité du recrutement des populations. Malgré ces incertitudes sur la variabilité du recrutement, une relation significative est observée à l'échelle de l'ensemble des populations du Nord-Est Atlantique entre $var_{hf}(R)$ et l'indice de position.

L'estimation que l'on peut faire de la variabilité du recrutement d'une population dépend également de la longueur de la série chronologique dont on dispose (Myers, 2002; Rothschild et Dinardo, 1987). Lorsqu'on considère la variabilité totale (basses et hautes fréquences), cette relation peut s'expliquer par le fait que la variabilité liée aux tendances à long terme est d'autant plus importante que la série est longue. Dans le cas présent, cette relation ne devrait pas exister puisque la variabilité basse fréquence n'est pas considérée. On observe cependant une corrélation significative de $r = 0.463$, ($p < 0.001$) entre la variabilité haute fréquence calculée pour les 62 populations et la longueur des séries utilisées. Ceci est probablement lié au fait que le nombre de pics de recrutement contribuant de façon prépondérante à la variabilité augmente avec le nombre d'années contenues dans la série.

On a donc voulu s'assurer que la relation entre la variabilité du recrutement et la position dans l'aire de répartition n'est pas un artéfact de ce lien entre variabilité et longueur des séries. Pour tenir compte de cette dépendance de la variabilité à la taille des séries, un terme linéaire a été ajouté au modèle 1 :

$$\text{modèle 2} \quad var_{hf}(R) = \alpha N + \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma \quad (IV.5)$$

où N désigne le nombre d'année constituant la série chronologique d'abondance de recrues.

Le terme correspondant à l'effet de la longueur des séries, α , intervient significativement dans l'ajustement du modèle 2 (tableau IV.7) et les ajustements obtenus sont plus précis que ceux obtenus avec le modèle 1 (tableau IV.5).

Une partie de la relation est due au fait que la forte variabilité du recrutement de certaines populations en limite de répartition pourrait être liée à la longueur des séries dont on dispose. Les populations d'églefin et de hareng de la zone Norvège – mer de Barents par exemple, ont une forte variabilité du recrutement (0.578 et 0.653) qui peut en partie être liée à la longueur des séries (51 et 69 ans).

Lorsque l'effet des différences de longueur des séries est pris en compte dans le modèle 2, le terme du second ordre de la relation quadratique, β_1 , reste cependant significatif. Les résultats de l'ajustement du modèle 2 indiquent donc que l'augmentation de la variabilité du recrutement du centre vers les marges des aires de répartition n'est pas un artéfact du lien entre $var_{hf}(R)$ et la longueur des séries chronologiques

Tableau IV.7 : Résultats de l'ajustement du modèle 2

| | Toutes les populations | Toutes sauf églefin |
|--|------------------------|---------------------|
| Modèle 2 : $var_{hf}(R) = \alpha N + \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma$ | | |
| α | = 0.004 ** | = 0.003 * |
| β_1 | = 0.170 * | = 0.220 ** |
| β_2 | = -0.035 | = -0.043 |
| R^2 | = 0.277 ** | = 0.362 ** |
| n | 62 | 56 |

3.4.2 Sensibilité aux imprécisions de la position biogéographique des populations

- **Introduction**

L'augmentation de la température moyenne de la mer dans l'Atlantique Nord-Est au cours des dernières décennies est responsable de modifications de la biogéographie des espèces. Beaugrand et al. (2002) ont par exemple mis en évidence un glissement de 10 degrés de latitude vers le Nord pour certaines espèces de copépodes à affinité pour les eaux chaudes. Un glissement vers le Nord plus modeste (2° de latitude) est également décrit pour le zooplancton et les organismes intertidaux de Manche Ouest (Southward et al., 1995).

Les poissons ont également repoussé leurs limites de répartition vers le Nord. Bénéficiant du réchauffement des eaux, des espèces d'origine subtropicale ont progressivement colonisé le Golfe de Gascogne au cours des 4 dernières décennies et sont maintenant relevées au Nord de l'Irlande (Blanchard et Vandermeirsch, 2005; Quero et al., 1998; Stebbing et al., 2002). L'analyse des données des campagnes IBTS montre que la distribution des populations de poissons de mer du Nord s'est, pour la majorité d'entre elles, décalée vers le Nord durant les 25 dernières années (Perry et al., 2005). Pour les espèces dont la frontière biogéographique se situe en mer du Nord, ce phénomène s'accompagne d'un déplacement vers le Nord de la limite de répartition.

Ces changements dans la biogéographie des espèces peuvent contribuer à biaiser l'indice de position des populations dans l'aire de répartition standard défini pour tester la SRH. Par ailleurs, la détermination de la latitude des populations, telle qu'on la définit plus haut, et la délimitation des aires de répartition issues de Whitehead et al. (1989) constituent en elles-mêmes des sources de données assez imprécises. Il importe donc de tester la robustesse des

résultats du test de la SRH aux incertitudes des indices de la position des populations dans l'aire de répartition des espèces.

- **Test de la sensibilité aux incertitudes de la position des populations.**

La sensibilité des résultats de l'ajustement du modèle 1 a été testée pour différents degrés d'incertitude sur l'indice de position des populations (± 0.05 , ± 0.1 et ± 0.2 pour un indice défini sur $[-1, 1]$). Pour chacun de ces niveaux d'incertitude, 1000 jeux de 62 indices de position bruités ont été générés en ajoutant à la valeur d'origine de l'indice un terme d'erreur variant selon une loi uniforme soit :

$$pos'_{k, popi} = pos_{popi} + \mathcal{E}_{i,k} \quad (IV.6)$$

avec pos_{popi} l'indice de position d'origine de la population i , $pos'_{k, popi}$ l'indice de position bruité de la population i pour le $k^{\text{ième}}$ jeu de donnée simulé, et $\mathcal{E}_{i,k}$ un terme d'erreur suivant une loi uniforme (par exemple une loi $U(-0.5, 0.5)$ pour le niveau d'incertitude ± 0.05).

Le modèle 1 a ensuite été ajusté pour chaque jeu d'indices de position bruité et pour les 3 niveaux d'incertitude. La distribution des 1000 probabilités des tests de Student sur le paramètre β_l pour les différents cas de figure est présentée sur la figure IV.9.

- **Résultats**

Pour les niveaux d'incertitude sur l'indice de position des populations de ± 0.05 et ± 0.1 , la probabilité du test de Student du paramètre β_l dans le modèle 1 est toujours inférieure à 0.05 pour les 1000 jeux de données simulées (figure IV.9). Pour ces niveaux d'incertitudes, la probabilité ne dépasse jamais 0.01 lorsqu'on exclut les populations d'églefin. Le coefficient β_l reste significatif au seuil des 5% pour une incertitude de ± 0.2 sur l'indice de position lorsqu'on exclut l'églefin. Pour ce même niveau d'incertitude, la probabilité associée à β_l dépasse fréquemment 0.05 lorsque le test porte sur toutes les populations.

- **Discussion**

Ces modifications de la biogéographie des espèces sous l'effet du réchauffement climatique affectent la précision de l'indice de position qui a été développé ici. L'ampleur de ces changements est cependant pour l'instant probablement trop limitée pour causer une modification profonde de la biogéographie des espèces. Le déplacement moyen des aires de répartition pour un ensemble de 1700 espèces terrestres et aquatiques trouvé par Parmesan et Yohe (2003) est de 6.1 km par décennie. Il y a peu de données concernant les espèces commerciales de poissons qui permettent de donner un ordre de grandeur de l'amplitude des changements biogéographiques qui ont pu avoir lieu. L'augmentation de la proportion des espèces d'origine méridionale dans les captures par rapport aux espèces d'affinité plus boréale (sole / plie, lieu jaune / lieu noir) suggère des changements dans la dynamique des populations locales de ces espèces pouvant conduire à un déplacement des aires de répartition vers le Nord (Brander et al., 2003). En mer du Nord, les frontières biogéographiques des espèces commerciales et non commerciales en limite de répartition se seraient déplacées de 300 km en moyenne (Perry et al., 2005). En supposant un glissement de la limite Nord des aires de répartition de 500 km vers le Nord, l'erreur commise sur l'indice de position serait alors en moyenne de 0.13. Pour cette erreur moyenne, de l'ordre du niveau d'incertitude de ± 0.05 , les résultats du test confirment toujours l'augmentation de la variabilité du recrutement du centre de l'aire de répartition vers les bords. L'existence

d'un certain degré d'imprécision dans l'indice de position des populations ne remet donc pas en cause la validation de la SRH.

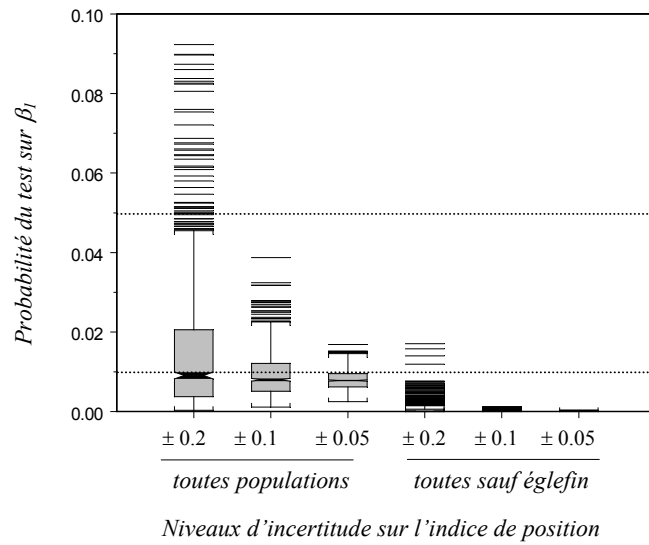


Figure IV.9 : Distribution de la probabilité du test de significativité de β_1 dans le modèle 1 ajusté pour 1000 jeux de données pour différents niveaux d'incertitude sur l'indice de position des populations

3.5. Discussion

- **Synthèse des résultats**

Les résultats de cette analyse montrent l'augmentation de la variabilité du recrutement des populations du centre de l'aire de répartition vers les bords pour les populations de poissons du Nord-Est Atlantique. Ces résultats viennent corroborer ceux obtenus par Myers (1991), et montrent que cette relation est robuste lorsqu'on la teste sur un plus grand nombre d'espèces, avec des séries chronologiques plus longues. De plus, cette relation est testée ici en faisant directement référence à la biogéographie des espèces, ce qui n'était pas le cas dans les précédentes études où il était fait uniquement référence à la latitude.

Le modèle quadratique n'explique toutefois qu'une part assez limitée de la variance des données, même lorsque l'on prend en compte l'influence de la longueur des séries et qu'on élimine l'espèce en désaccord avec la relation testée. Malgré cela, l'augmentation de la variabilité du recrutement vers les bords des aires de répartition est un résultat robuste aux différentes sources d'erreurs testées : erreurs d'évaluation de l'abondance du recrutement par les analyses de cohortes, artéfact de la longueur des séries et modification de la biogéographie des espèces sous l'effet du réchauffement des eaux.

La relation est en revanche rarement significative quand elle est testée à l'échelle des espèces. En effet, si les tests confirment la SRH pour la morue, au moins un des deux tests rejette l'hypothèse pour les autres espèces. Pour le hareng, la concavité est effectivement observée, mais le minimum de variabilité est rencontré dans la partie Sud de l'aire de répartition. Pour les autres espèces, le faible nombre de populations et la couverture partielle de l'aire de répartition sont les principales causes d'absence de significativité de la relation. C'est typiquement le cas pour la sole, pour laquelle le test non paramétrique confirme que la variabilité du recrutement augmente du centre vers la limite Nord de distribution. Malgré cela, le modèle quadratique ne donne pas d'ajustement significatif car il n'est ajusté que sur la partie Nord de l'aire de répartition. La faible variabilité observée pour les plies, et l'absence de lien avec l'indice de position peut s'expliquer par le fait que les populations sont toutes situées à proximité du centre de l'aire de répartition. La série de recrutement publiée par Kovtsova et Boitsov (1995) pour la population de plie de mer de Barents indique une variabilité substantiellement plus élevée pour cette population, située près de la limite Nord de répartition de l'espèce ($var_{ij}(R) = 0.410$, calculé à partir de ces données). Ainsi, pour la plie et la sole, la variabilité du recrutement des populations semble suivre la relation attendue, même si les tests rejettent l'hypothèse. Pour le merlan et le lieu noir, il n'y a que 4 points pour tester la relation. La seule espèce pour laquelle les observations sont clairement en contradiction avec l'hypothèse est l'églefin. Les populations de mer du Nord et d'Ouest Ecosse, situées à proximité du centre de la distribution, présentent les variabilités les plus élevées.

- **Interprétation macroécologique de la relation observée**

L'augmentation de la variabilité du recrutement du centre vers les bords des aires de répartition indique que l'effet des fluctuations environnementales sur le recrutement est plus marqué pour les populations en bordure de ces aires que pour celles au centre. Des variations de l'importance du forçage climatique sur la dynamique des populations à travers

l'aire de répartition des espèces ont déjà été montrées pour un certain nombre d'espèces terrestres (Garcia et Arroyo, 2001; Randall, 1982; Redpath et al., 2002). Cette influence plus marquée sur les marges des aires de répartition est fortement liée au fait que la délimitation des aires de répartition des espèces dépend des limites d'adaptation des espèces aux conditions climatiques (Garcia et Arroyo, 2001).

En effet, d'après la théorie des enveloppes bioclimatiques, la répartition géographique des espèces est couplée à des gradients environnementaux, et les limites de répartition (altitudinales / bathymétriques et latitudinales) sont déterminées par les limites de tolérance physiologique des organismes aux facteurs physiques du milieu (Pearson et Dawson, 2003). Cette vision basée uniquement sur la physiologie est parfois contestée par l'argument que la distribution d'une espèce est également déterminée par d'autres facteurs écologiques, comme les abondances des espèces concurrentes, proies ou hôtes et les possibilités de dispersion des individus (Davis et al., 1998; Gross et Price, 2000). Les distributions de nombreuses espèces de plantes (Woodward, 1987), d'oiseaux (Root, 1988) et de poissons (Briggs, 1974) apparaissent cependant structurées avant tout par des gradients environnementaux, tel que le gradient latitudinal de température.

Les populations vivant à proximité des limites de répartition doivent donc faire face à des conditions environnementales pour lesquelles elles sont peu adaptées, ce qui explique que l'influence de ces facteurs abiotiques sur leur dynamique est particulièrement forte. Sur les bords des aires de répartition, les populations sont souvent des populations puits (Brown, 1984), qui subissent de fréquents épisodes d'extinction/recolonisation (Doherty et al., 2003). Sur les marges de l'aire de répartition, les conditions environnementales sont souvent limitantes pour l'espèce, sauf certaines années où elles peuvent devenir favorables et permettent l'apparition de bons recrutements. C'est probablement le cas pour les populations de morue, églefin et hareng de Norvège, situées à la limite Nord de leur distribution, qui ont tendance à présenter des pics de recrutement synchrones (cf. chapitre III) lorsque des anomalies positives de température se produisent (Ottersen et Loeng, 2000).

Le centre de l'aire de répartition, en revanche, doit correspondre aux conditions environnementales optimales pour l'espèce, lui permettant d'atteindre ses plus fortes densités (règle du « centre abondant ») (Brown, 1984; Gaston, 1990; Rapoport, 1982; Whittaker, 1975). Ces conditions étant optimales, elles sont peu limitantes pour le recrutement, et leurs fluctuations ont peu de répercussions.

Les facteurs densité-dépendants, comme la prédation ou la compétition, jouent également théoriquement un rôle dans ces différences de dynamique des populations selon leur position biogéographique (Gaston, 1990). D'après la règle du « centre abondant », ces facteurs densité-dépendants devraient intervenir plus fortement sur la dynamique des populations au centre des aires de répartition. Les mécanismes régulateurs inhérents à la densité-dépendance devraient donc contribuer à limiter plus fortement les variations des populations occupant le centre des aires de répartition, et contribuer à expliquer le schéma de variabilité du recrutement observé. Cependant, l'effet de ces facteurs densité-dépendants peut aussi contribuer à l'apparition d'oscillations dans les variations des populations liées à des phénomènes de résonance (Bjoernstad et al., 1999; May, 1981). De plus la règle du centre abondant est loin d'être une règle générale pour les espèces (Sagarin et Gaines, 2002).

3.6. Conclusion

L'importance de l'influence de l'environnement sur le recrutement varie en fonction du degré d'adaptation de la population à son milieu. La position géographique des populations dans l'aire de distribution des espèces est un bon indicateur de l'adaptation d'une population aux conditions environnementales dans lesquelles elle vit. L'influence de l'environnement pour des populations vivant sur les marges des aires de répartition est donc plus déterminante que pour les populations vivant près du centre. Ceci explique le schéma d'un accroissement de la variabilité du recrutement du centre vers les bords des aires de répartition qui est mis en évidence.

4. Effet de la température sur le recrutement et position biogéographique des populations

La température est un paramètre clef de l'environnement, connu pour influencer les organismes aux différents stades de leur vie. La température a un effet sur la croissance et la mortalité des larves de poissons (Pepin, 1991), la croissance (Brander, 1995), maturité (Tyler, 1995), et ponte des adultes (Brander, 1994). La température est par ailleurs le facteur environnemental qui joue probablement le plus grand rôle dans la détermination des limites Nord et Sud des aires de répartition des espèces de poisson. On peut donc s'attendre à ce que les différences de sensibilité du recrutement à l'influence de l'environnement correspondent en partie à des différences d'effet de la température selon la position biogéographique des populations.

L'analyse de l'effet de la température sur le recrutement à l'échelle macroécologique est faite dans cette partie, afin de voir si cet effet est plus marqué pour les populations en limite de répartition que pour celles du centre des aires. Dans un premier temps on regardera quelle est l'influence de la température sur la physiologie des organismes, à partir de l'exemple du taux de croissance des larves de morue. Dans un second temps on regardera s'il existe des indications de différences d'effets de la température sur le recrutement suivant la position des populations dans l'aire de répartition des espèces en comparant les valeurs des corrélations entre le recrutement et la température des différentes populations.

4.1. Réponse des fonctions physiologiques et biogéographie

Des expérimentations menées sur des larves de morues nourries à satiété après éclosion montrent une augmentation du taux de croissance avec la température (Björnsson et Steinarsson, 2002). Cependant, une croissance forte pour des températures élevées ne peut être réalisée que si la nourriture est assez abondante pour compenser l'augmentation des besoins du métabolisme (augmentation de la cinétique enzymatique avec la température). Des observations de la croissance (mesurée par le ratio ARNm / ADN) de larves de morue et d'églefin en milieu naturel suggèrent l'existence d'une réponse à la température selon une courbe en cloche (Buckley et al., 2004). Cette réponse a pu être caractérisée expérimentalement par Jordaan et Kling (2003) qui ont déterminé une température optimale pour la croissance des larves de morues de 7.9°C. Au dessus de cette température optimale, l'efficacité de l'utilisation pour la croissance de l'énergie ingérée est diminuée par l'accroissement des besoins du métabolisme de maintien (respiration, fonctionnement cellulaire...) et par des changements de conformation des enzymes qui limitent l'activité de celles-ci (Jobling, 1997).

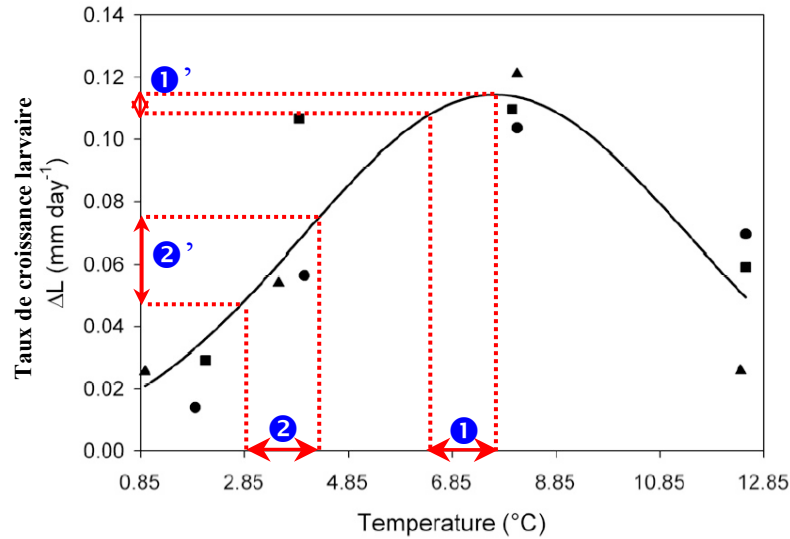


Figure IV.10 : Modèle de la relation entre croissance des larves de morue et température (d'après Jordaan et Kling, (2003)) et différence des effets des fluctuations de la température selon la température moyenne.

Le taux de croissance des jeunes larves, mais aussi des stades de développement plus avancés (Björnsson et al., 2001), est influencé par la température de l'eau suivant une courbe en cloche, passant par une croissance maximale, observée pour une température optimale (figure IV.10). Les variations de la température dans des valeurs proches de l'optimum (❶) ont une influence faible sur le taux de croissance (❶'). Des variations de même amplitude mais à des températures très inférieures à l'optimum (❷) causent des variations importantes du taux de croissance (❷').

Le taux de croissance des larves des populations vivant dans des eaux froides est donc plus faible, et plus influencé par les variations de température. Lorsque la croissance est faible, le stade larvaire dure plus longtemps, ce qui conduit à une forte mortalité cumulée durant ce stade, et donc à un faible taux de survie. Réciproquement, le taux de survie diminue également pour des températures élevées, du fait d'une moins bonne croissance larvaire, et d'un taux de mortalité accru par d'autres effets néfastes de la température (risque élevé de malformation des larves, taux de prédation accru par l'augmentation du temps dédié à la recherche de nourriture, baisse des capacités natatoires liée à la mauvaise condition des larves (Jordaan et Kling, 2003)). Le taux de survie des larves, et donc le succès du recrutement, doit donc être optimal pour des températures modérées, proches de la température optimale pour la croissance, et décroître pour des températures plus élevées ou plus basses.

Au niveau de l'espèce, sur l'ensemble des populations, il est donc probable que la croissance et le recrutement répondent suivant une courbe en cloche aux variations de la température dans la gamme de tolérance de l'espèce. Ainsi une même variabilité interannuelle de la température aurait une influence plus marquée sur le recrutement des populations situées en limite de répartition.

4.2. Lien entre les corrélations recrutement - température et la position biogéographique des populations.

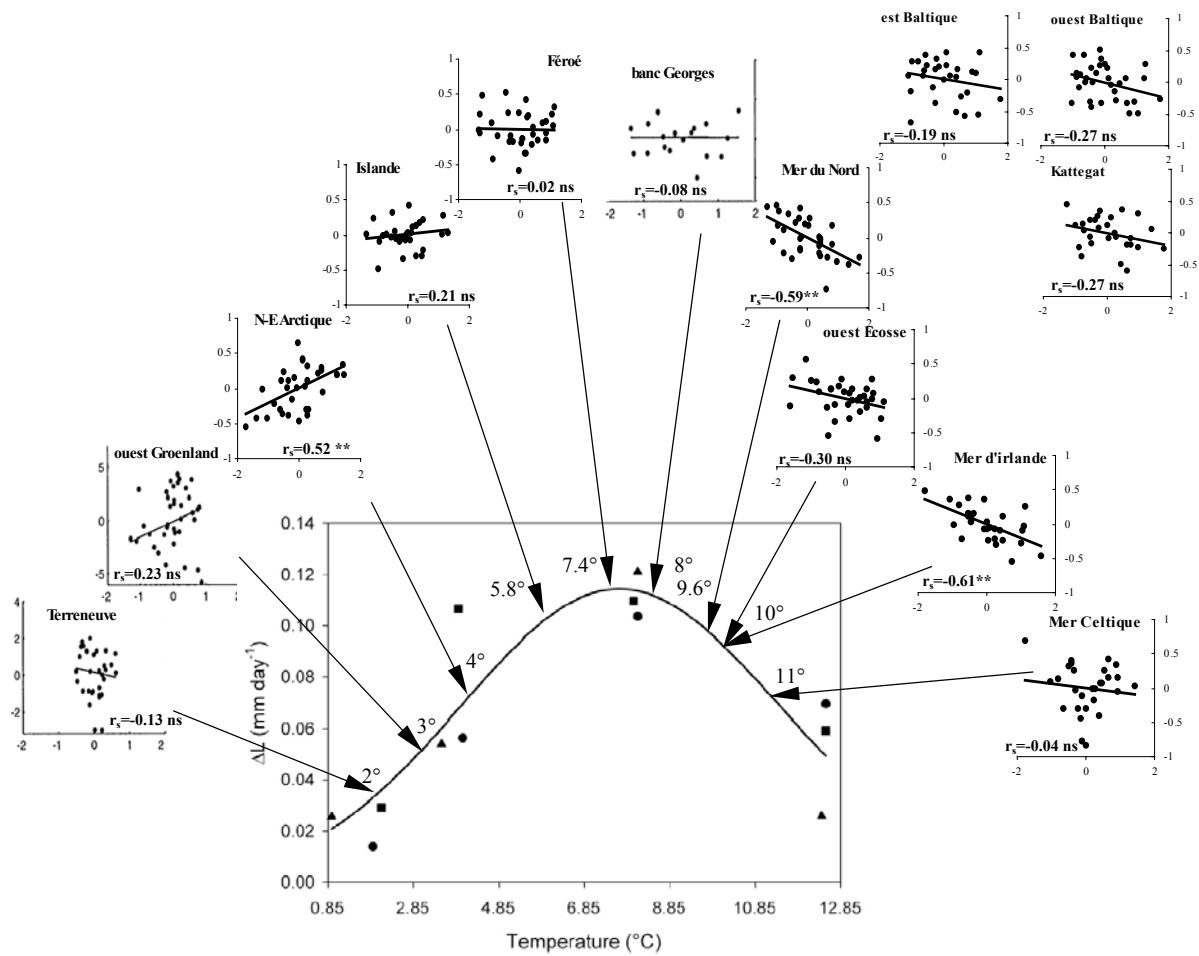
D'après Shepherd et al. (1984), la forme en cloche de la réponse physiologique des organismes à la température devrait se traduire par une absence apparente de lien entre le recrutement et la température pour les populations situées au centre des aires de répartition, et par un effet de la température décelable pour les populations en limite de répartition. Il semble en effet que l'influence plus marquée de l'environnement sur le recrutement des populations en limite de répartition se traduit par des corrélations recrutement – température plus robustes sur les marges des distributions (Myers, 1998).

On regarde ici comment varient les valeurs des corrélations entre le recrutement des populations et les variations de la température selon la position biogéographique pour les populations d'Atlantique Nord-Est. Les résultats de travaux antérieurs concernant la morue constituent un premier exemple pédagogique. On verra ensuite en quelle mesure ces résultats peuvent être étendus aux cas des autres espèces.

4.2.1 Exemple de la morue

Le lien entre la température et le recrutement de la morue a déjà été analysé par Planque et Frédou (1999). Leur travail illustre bien l'existence d'un effet différentiel des fluctuations de l'environnement selon la position géographique des populations. La figure IV.11 présente une interprétation des résultats de cette analyse, que l'on a étendue à l'ensemble des populations de morues prises en compte dans le présent travail. Pour chaque population, le graphique représente la relation entre les anomalies annuelles du recrutement (en log) et les anomalies de température de surface. Le sens de la relation recrutement - température est indiqué par la droite de régression linéaire. Chaque population est positionnée sur la courbe du taux de croissance (figure IV.10) en fonction de la température moyenne de la zone où elle vit. Les populations de Terre-neuve, de l'Ouest Groenland et du Banc Georges ont été empruntées à l'analyse de Planque et Frédou afin de couvrir la totalité de la gamme thermique de la morue.

L'influence de la température sur le recrutement des populations n'est que rarement significative (3 populations sur 13). En revanche, lorsqu'on compare les pentes des droites de régression des différentes populations, on voit apparaître assez nettement une relation à l'échelle spécifique entre le recrutement et la température. Les populations vivant dans les eaux froides montrent généralement une corrélation positive, celles situées au milieu de la gamme de température ne montrent pas de relation, et les populations des eaux plus chaudes présentent généralement une pente négative.



Pour chaque population, le graphique représente la relation entre les anomalies annuelles du recrutement et les anomalies de la température de surface (recrutement \log_{10} , sauf pour Terre-neuve et Ouest Groenland : \log_2 anomalies de température pour les mois de février à juin).

Pour chaque population, la droite de régression linéaire et le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre la variabilité du recrutement et la température sont représentés.

Les graphiques pour les populations de Terre-neuve, du Banc Georges et d'Ouest Groenland sont issus de Planque et Fredou (1999).

Les températures indiquées par les flèches pour chaque population correspondent aux moyennes des températures sur le fond issues de Brander (1994)

Les populations de la mer Baltique et du Kattegat ne sont pas incluses dans cette figure car on ne disposait pas de données sur la température moyenne sur le fond.

Figure IV.11 : Evolution de la relation recrutement – température à travers la gamme de tolérance thermique de la morue, en relation avec la courbe du taux de croissance larvaire en fonction de la température de Jordaan et Kling (2003).

4.2.2 Analyse des corrélations recrutement-température pour l'ensemble des espèces

On a voulu voir si le résultat obtenu pour la morue était observé également pour les autres espèces. Pour chaque population, on a donc calculé le coefficient de corrélation entre les variations du recrutement (en log) et les anomalies de température moyennes pour les mois de février à juin. On a regardé ensuite comment variait la valeur de cette corrélation en fonction de l'indice de position des populations dans l'aire de répartition des espèces.

Pour les populations de morue, la relation recrutement - température à l'échelle de l'espèce est bien apparente sur la figure IV.12 : la valeur du coefficient de corrélation croît avec celle de l'indice de position dans l'aire de répartition. Cette relation n'est cependant pas généralisable à l'ensemble des espèces. Elle est partiellement observée pour l'églefin pour lequel les populations proches du centre de l'aire de répartition montrent une corrélation faible et la population la plus proche de la limite Nord montre une corrélation positive. Elle n'est pas apparente pour les autres espèces, pour lesquelles des corrélations fortes peuvent concerner des populations au centre des aires de répartition (par exemple des corrélations négatives pour la plie) et des corrélations faibles sont trouvées pour des populations proches des limites de répartition (pour la sole ou le hareng).

A l'échelle de l'ensemble des populations la relation, bien qu'assez imprécise, est cependant apparente : les corrélations concernant des populations d'indice de position positif sont majoritairement positives, et les corrélations concernant des populations d'indice de position négatif sont généralement négatives. Un nombre important de populations situées près du centre des aires de répartition montrent cependant des corrélations fortes.

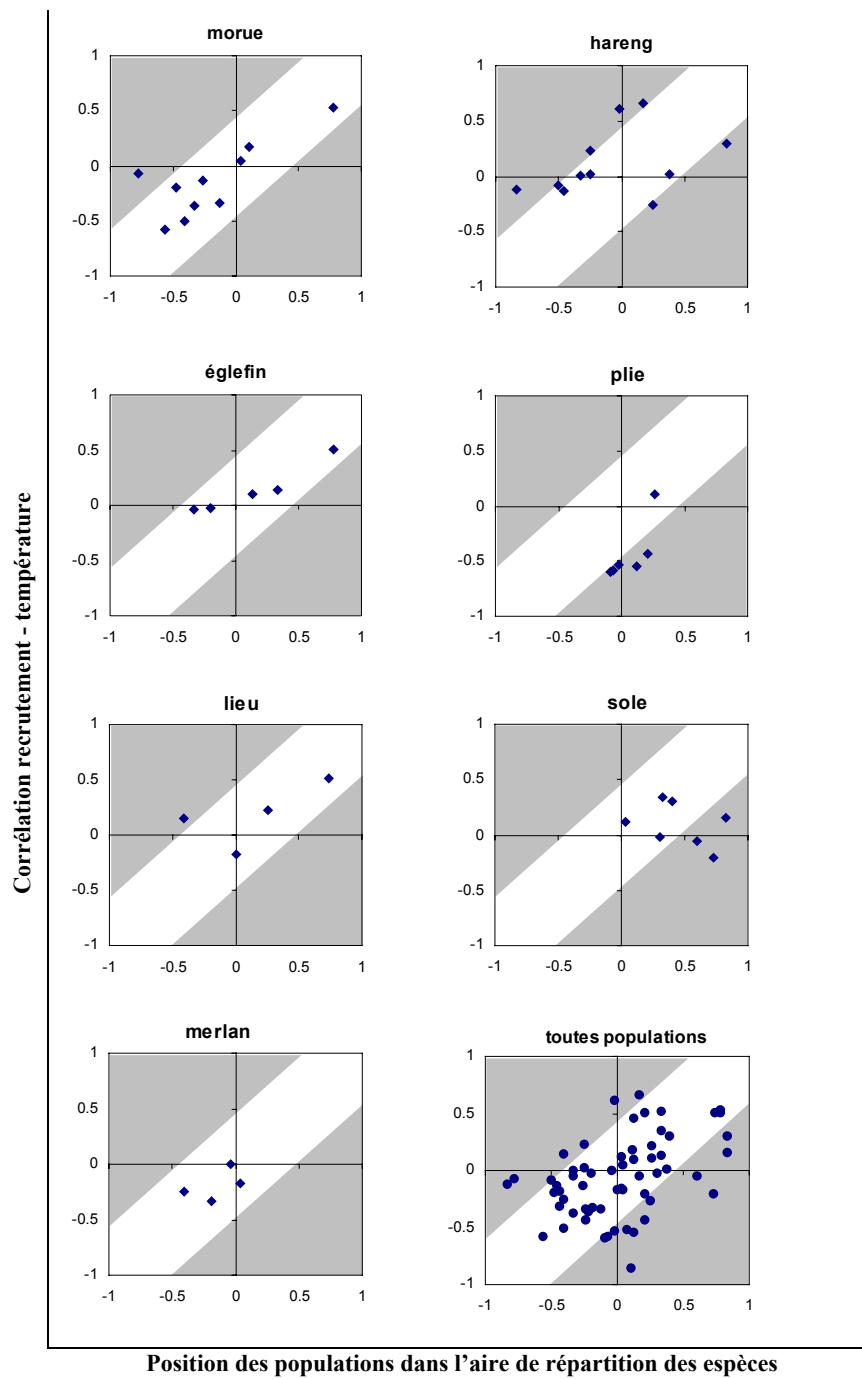


Figure IV.12 : Relation entre la valeur du coefficient de corrélation entre le recrutement des populations et la température en fonction de la position des populations dans les aires de répartition des espèces. La zone blanche représente les valeurs de corrélations attendues pour un effet négatif de la température près de la limite Sud et positif près de la limite Nord.

4.2.3 Discussion

On a implicitement fait la correspondance entre aire de répartition géographique et gamme de température à laquelle l'espèce est adaptée. Cette supposition reposait sur l'approximation que la température diminuait de façon linéaire avec la latitude. A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, cette approximation est acceptable (figure IV.13). Pour les espèces présentes à la fois sur les bordures Ouest et Est de l'Atlantique, elle ne l'est plus. Pour la morue et le hareng, par exemple, les populations qui fréquentent les eaux les plus froides sont celles du Nord de Terre-neuve (55° de latitude Nord, température moyenne au fond de 2°C, (Brander, 1995)). L'endroit où ces espèces rencontrent la limite inférieure de leur gamme de tolérance à la température ne correspond pas à leur limite Nord de répartition où la température est légèrement supérieure à celle de Terre-neuve (mer de Barents, 72° latitude Nord, température moyenne annuelle sur le fond de 4°C (Brander, 1995)). L'indice de position pour ces deux espèces est donc légèrement biaisé.

D'autre part, les résultats des corrélations sont potentiellement dépendants du choix de la période de l'année sur laquelle la variabilité de la température est calculée. Le choix de la période février – juin, est inspiré de l'analyse de Planque et Frédou, qui choisissent cette période car elle englobe les périodes de ponte des différentes populations de morues. Si certaines populations pondent en automne (comme le hareng en mer Celtique et mer du Nord), la ponte pour la majorité des populations est surtout hivernale ou printanière. Le choix des mois de février à juin comme période de présence des œufs et des larves semble donc adéquat. Il existe une forte autocorrélation dans les variations mensuelles de la température, de telle sorte que la moyenne des anomalies calculées sur ces 5 mois est relativement représentative de la situation moyenne sur l'année. En effet, pour les 15 zones considérées dans ce travail, les variations des anomalies pour les mois de février à juin sont fortement corrélées aux variations des anomalies annuelles (entre 0.68 en mer Celtique, à 0.89 en mer de Norvège).

Le choix de cette période de 5 mois conduit cependant à faire l'hypothèse que l'influence de la température est surtout déterminante pour les premiers stades de développement, et peu sur les juvéniles. D'après le chapitre II, ce choix paraît judicieux. On sait cependant que pour un certain nombre de populations dont les nourriceries sont côtières, la mortalité des juvéniles peut être fortement conditionnée par les températures rencontrées lors du premier hiver (exemple de l'hiver 1963 sur la sole en mer du Nord (Rijnsdorp et al., 1992)).

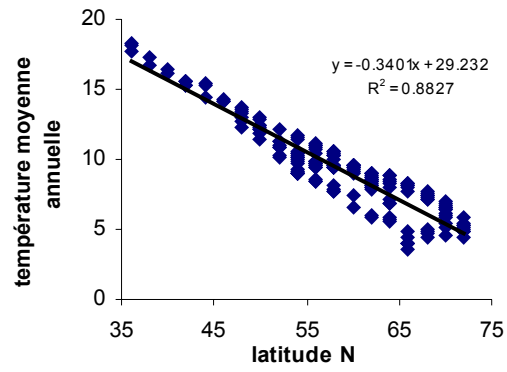


Figure IV.13 : Lien entre la température de surface (moyenne annuelle) et la latitude dans l'Atlantique Nord-Est.

4.3. Conclusion

L'influence de la température sur le recrutement de la morue change selon la position des populations dans l'aire de répartition de l'espèce. Faible et sans direction déterminée, cette influence est plus forte et conduit parfois à des corrélations significatives près des limites géographiques de la distribution de l'espèce, positive près de la limite Nord et négative près de la limite Sud. Cette relation interpopulationnelle entre le recrutement et la température, montrée par Planque et Frédou (1999) et vérifiée ici, va dans le sens de l'hypothèse d'une influence des facteurs environnementaux plus déterminante pour le recrutement des populations en limite de répartition que pour celles au centre des aires de répartition.

Cette différence d'effet de la température selon la position biogéographique des populations, peut être interprétée en considérant le lien entre la physiologie des larves de morue et la température. Sur la gamme de température à laquelle la morue est adaptée, le taux de croissance larvaire est lié à la température par une courbe en cloche. D'après cette relation, des anomalies positives de température ont un effet positif sur la croissance des larves pour les populations des eaux froides, un effet faible pour les populations des eaux proches de la température optimale et un effet négatif pour les populations des eaux chaudes.

L'effet direct de la température, via la physiologie des organismes, n'est pas la forme d'influence de la température sur le recrutement. La capacité d'une espèce à vivre dans un milieu et à s'y reproduire dépend également de son environnement biotique. Pour la morue, la température influence aussi la quantité et la qualité de la nourriture disponible pour les larves. En mer du Nord, la diminution d'abondance, liée à l'augmentation de la température de l'eau, du copépode sub-boréal *Calanus finmarchicus*, proie de prédilection des larves de morues, peut contribuer à limiter les possibilités de croissance de ces larves (Beaugrand et al., 2003). En mer de Barents, les basses températures limitent le développement de la chaîne planctonique, ce qui contribue à limiter la croissance des larves (Ottersen et Loeng, 2000).

Si l'effet de la température à l'échelle de l'espèce fournit une explication cohérente à la SRH pour la morue, cette explication semble cependant ne pas convenir pour toutes les espèces. Un certain nombre de populations situées à proximité des centres des aires de répartition montrent même un lien fort entre leur recrutement et la température. Dans le cas des populations de plies, par exemple, les corrélations négatives trouvées ici sont en accord avec les corrélations de -0.41 à -0.63 trouvées par Fox et al. (2000). Pour ces populations, situées près du centre de l'aire de répartition de l'espèce et dont la variabilité du recrutement est assez faible (cf. figure IV.3), les variations du recrutement sont fortement influencées par la température. Le fait que le recrutement soit influencé significativement par la température ne reflète donc pas nécessairement l'importance globale du forçage environnemental sur les processus du recrutement, dont la variabilité du recrutement est le reflet.

A l'échelle de l'ensemble des populations de toutes les espèces confondues, la règle de corrélations recrutement - température négatives pour les populations proches de la limite Sud et positives pour les populations proches de la limite Nord est grossièrement retrouvée

(figure IV.12). L'effet différentiel de la température sur le recrutement suivant la position des populations semble donc malgré tout être une des raisons principales de l'existence d'une plus forte importance de l'effet de l'environnement sur les bords des aires de répartition.

5. La pêche modifie-t-elle la sensibilité des populations aux variations de l'environnement ?

5.1. Introduction

L'effet le plus évident de la pêche est la réduction de l'abondance des populations de poissons. La diminution de l'abondance des adultes peut conduire à une réduction de la mortalité densité dépendante causée par les adultes, par prédation ou concurrence avec les juvéniles. Cette diminution de la mortalité densité-dépendante augmente l'importance relative de la mortalité stochastique densité-indépendante liée à l'influence environnementale (Myers, 2001).

De plus, du fait qu'elle cible principalement les individus les plus âgés, l'exploitation modifie également la structure démographique des populations et provoque une réduction de l'âge moyen et une diminution de la diversité des classes d'âges des géniteurs. La ponte d'une population très exploitée est réalisée essentiellement par des jeunes femelles. Pour la morue d'Islande, par exemple, les œufs émis par les femelles les plus âgées sont de plus grande taille que les œufs des jeunes femelles, et produisent des larves qui ont de meilleures chances de survie (Marteinsdottir et Steinarsson, 1998). Chez le sébaste *Sebastes melanops*, les larves issues de femelles de 12 ans profitent de réserves métaboliques plus importantes et grossissent quatre fois plus vite que les larves produites par des femelles de 5 ans (Berkeley et al., 2004). La diminution du nombre des femelles les plus âgées conduit donc à la production d'œufs et de larves dont le taux de survie est potentiellement moins bon, et plus directement dépendant des conditions environnementales rencontrées.

Pour certaines populations de morue et de hareng, il a également été montré que la localisation (Begg et Marteinsdottir, 2002) et la durée (Lambert, 1990; Marteinsdottir et Thorarinnsson, 1998) de la ponte dépendent de l'âge des géniteurs. La diminution du nombre de classes d'âge dans la population se traduirait alors par une ponte s'effectuant sur une période plus courte et dans une zone réduite. Ceci augmenterait le risque de non coïncidence (spatiale ou temporelle) entre la production des larves et celle de leur nourriture et accroîtrait l'influence des variations de l'environnement (par son contrôle sur le timing et la localisation des blooms planctoniques) sur la survie des jeunes stades de vie (Brander, 2005; Mertz et Myers, 1994b).

Par ces différents effets, l'exploitation serait un facteur d'augmentation de la dépendance du recrutement à l'influence des conditions environnementales. L'analyse de Brander (2005) soutient cette hypothèse. Elle montre que la variabilité des conditions environnementales liée aux variations de la NAO, a un effet plus marqué sur le recrutement des six populations de morues qu'il étudie, pour les périodes où les populations sont à de

bas niveaux d'abondance. Ce travail de Brander faisait suite à une méta-analyse de Myers (2001) portant sur plus de 100 stocks, montrant que la variabilité du recrutement augmentait lorsque les populations sont fortement déprimées par la pêche.

Le rôle de l'exploitation comme facteur d'accentuation de la sensibilité du recrutement des populations à la variabilité des conditions environnementales est étudié ici en analysant le lien entre la variabilité du recrutement et la pression de pêche (ou le niveau de biomasse féconde). Dans un premier temps, on regardera, pour chaque population, si les changements de niveau de biomasse féconde perceptibles dans les données ont donné lieu à des changements de variabilité du recrutement. Dans une seconde analyse, on regardera si les différences de pression de pêche qu'ont supporté les différentes populations sur la période couverte par les données expliquent en partie les différences de variabilité de leur recrutement.

5.2. Lien entre le niveau de biomasse féconde et variabilité du recrutement.

5.2.1 Méthode

On teste ici l'existence d'un lien entre les changements du niveau de biomasse féconde qui pourraient résulter de l'effet de la pêche et la variabilité du recrutement correspondant à ces niveaux de biomasse féconde. Plus précisément, on cherche à voir si la variabilité des recrutements correspondant au bas niveaux de biomasse féconde observés dans les séries est supérieure à la variabilité du recrutement pour les niveaux plus élevés de biomasse féconde.

Pour chaque population, les séries de recrutement ont été séparées en deux parties de taille égale (Figure IV.14), l'une regroupant les recrutements correspondant à des valeurs de biomasses fécondes supérieures à la médiane de la série (BF_{sup}), l'autre les recrutements pour des biomasses fécondes inférieures à la médiane (BF_{inf}). Les variabilités interannuelles du recrutement pour chacune de ces deux parties de la série (notées respectivement $var_{hf}(R_{sup})$ et $var_{hf}(R_{inf})$) ont ensuite été calculées. L'indice $var_{hf}(R)$ nécessitant une transformation de chaque sous série par la méthode des différences premières, toute année isolée (telles que 1977 pour la série R_{inf} et 1988 pour R_{sup} , figure IV.14) est donc éliminée pour le calcul de la variabilité du recrutement. Cette restriction, imposée par la métrique de la variabilité utilisée, permet de calculer une variabilité sur un ensemble d'année qui correspond réellement à des portions de la série chronologique, et non à un groupe d'années isolées sans lien temporel. Ceci contraint cependant à diminuer le nombre d'années pour le calcul de la variabilité. De plus, seules les 62 populations pour lesquelles la variabilité pouvait être calculée sur 5 années consécutives au minimum dans chacune des deux sous séries du recrutement ont été conservées pour l'analyse.

Le premier test empirique de l'augmentation du recrutement pour les bas niveaux de biomasse a consisté à regarder la distribution des valeurs $\Delta var_{hf}(R_f)$, différence de

variabilité du recrutement pour les bas et haut niveaux de biomasse, exprimée en proportion de la variabilité obtenue sur la série entière, définie par :

$$\Delta \text{var}_{hf}(R) = \frac{\text{var}_{hf}(R_{\text{inf}}) - \text{var}_{hf}(R_{\text{sup}})}{\text{var}_{hf}(R)} \quad (IV.7)$$

Le second test correspond à la méthode employée par Myers (2001). L'existence d'une différence positive entre $\text{var}_{hf}(R_{\text{inf}})$ et $\text{var}_{hf}(R_{\text{sup}})$ est testée pour chaque population par un test de Student modifié pour tenir compte du faible nombre d'années dans chaque sous-série. L'augmentation de la variabilité du recrutement aux faibles niveaux de biomasse féconde est ensuite testée à l'échelle globale en combinant les probabilités des tests t par la méthode des probabilités combinées de Fisher¹.

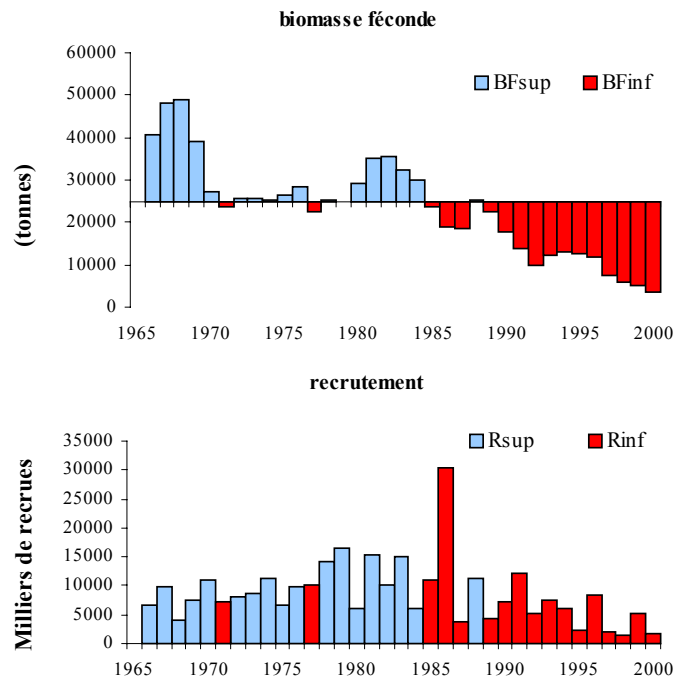


Figure IV.14 : Méthode de partition de la série du recrutement de la morue de la zone Ouest Écosse en fonction du niveau de biomasse féconde.

¹ le test des probabilités combinées de Fisher est à la base des approches dites méta-analyses, qui visent à combiner les résultats de différentes expérimentations testant la même hypothèse. Le test consiste à combiner les probabilité p_i des tests individuels (ici tests de Student) en calculant la statistique $F = -\sum_{i=1}^N 2 \ln(p_i)$. Sous l'hypothèse nulle (ici absence de différence entre $\text{var}_{hf}(R_{\text{inf}})$ et $\text{var}_{hf}(R_{\text{sup}})$), les p_i sont distribuées au hasard, et F suit une loi du Khideux à $2N$ degrés de liberté (Whitlock, 2005).

5.2.2 Résultats

La figure IV.15 présente la distribution des valeurs de $\Delta var_{hf}(R)$ obtenues pour les 62 populations. Le nombre de populations pour lesquelles la variabilité augmente lorsque la biomasse est à de bas niveaux ($\Delta var_{hf}(R) > 0$) est légèrement supérieure au nombre de populations pour lesquelles la variabilité du recrutement diminue (34 vs 28). Le faible coefficient d'asymétrie de cette distribution de -0.17 montre que la distribution est très peu dissymétrique.

Lorsqu'on sélectionne les populations qui ont eu les plus fortes amplitudes de variation de biomasse féconde (i.e. pour lesquelles $moyenne(BF_{sup}) / moyenne(BF_{inf}) > 5$), le nombre de populations dont la variabilité du recrutement a augmenté pour les bas niveaux de biomasse est proche du nombre de populations pour lesquelles la variabilité du recrutement a diminué (11 vs. 12).

Les résultats du test par la méthode des probabilités combinées de Fisher sont présentés dans le tableau IV.8. Les résultats de l'analyse de Myers (2001) sont également reproduits pour comparaison. La probabilité combinée de Fisher est inférieure au seuil des 5% seulement pour les populations de morues. Pour les autres espèces le seuil de 5% pour le risque de première espèce est toujours franchi. Même lorsque l'on restreint l'analyse aux populations qui ont connu les plus fortes variations de biomasse féconde, l'hypothèse nulle ne peut être rejetée.

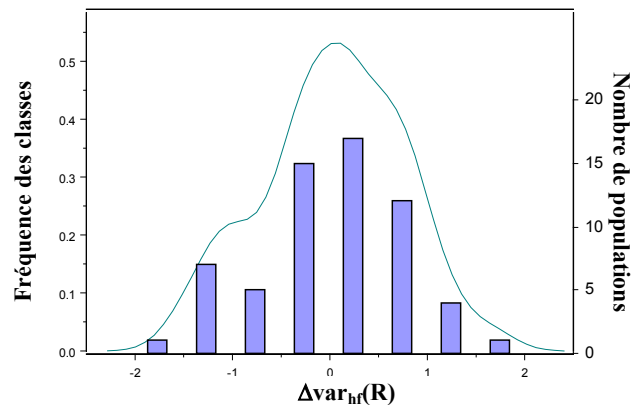


Figure IV.15 : Distribution des différences de variabilité du recrutement entre les bas et hauts niveaux de biomasse féconde.

Tableau IV.8 : Test de l'augmentation de la variabilité du recrutement pour les bas niveaux de biomasse par la méthode des probabilités combinées de Fisher, comparaison avec l'analyse de Myers (2001).

| | Ce travail | | Analyse de Myers | |
|---|------------|-------------|------------------------|---|
| | Nb pop | p(F) | Nb pop | p(F) |
| morue | 10 | 0.02 | 10 | 5.52×10^{-7} |
| églefin | 6 | 0.92 | 6 | 0.04 |
| hareng | 11 | 0.10 | 19 | 2.36×10^{-10} |
| plie | 6 | 0.86 | 1 | 0.64 |
| lieu noir | 4 | 0.11 | 2 | 0.26 |
| sole | 7 | 0.07 | 2 | 0.87 |
| merlan | 4 | 0.39 | - | - |
| global | 62 | 0.09 | 111 | 3.3×10^{-16} |
| (BF _{sup} /B _{inf} > 5) | (23) | (0.06) | Analyse non effectuée- | |

5.3. Relation entre le taux d'exploitation moyen et la variabilité du recrutement des populations.

5.3.1 Méthode

Les différences de pression de pêche que supportent les populations se traduisent par des différences de degré de délabrement de la biomasse féconde de ces populations par rapport à la biomasse féconde qui serait observée en absence de pêche. Si l'effet de la pêche sur les populations conduit à une augmentation de la sensibilité du recrutement à l'influence de l'environnement, la variabilité du recrutement des populations doit être reliée à l'intensité de la pression de pêche qu'elles subissent. Le taux d'exploitation, qui correspond à la proportion de la mortalité d'une population qui est imputable à la pêche, est considéré comme un bon indicateur de la pression de pêche à laquelle est soumise une population (Rochet et Trenkel, 2003). On a donc recherché un lien entre la variabilité du recrutement des populations et le taux d'exploitation qu'elles ont subi en moyenne sur les séries.

Pour chaque population, le taux d'exploitation moyen a été calculé sur la période où les données étaient disponibles, soit :

$$E = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N E_i = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{F_i}{F_i + M} \quad (IV.8)$$

où, F_i , est le coefficient de mortalité par pêche moyenne sur les classes d'âges exploitées l'année i , M , le coefficient de mortalité naturelle constant dans le temps et N , la longueur de la série.

Afin de tester l'existence d'un lien entre $var_{hf}(R)$ et E en considérant également le lien entre $var_{hf}(R)$ et la position des populations dans l'aire de répartition des espèces, le modèle 3 a été ajusté :

$$\text{modèle 3 : } var_{hf}(R) = \rho E + \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma \quad (IV.9)$$

Il s'agit du modèle 1 auquel un terme linéaire, de coefficient ρ , a été ajouté pour rendre compte de l'effet de l'exploitation.

5.3.2 Résultats

La variabilité du recrutement n'est pas liée au taux d'exploitation des populations (figure IV.16, coefficient de corrélation de Pearson $r = 0.134$, $p = 0.30$). L'ajustement du modèle 3 donne des valeurs identiques au modèle 1 pour β_1 et β_2 . Le coefficient du terme relatif à l'effet du taux d'exploitation n'est pas significatif ($\rho = 0.095$, $p = 0.14$ et $\rho = 0.002$, $p = 0.97$ lorsque les populations d'églefin sont exclues).

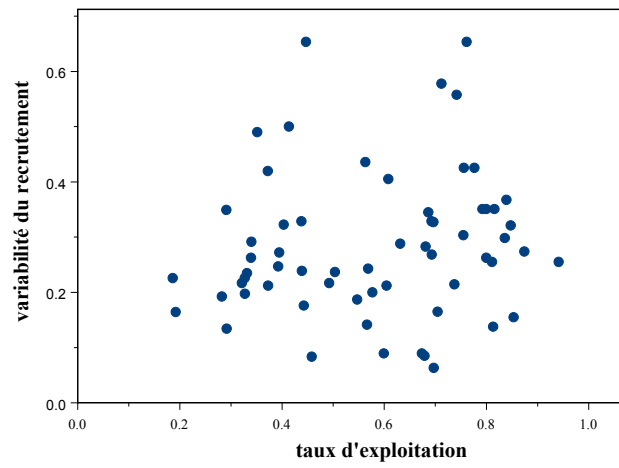


Figure IV.16 : Relation entre la variabilité du recrutement et le taux d'exploitation des populations

5.4. Discussion

Les résultats obtenus ne permettent pas de montrer l'existence d'un lien entre l'effet de l'exploitation sur le stock de géniteurs et le degré de dépendance du recrutement des populations aux conditions environnementales. Ce lien n'est observé ni lorsqu'on regarde l'effet à court terme de l'exploitation sur la biomasse d'une population, ni lorsqu'on compare les effets d'intensités d'exploitation moyennes différentes sur plusieurs décennies.

Ces résultats sont en contradiction avec ceux obtenus par Myers (2001). La différence de résultats provient probablement de la différence de variable étudiée, plus que de la différence des populations analysées. L'analyse de Myers portait en effet sur le taux de recrutement (le rapport recrutement sur biomasse féconde). L'augmentation significative de la variabilité du taux de recrutement lorsque la biomasse du stock diminue peut être expliquée par l'augmentation de la variabilité de la biomasse elle-même. En effet, pour les populations fortement exploitées, les jeunes classes d'âge occupent une place prépondérante du fait de la disparition des individus de plus grande taille. Les variations du recrutement se répercutent alors directement sur la biomasse féconde dont la variabilité augmente. Cette augmentation de la variabilité de la biomasse avec la diminution de la taille des stocks a été testée par la même méthode que celle employée pour le recrutement. Le test des probabilités combinées de Fisher conclut que l'augmentation de variabilité est très significative ($p = 9 \times 10^{-16}$ pour les 62 populations). Ainsi, même en l'absence de changement de la variabilité du recrutement, l'augmentation de la variabilité du taux de recrutement peut s'expliquer par l'augmentation de la variabilité de la biomasse lorsque les stocks sont à de bas niveaux.

L'exploitation des populations ne semble donc pas modifier le poids avec lequel les conditions environnementales influencent le recrutement des populations. La pêche ne modifie pas la relation entre l'importance du forçage environnemental (ou la variabilité du recrutement) et la position biogéographique des populations.

6. Conclusion du chapitre IV

Les différences de variabilité du recrutement rencontrées entre les populations révèlent l'existence de différents degrés d'influence des facteurs environnementaux. La variabilité du recrutement est liée par une relation faible, mais significative et robuste à différents biais concernant les données, à la position géographique des populations par rapport à l'aire de répartition des espèces. La sensibilité du recrutement d'une population au forçage que représente la variabilité des conditions environnementales est donc liée au niveau d'adaptation de cette population aux conditions du milieu dans lequel elle vit. La proximité géographique par rapport au centre de l'aire de répartition de l'espèce, exprimée en latitude, est une mesure convenable de ce niveau d'adaptation.

L'hypothèse sous-jacente à l'utilisation de la latitude est que le facteur physique déterminant pour la délimitation de la distribution des espèces, donc pour l'adaptation d'une population à son milieu, est la température. Les différences d'importance de l'effet de l'environnement responsables des différences de variabilité du recrutement semblent effectivement liées à des différences d'effet de la température suivant la position biogéographique des populations. Le lien entre la température et le recrutement des populations vivant sur les bords des aires de répartition est particulièrement fort, et de signe opposé entre la limite Sud et la limite Nord de répartition. La responsabilité de l'effet de la température est particulièrement convaincante dans le cas de la morue, mais n'apparaît pas aussi clairement pour les autres espèces.

Les autres facteurs testés pour expliquer les différences d'importance de l'influence des conditions environnementales sur le recrutement ne semblent pas intervenir de façon déterminante. La variabilité du recrutement n'augmente pas significativement du fait de l'exploitation. La variabilité du recrutement d'une population n'est pas liée à l'espèce. La variabilité du recrutement ne reflète pas le degré de variabilité des conditions environnementales.

Ce résultat a des implications pour la gestion des stocks. Par exemple, l'élaboration de projections à court terme de l'évolution d'abondance d'un stock repose sur la prévision du recrutement. Faute de modèle prédictif adéquat, la moyenne géométrique des recrutements des années précédentes est souvent utilisée. Ces prévisions risquent d'être plus incertaines pour les populations qui vivent sur les bords des aires de répartition. Pour ces populations, les prévisions pourraient cependant être améliorées, dans une certaine mesure, par une possibilité d'intégrer l'effet de facteurs de l'environnement dans les prévisions du recrutement pour l'année en cours.

Chapitre V :
Lien entre les changements à long
terme du recrutement et les
changements du climat

Introduction

Dans les deux chapitres précédents, le lien entre les variations interannuelles du recrutement et les facteurs climatiques est montré, et les raisons des différences d'intensité de réponse des populations à ces facteurs sont explicitées. Les variations du recrutement se produisent également pour une part importante sous forme de tendances de variation à long terme. Ces tendances peuvent être dues à l'effet de changements durables des conditions environnementales déterminantes, liées aux changements du climat, et à l'effet des variations de la biomasse des géniteurs liées à leur exploitation.

L'analyse des variations à long terme des abondances de populations de poissons a déjà permis de montrer l'influence des grands cycles climatiques sur la dynamique de ces populations. Durant le 20^{ème} siècle, par exemple, les alternances des périodes de fortes et faibles captures pour la sardine du Pacifique se sont produites de façon synchrone entre les stocks du Japon, des côtes du Chili et de la Californie (Kawasaki et Omori, 1988). Ces téléconnexions à large échelle des grands cycles de production des populations de petits pélagiques ont été reliées à l'influence des oscillations climatiques décennales du Pacifique (PDO : Pacific Decadal Oscillation (Chavez et al., 2003)). Ces changements périodiques des conditions climatiques, concernant l'ensemble du Pacifique, ont également une influence notable sur les captures de saumon (Mantua et al., 1997) et l'abondance de nombreuses populations de poissons pélagiques et démersaux du Nord-Est du Pacifique (Hollowed et al., 2001). L'existence de cycles similaires durant les cinq derniers siècles dans les captures des pélagiques du Nord-Est Atlantique, liés aux variations climatiques, a également été montrée (Alheit et Hagen, 1997; Cushing, 1982).

Le but de ce chapitre est d'examiner le degré de correspondance entre les changements du recrutement des populations du Nord-Est Atlantique et les variations à long terme du climat dans l'Atlantique Nord.

Une première partie a consisté à identifier des grands schémas de variation à long terme du recrutement, communs à des ensembles de populations, et à rechercher des liens entre ces grandes tendances générales de variation du recrutement et les variations d'indices climatiques à large échelle. Une seconde partie porte sur l'étude des cinétiques des variations du recrutement et du climat en analysant plus particulièrement la présence de discontinuités dans les séries et ainsi que la correspondance temporelle des dates où se produisent ces changements.

1. Typologie des variations à long terme du recrutement et lien avec les variations climatiques

Préambule

Cette partie est présentée sous la forme d'un article soumis à publication dans le journal *Fisheries Oceanography*. Il s'agit d'une version du manuscrit corrigée suivant les commentaires formulés par les trois référés, après leur première lecture.

Cet article examine le lien entre les tendances à long terme du recrutement (la période de 1970 à 1998) et les variations du climat. Dans ce but, les tendances du recrutement sont classifiées par une analyse en composantes principales effectuée sur les séries temporelles qui permet d'identifier les modes dominants de variation du recrutement. Les corrélations entre ces modes de variations du recrutement et des indices à grande échelle de la variabilité du climat sont ensuite examinées.

Le lien entre les réponses des populations aux fluctuations de la température locale et la correspondance à large échelle les grands schémas de variation du recrutement et le climat est également analysé.

Long-term trends in fish recruitment in the Northeast Atlantic related to climate change

THOMAS BRUNEL and JEAN BOUCHER

Abstract

This study investigates the temporal correspondence between the main patterns of recruitment variations among Northeast Atlantic exploited fish populations and large-scale climate and temperature indices. It is indeed of primary importance to know what changes in fish stocks productivity can be expected in response to climate change, in order to design appropriate management strategies. The dominant patterns of recruitment variation were extracted using a standardised principal component analysis (PCA). The first principal component was a long-term decline, with a stepwise change occurring in 1987. A majority of Baltic Sea, North Sea, West of Scotland and Irish Sea populations, especially the gadoids, have followed this decreasing trend. On the contrary, some herring populations, and the populations of boreal ecosystems have followed the opposite increasing trend. The dominant signal in Northeast Atlantic sea surface temperature, also extracted by a PCA, was highly correlated with the increase in Northern Hemisphere Temperature anomalies, an index of global warming. The first component of recruitment was inversely correlated with these changes in the regional and global temperature. The second principal component of recruitment was a decadal scale oscillation, which was not correlated to climate indicators. The analysis of correlations between population recruitment and local temperature also indicated that the dominant pattern of recruitment variation may be related to an effect of global warming. The effect of fishing pressure on recruitment was also discussed as a confounding factor.

Keywords : climate change ; comparative approach ; effect of fishing ; fish recruitment ; global warming ; North Atlantic.

1.1. Introduction

Global warming is discernible in temperature records since the beginning of the 20th century, but is particularly patent for the last three decades (IPCC, 2001a). According to climatic models, the warming of the past 30 years will become more pronounced during the 21st century. It is hence of primary importance to understand the impacts of climate change on ecosystems, in order to design from now on sustainable management practices for their exploitation (forestry, agriculture, fishery).

There is increasing evidence that global warming has an impact on marine life. Owing to the large amount of data collected by the Continuous Plankton Recorder, the effects of

climate change were first evidenced for planktonic species. At the scale of the northern Atlantic, a northward shift of 10° of latitude of the biogeographical boundaries of copepod species has occurred during the past four decades (Beaugrand et al., 2002). At a more local scale, changes in species abundances and diversity are observed in zooplankton communities. One well-known example of these changes is the decline in the North Sea of the sub-arctic copepod *Calanus finmarchicus*, an important food item for a number of fish species, and its replacement by *Calanus helgolandicus*, a temperate water species. For the phytoplankton, a strong increase of annual primary production was recorded at the end of the 1980s in the North Sea and oceanic regions in the west of the UK (Beaugrand et Reid, 2003). This enhanced primary production is related to a better phytoplankton growth and an extended growing season (Reid et al., 1998a). Similar changes in phenology and production are also observed for terrestrial plants and are imputed to the effect of global warming and of a higher atmospheric CO₂ concentration (Menzel et Fabian, 1999). These changes in the structure and composition of north Atlantic plankton communities are related to the effect of climate change on physical parameters of the sea, such as temperature (Richardson et Schoeman, 2004) or salinity (Möllmann et al., 2003), and on oceanic circulation (Planque et Taylor, 1998).

The number of young fishes recruiting each year to fish stocks depends on stock size, which is affected by fishing, and on survival rate of individuals from eggs to juveniles (Cushing, 1996; Rothschild, 1986). Survival processes during recruitment are highly influenced by the physical and biological environment experienced by the early life stages (Bakun, 1996; Cushing, 1996; Hjort, 1914; Sinclair, 1988). Thus, year-class strength strongly depends on oceanographical conditions, that are, in turn, governed by climate. The influence of natural climatic variations on historical fish abundances fluctuations is illustrated by many examples (see e.g. Alheit et Hagen (1997); Kawasaki et Omori (1988); Klyashtorin (2001)). However, few studies have investigated the consequences of climatic changes induced by global warming on fish recruitment. Changes in catches of North Sea horse mackerel (*Trachurus trachurus*) (Reid et al., 2001) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) (Beaugrand et Reid, 2003) were related to changes in the physical environment and in the plankton community. Changes in climate may have also affected cod (*Gadus morhua*) growth off Labrador (Drinkwater, 2002) and cod recruitment in the North Sea (Beaugrand et al., 2003).

The question of the influence of climate on the dynamics of fish stocks is moreover crucial for fisheries management. Current management practices aim to balance the level of catches on the level of recruits produced, and are limited by the difficulty to integrate the influence of environmental factors in recruitment predictions (Hall, 1999). Many environment-recruitment models have been developed, but they usually fail when retested several years later with more recent data (Myers, 1998). As they give a synthetic view of the local environmental factors that influence population dynamics, large-scale climatic indices often predict ecological processes better than local environmental variables (Hallett et al., 2004). It is hence important to analyse the possible links between fish recruitment and the large-scale climate indices that are representative of the changes in fish environment related to global warming.

The effect of climate change on fish recruitment is investigated here at the spatial scale of the Northeast Atlantic, including a great number of populations in a comparative approach. Adopting a macroecological point of view is often an efficient way to test general relationships in population ecology (Gaston et Blackburn, 2000). Such approaches have

already been used in fisheries research to study the determinants of recruitment variability (Brander, 2000; Myers, 2001) or the stock and recruitment relationship (Mackenzie et al., 2003). The comparative approach adopted here aims to

- 1) identify coherent patterns of recruitment variation among Northeast Atlantic exploited fish populations,
- 2) investigate the temporal correspondence between these patterns in recruitment and climate indicators, and
- 3) examine the effect of fishing on stock size as another cause of recruitment variation.

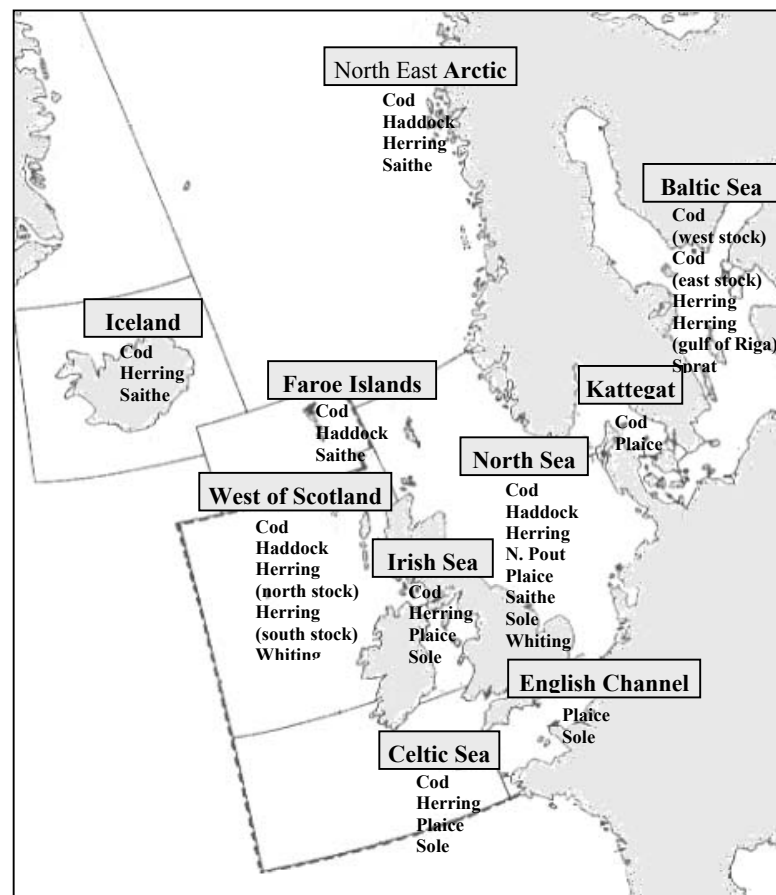


Figure V.1 : Map locating the 40 populations in the ten fishing areas

1.2. Material and Methods

1.2.1 Abundance data

Data on fish populations have been collected from the reports of ICES working groups on fish stock assessment (CIEM, 2002a; CIEM, 2002b; CIEM, 2002c; CIEM, 2002d; CIEM, 2002e; CIEM, 2002g; CIEM, 2003a; CIEM, 2003b; CIEM, 2003c; CIEM, 2003d) and were calculated by Virtual Population Analysis (VPA). These methods are based on equations that simulate year-to-year cohort survival and catch processes to reconstruct historical abundances and fishing mortality at age from catches at age data. The models are calibrated by abundance indices from scientific surveys and commercial fleets. The recruiting year-class is classically defined as the youngest year-class caught by the fishery, varying among populations between 0 and 4 years-old fishes. All time series were hence lagged of that number of years so as the dates in the series correspond to the year of birth of the year-class. There are some well-known sources of errors potentially affecting the accuracy of abundance estimates from VPA (Ulltang, 1977b). These data are however considered to be the most accurate recruitment data (Hilborn et Walters, 1992) and are commonly used in analysis on recruitment variability (Brander et Mohn, 2004; Planque et Fredou, 1999). For the recent years, however, the VPA estimates are less reliable. For this reason, the last two years of the series were removed.

The temporal window chosen for this analysis was the 1970-1998 period. This three decades period was the result of a trade-off between the length of time series needed to investigate long-term trends in recruitment and the number of populations for which data were available. The 40 populations considered in this work belong to nine species living in 10 fishing areas located on Fig. V.1. All recruitment time series were unbroken back to 1970, except for herring in the Irish Sea (beginning in 1971), sprat and herring in the Baltic Sea (1973), Norway pout (1974) and plaice in the Celtic Sea, English Channel and Kattegat and herring in the North-West of Scotland (1975).

1.2.2 Climate data

Climate, in its wider sense, refers to the state of the atmosphere, for instance in terms of air masses repartition (IPCC, 2001a). Climate variability represents the variations of atmospheric characteristics around the average climatic state, and occurs via recurrent and persistent large-scale patterns of pressure and circulation anomalies. The North Atlantic Oscillation (NAO) is the recurrent pattern of variability in air masses circulation over the North Atlantic region, corresponding to the alternation of periods of strong and weak differences between Azores high and Icelandic low pressure centres. The variations of the NAO influence winter weather over the North Atlantic (storm track, precipitations, strength of westerly winds), and hence have a strong impact on oceanic conditions (sea temperature and salinity, Gulf Stream intensity, wave height). The winter NAO index used here is based

on the difference of normalized sea level pressure between Lisbon, Portugal, and Reykjavik, Iceland, for the winter months (Hurrell, 1995). It was obtained from the internet site <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/Data>.

The second climatic index used was the Atmospheric Circulation Index (ACI, Girs (1971); Klyashtorin (2001)), that characterizes the dominant direction of air masses circulation in the northern hemisphere. The calculation of this index is based on a classification of atmospheric circulation in three basic types: meridional (C), western (W) or eastern (E). Daily circulation type is calculated from pressure charts over the Atlantic-Eurasian region. The recurrence of each circulation type (W, E and C) during the year is expressed in number of days of occurrence, and yearly anomalies are computed for each circulation type as the difference between the annual recurrence and the long-term average. The zonal atmospheric circulation index (ACI WE) is then calculated as the cumulated sum of the yearly W+E anomalies. As the annual sum of W, E and C anomalies is null, the meridional circulation index (ACI C) is the inverse of the zonal circulation index. This index being a cumulated sum, a period of years of increasing (decreasing) ACI WE corresponds to the dominance of zonal (meridional) atmospheric circulation - or zonal (meridional) "epoch".

Climatic change results of the modification of the existing climatic system by the global warming generated by the accumulation of anthropogenic greenhouse gases in the atmosphere (IPCC, 2001a). The classical measure of global warming is the Northern Hemisphere Temperature anomaly (NHT, Jones et Moberg (2003)) which is computed as the anomaly in the annual mean of sea water and land air surface temperature over the northern hemisphere. The NHT anomalies data were provided by the web site <http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/temperature/#datter>.

1.2.3 Sea surface temperatures

Climate variability can influence the marine environment by modifying at the same time the local forcing on the ocean and the oceanic circulation. The impact of climate change on the North Atlantic results in a mosaic of local changes in the physical environment, that can present a relative homogeneity at the regional scale (Hurrell et Dickson, 2004). To understand how homogenous or heterogeneous the response of the ocean to climate may be, and to make the link between climate and fish recruitment, variations in sea surface temperature (SST) in the Northeast Atlantic were investigated.

The SST data were provided by the International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS : <http://www.cdc.noaa.gov/coads/>), for the Northeast Atlantic region, for the period from 1965 to 1997. This dataset is a compilation of observational records from ships and buoys averaged monthly in 2° latitude by 2° longitude boxes. When too many monthly data were missing to compute an annual mean, what was the case for high latitudes, boxes were excluded of the analysis. Finally, 353 boxes were retained.

1.2.4 Principal Component Analyses of recruitment and temperature data

Two standardised Principal Component Analyses (PCA) were carried out to detect the dominant patterns of variation in the recruitment dataset on one side, and the SST dataset on the other. PCA is a technique commonly used to summarise the variability of large datasets into a small number of orthogonal and possibly meaningful variables named principal components (PC). Each PC explains a percentage of the total variance of the dataset. The first PC is computed as the linear combination of the variables that explains the greatest amount of the total variability. The second PC explains the greatest amount of the remaining variability, and so on, until there are as much PCs as there are variables in the dataset. The first two or three PCs generally summarise most of the information of a dataset.

In the present case, PCA was applied on the recruitment dataset (population recruitment as columns and years as rows), and on SST dataset (geographical boxes as columns and years as rows). As variables in these PCA were time series, the PCs generated were also time series and represented the dominant patterns of variation in recruitment and in SST datasets. Because recruitment distribution is not normal but rather lognormal, recruitment data were log-transformed to stabilise the variance before computation.

A loading vector is associated to each PC, giving the correlations between the PC and recruitment time series of each population (or SST time series in each geographical box). Populations (or geographical boxes) that have similar significant loadings on the first PCs have then known similar temporal variations.

The interest of PCA is that the information summarised in the PCs is the part of the variability that is common among populations, and that is likely to be due to a common climatic influence (Mantua, 2004).

1.2.5 Analysis of regional and local correlations between recruitment, temperature and climate

To investigate the links between the main changes in recruitment, sea surface temperature and climate at the regional scale of the Northeast Atlantic, Pearson correlation coefficients between the PCs of fish recruitment, climate indices and the PCs of SST were calculated. The link between SST variations and recruitment at the population scale was also analysed by computing correlation coefficients between log-recruitment and local temperature. The local temperature used was defined, as in Planque et Fredou (1999), by the mean temperature during spring months (February to June) for the ICOADS boxes included in the ICES area where the population is assessed.

Fish recruitment and environmental time series are often autocorrelated, i.e. the value of one year is dependant of the value of previous years. Because these autocorrelations violate the assumption of serial independence required for hypothesis tests, the test of significance of correlation coefficients can be biased due to overestimation of the number of degrees of

freedom (Pyper et Peterman, 1998). The number of degrees of freedom used was hence adjusted following the formula given by (Pyper et Peterman, 1998) :

$$\frac{1}{N'} = \frac{1}{N} + \sum_{j=1}^2 \frac{(N-j)}{N} \rho_{XX}(j) \rho_{YY}(j) \quad (V.1)$$

where N' is the adjusted number of degrees of freedom, N the initial number of degrees of freedom, $\rho_{XX}(j)$ and $\rho_{YY}(j)$, the autocorrelations of the series X and Y at the lag j . The maximum lag was arbitrarily set to 2 years.

When multiple statistical tests are conducted, each at the same significance level (α), the probability of obtaining at least one significant result is greater than this significance level (Peres-Neto, 1999). Therefore, there is an increased probability of deciding that a correlation is significant when it is indeed purely random. A sequential Bonferroni correction applied with Hochberg's (1988) procedure was hence used to take the multiple testing problem into account.

1.3. Results

1.3.1 Long-term changes in fish recruitment

The dominant trend of variation in recruitment was represented by the first PC of the PCA, which explained 22 % of the total variability of the data. The score of the first PC (Fig V.2a) was a long-term decline, characterised by a rapid switch from positive to negative values occurring in 1987. The second mode of recruitment variation (Fig V.2b) explained 14% of the variability and showed an increasing trend from the early 1970s to the mid 1980s and a decline since then. The other PCs explained each less than 8 % of the variability and were hence less representative.

The table V.1 and Fig. V.3a gives the loading vectors for the first PCs. Strong loadings (correlation coefficients $|r| > 0.5$) were found for 16 populations and moderate loadings ($0.3 < |r| < 0.5$) were found for 13 others. Most of the strong correlations (14 of the 16) were positive, indicating that the first PC was mostly due to a general decline in the recruitment of fish populations. This first PC was highly representative of recruitment trend for the gadoid populations located in the Baltic Sea, Kattegat, North Sea, Irish Sea and West of Scotland. This was the case in particular for cod, for which six populations of these regions were positively correlated to the first component (r ranging from 0.59 to 0.88). Among other gadoid species, strong loadings were also found for whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea ($r = 0.70$) and in the West of Scotland ($r = 0.64$), North Sea haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) ($r = 0.57$) and Norway pout (*Trisopterus esmarkii*) ($r = 0.50$). There were however several populations of cod (in the Celtic Sea, Iceland and Faroe Islands) and haddock (Faroe Islands, West of Scotland and Northeast Arctic) that were not correlated to the first PC. Recruitment of cod in the Northeast Arctic was negatively correlated to the first PC what indicated that this population had an increasing

recruitment trend, opposed to the score of the first PC. For herring (*Clupea harengus*) populations, the number of negative and positive loadings on the first PC was more balanced than for gadoid species. Positive correlations were found for herring in the northwest of Scotland, in the Baltic Sea and Irish Sea, and negative correlations were found in the Northeast Arctic, Iceland, North Sea and Gulf of Riga. The other populations well correlated to the first PC were plaice (*Pleuronectes platessa*) in the North Sea, Celtic Sea and Irish Sea, and saithe (*Pollachius virens*) in Iceland.

Correlations with the second PC were (Fig. V.3b), on average, weaker than with the first one (mean $|r| = 0.42$ vs. mean $|r| = 0.32$). There were 16 populations well correlated with this second PC ($|r| > 0.4$). Among these populations, some were not correlated with the first PC (e.g. cod in the Celtic Sea, plaice in the English Channel or herring in the southwest of Scotland). The second PC hence represented their dominant mode of variation. Other populations correlated to the second PC were positively correlated to the first PC (e.g. cod in Irish Sea, West of Scotland, Western Baltic Sea, Kattegat or herring in the North Sea and in the northwest of Scotland). Their recruitment trend was represented by the first PC, but with a switch occurring before or after 1987, according to the sign of the correlation with the second PC.

Finally, there were 10 populations weakly loaded on both PCs. Recruitment of these populations had varied independently from the two main patterns described by the PCs. This was the case for all sole (*Solea solea*) populations, as well as for some gadoid populations in Iceland and the Faroe Islands.

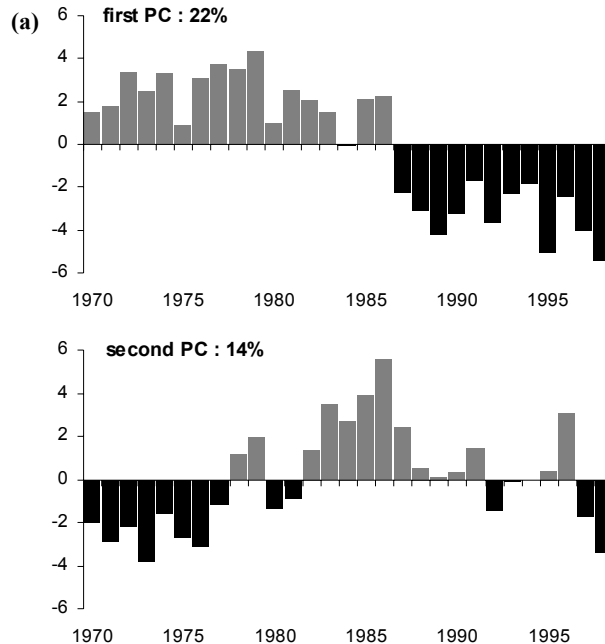


Figure V.2 : Dominant patterns of recruitment variations in the Northeast Atlantic. First (a) and second (b) PCs of the PCA performed on the recruitment time series of 40 populations.

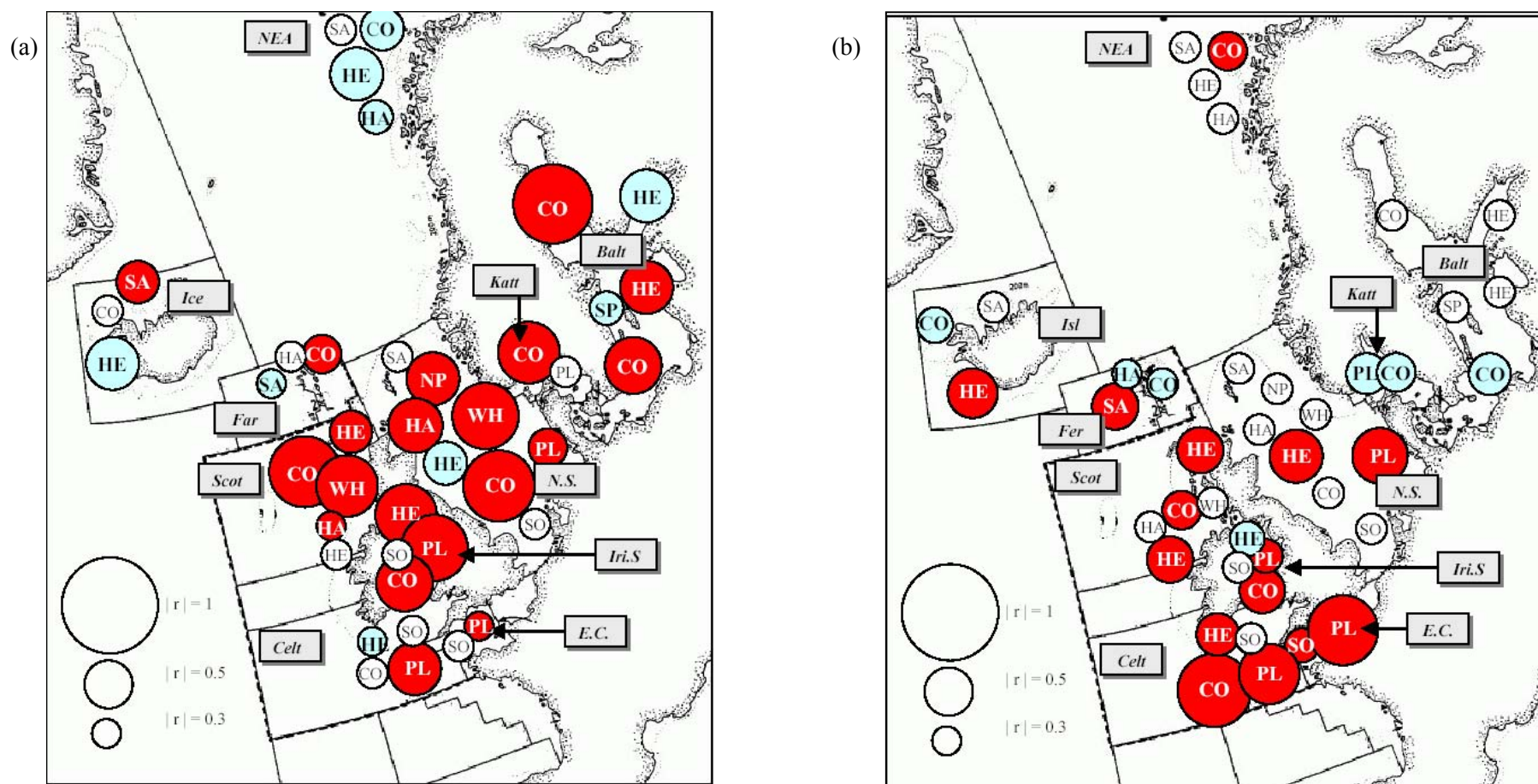


Figure V.3 : Correlations between population recruitment time series and PC1 (a) and PC2(b).. The size of the circles is proportional to the absolute correlation value. White circles are for the weak correlations ($-0.3 < r < 0.3$), blue circles for negative correlations ($r < -0.3$) and red circles for positive correlations ($r > 0.3$). Codes for species are CO : cod, HA : haddock, HE : herring, NP : Norway pout, PL : plaice, SA : saithe, SO : sole, SP : sprat, WH : whiting. Codes for the ICES fishing areas are : N.E.A. : North East Arctic, Balt : Baltic Sea, Ice : Iceland, Far : Faroe, Scot : West of Scotland, Katt : Kattegat, N.S. : North Sea, E.C. : English Channel, Iri.S. : Irish Sea, Celt : Celtic Sea.

Tableau V.1 : Loading of the populations on the first two PCs of the PCA performed on the 40 recruitment time series and correlation between population recruitment and local temperature variations (significance levels * : $\alpha = 0.05$; **: $\alpha = 0.01$)

| | Loading on the first PC | Loading on the second PC | Recruitment–local SST correlation |
|-------------------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| Cod | | | |
| Northeast Arctic | -0.44 | -0.24 | 0.51 |
| Iceland | 0.21 | -0.37 | 0.16 |
| Faroe Islands | 0.37 | -0.32 | 0.04 |
| Eastern Baltic Sea | 0.88 | -0.23 | -0.34 |
| W. Scotland | 0.73 | 0.41 | -0.35 |
| Kattegat | 0.64 | -0.40 | -0.25 |
| North Sea | 0.74 | 0.18 | -0.52** |
| Western Baltic Sea | 0.59 | -0.43 | -0.17 |
| Irish Sea | 0.61 | 0.47 | -0.62** |
| Celtic Sea | -0.21 | 0.76 | -0.08 |
| Haddock | | | |
| Northeast Arctic | -0.35 | -0.03 | 0.58* |
| Faroe Islands | 0.26 | -0.31 | 0.08 |
| W. Scotland | 0.32 | 0.21 | -0.27 |
| North Sea | 0.57 | -0.03 | -0.08 |
| Herring | | | |
| Northeast Arctic | -0.53 | 0.40 | 0.34 |
| Iceland | -0.49 | 0.52 | -0.08 |
| Gulf of Riga | -0.55 | -0.15 | 0.51* |
| Central Baltic Sea | 0.52 | -0.07 | 0.19 |
| W. Scotland (N.) | 0.44 | 0.48 | -0.24 |
| North Sea | -0.44 | 0.55 | -0.04 |
| W. Scotland (S.) | 0.10 | 0.48 | -0.12 |
| Irish Sea | 0.64 | -0.36 | -0.01 |
| Celtic Sea | -0.31 | 0.44 | -0.14 |
| Norway Pout | | | |
| North Sea | 0.50 | -0.06 | -0.19 |
| Plaice | | | |
| Kattegat | -0.27 | -0.43 | 0.07 |
| North Sea | 0.41 | 0.58 | -0.53* |
| Irish Sea | 0.71 | 0.35 | -0.50 |
| English Channel | 0.33 | 0.73 | -0.62** |
| Celtic Sea | 0.50 | 0.63 | -0.41 |
| Saithe | | | |
| Northeast Arctic | -0.11 | -0.30 | 0.48 |
| Iceland | 0.44 | 0.11 | 0.08 |
| Faroe Islands | -0.30 | 0.48 | -0.31 |
| North Sea & W. Scotland | 0.14 | -0.23 | 0.16 |
| Sole | | | |
| North Sea | -0.20 | 0.17 | -0.20 |
| Irish Sea | 0.02 | 0.01 | 0.04 |
| English Channel | 0.28 | 0.34 | -0.10 |
| Celtic Sea | -0.25 | -0.07 | 0.35 |
| Sprat | | | |
| Baltic Sea | -0.34 | -0.23 | 0.51* |
| Whiting | | | |
| North Sea | 0.70 | -0.26 | -0.00 |
| W. Scotland | 0.64 | 0.04 | -0.27 |

1.3.2 Changes in climate and sea temperature

Variations of the three climate indices are presented on Fig V.4. Changes in the zonal atmospheric circulation index (Fig V.4a) were characterised by the alternation of periods of constant increase, from 1900 to 1940, and from 1970 until nowadays, delimiting zonal circulation epochs, and of a period of decrease, from 1940 to 1970, corresponding to a meridional circulation epoch.

There was relatively little change in the NHT from 1886 to about 1910 (Fig. V.4b). Since then, a warming of the northern hemisphere is evident. A first period of increasing temperature occurred during the zonal circulation epoch, from the early 1920s to about 1945. The following meridional circulation epoch, from the 1950s to the middle of the 1970s, corresponded to a light decrease of the NHT. During the last three decades of zonal circulation, the NHT anomalies have exhibited a strong warming trend.

Variations of the winter NAO index (Fig. V.4c) were dominated by interannual variability. There were also considerable long-term variations at the interdecadal time scale, represented by periods of persistent high (from 1900 to 1930, from 1980 to present) or low (1960 to 1975) NAO index.

The period studied here – from 1970 to 1998 – corresponded to a zonal circulation epoch, during which the NHT was in constant increase. The NAO index was characterised by a long-term increase, modulated by pseudo oscillations, but was dominated by high frequency variations.

The dominant signal in SST variations (first PC, 26%) was very similar to signal of the global warming (Fig. V.5a and table V.2). This signal was particularly perceptible in the southwestern oceanic region (correlations with local SST at $r > 0.75$, map of the Fig. V.5a). Temperature variations in all the regions west of the UK and in the western North Sea were also well represented by this PC ($r > 0.5$). Weak negative correlations were found in the north of the Faroe Islands. The second PC of SST variations (22%, Fig. V.5b) was significantly related to the NAO index (table V.2). Temperature variations were highly related to this PC ($r > 0.75$) in the eastern part of the North Sea, in the Western Baltic Sea, and on the coast of Norway (map on the Fig. V.5b). Correlations greater than 0.5 were also found in the Baltic Sea, western and southern parts of the North Sea, eastern Norwegian Sea, and Barents Sea. Negative correlations between the second PC and local SST were found in the southwest of Iceland.

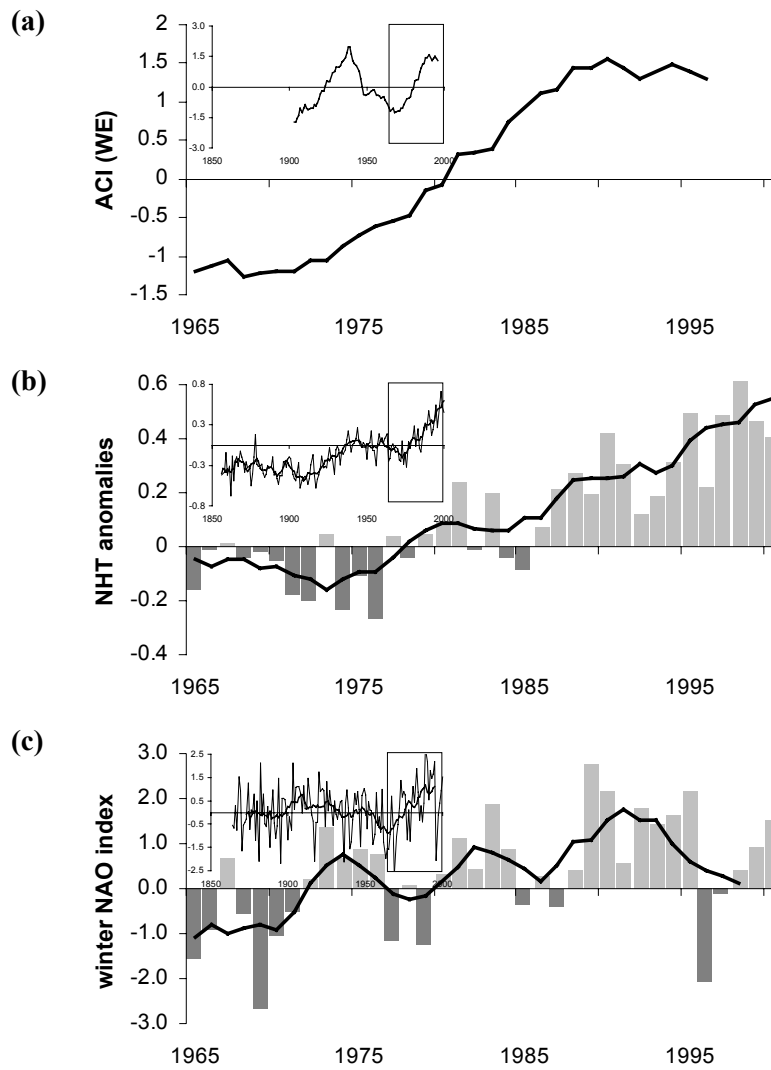


Figure V.4 : Variations of zonal Atmospheric Circulation Index (a), North Hemisphere Temperature anomalies (b), and winter North Atlantic Oscillation index (c) during the recent decades, and during the last 150 years (small graphs).

1.3.3 Correlations between recruitment, climate and SST

The table V.2 gives the correlations between the PCs of fish recruitment, the climatic indices and the PCs of SST. The first PC of recruitment variations was strongly negatively correlated to NHT anomalies ($r = -0.79$, $p < 0.01$, Fig. V.6) and to the first PC of SST variation ($r = -0.72$, $p < 0.01$). The first PC of fish recruitment was also highly correlated with the atmospheric circulation index ($r = -0.79$), but as the ACI exhibited little year-to-year variability, the correlation was not significant. The second component of recruitment variations was negatively correlated to the second component of SST variations, but the relationship was not significant ($r = -0.50$, $p = 0.064$).

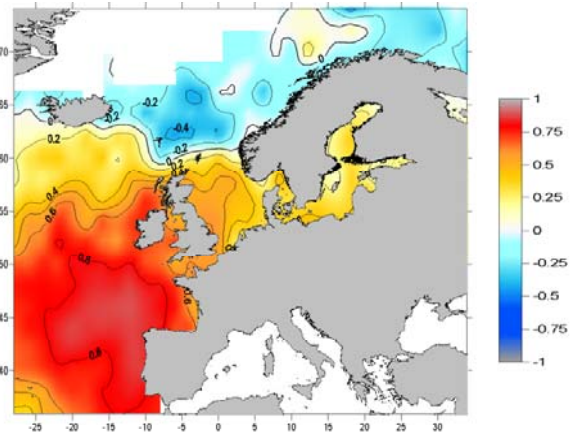
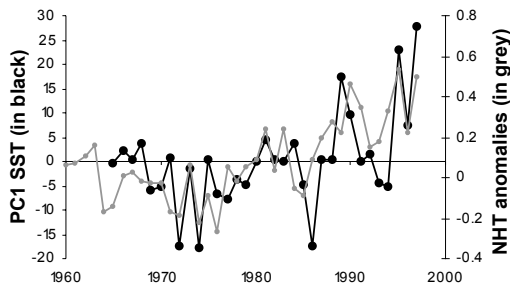
To see if the association between the dominant pattern of recruitment variation and the NHT anomalies stands on a longer time period, a PCA was performed on recruitment time series of a subset of 20 populations for which data were available back to 1960. The first PC for the period 1960-1998 explained 23% of the variability in recruitment and was correlated at $r = 0.95$ with the first PC for the period 1970-1998. Recruitment was relatively stable during the 1960's, even exhibiting a slight increase. The correlation with the NHT was still high ($r = -0.71$, $p < 0.01$) for the period 1960-1998.

Correlations between log-recruitment and local SST are given in table V.1. Correlation was significant at $\alpha = 0.01$ for three populations (cod in the Irish Sea and in the North Sea, and plaice in the English channel) and at $\alpha = 0.05$ level for four other populations (haddock in the Arctic, Sprat in the Baltic Sea, herring in the Gulf of Riga, and plaice in the North Sea). The highest positive correlations were found for populations of the northern areas (four populations of the Northeastern Arctic, sprat in the Baltic Sea and herring in the Gulf of Riga, but also sole in the Celtic Sea). Negative correlations were found for southern populations of cod (West of Scotland, North Sea, and Irish Sea) and all plaice populations (except the Kattegat one). The differences in correlation values were significantly linked with the loading of populations on the first PC of the PCA of recruitment variations ($r = -0.62$, $p < 0.001$, Fig. V.7). Populations negatively influenced by temperature variations at the local scale were generally those for which recruitment has decreased (positive loading on the first PC), and vice versa.

Tableau V.2: Correlations between the PCs of fish recruitment, climate indices and the PCs of sea surface temperature (significance levels: *: $\alpha = 0.05$; **: $\alpha = 0.01$)

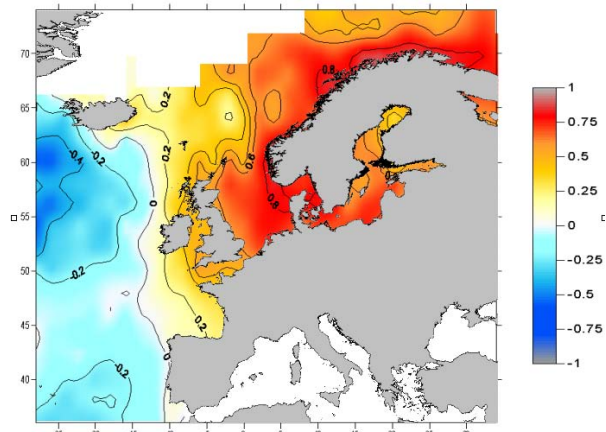
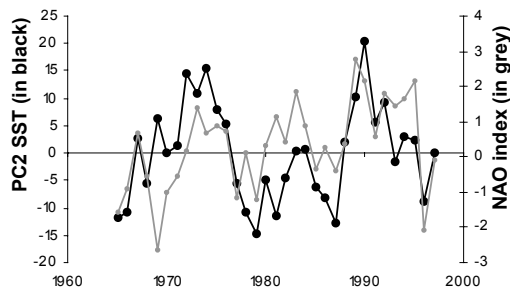
| | Fish recruitment | | Climate | | |
|------------------------|------------------|-----------|---------|-------|-------|
| | First PC | Second PC | NHT | ACI | NAO |
| Climate | | | | | |
| NHT | -0.79** | 0.10 | | | |
| ACI | -0.79 | 0.60 | 0.77 | | |
| NAO | -0.37 | -0.11 | 0.29 | 0.36 | |
| Sea temperature | | | | | |
| First PC | -0.72** | -0.03 | 0.69** | 0.47 | 0.27 |
| Second PC | -0.23 | -0.50 | -0.02 | -0.07 | 0.56* |

(a) First PC (26%)



Map of the correlations between local SST and the first PC

(b) Second PC (22%)



Map of the correlations between local SST and the second PC

Figure V.5 : Sea surface temperature variability in the Northeast Atlantic. First (a) and second (b) PCs of the PCA on SST, and their correlations with (a) NHT anomalies, and (b) NAO index. The maps give the correlations between the two PCs and local SST variations.

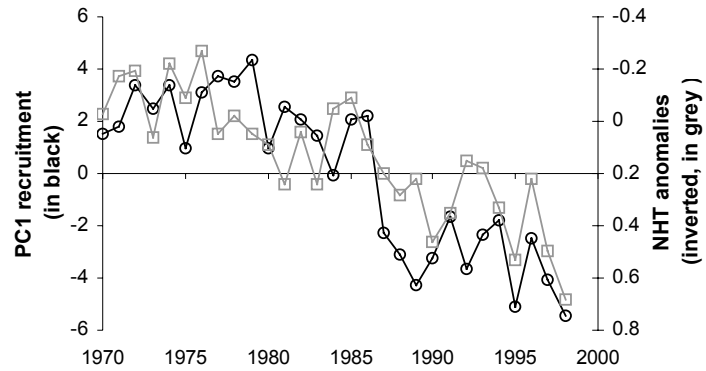


Figure V.6 : Relationship between the first PC of recruitment variations and NHT anomalies.

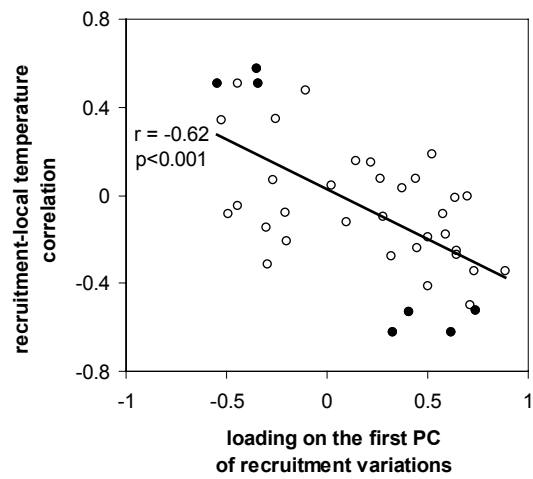


Figure V.7 : Relationship between recruitment-local temperature correlations (significant correlation are depicted by solid circles) and population loadings on the first PC of fish recruitment.

1.4. Discussion

As it is illustrated by the rapid inversion of polarity of the NAO that occurred in 1996, much of climate variability, and hence of hydrological variability, occurs on an interannual time-scale. These stochastic year-to-year environmental fluctuations are responsible for the substantial high-frequency variability in recruitment time series (Bakun, 1996; Cushing, 1996). However, there are also coherent low-frequency signals in recruitment variability, which are represented by the two dominant modes of variation isolated by the PCA that explain one third of the total variability in the 40 time series. These modes indicate that, in addition to a noisy variability, recruitment have exhibited temporally coherent long-term changes among the Northeast Atlantic populations. The dominant signal in recruitment variation is significantly correlated with the warming of sea water which occurred in most of areas of the Northeast Atlantic and which is related to the global warming due to greenhouse gases accumulation. As in any study based on correlations, the analysis of the underlying mechanisms is needed to confirm the causal relationship. These results, however, suggest that long-term changes in recruitment may be related to the global warming.

Global warming occurs in interaction with natural climate variability. It is obvious on the Fig. V.4 that the increasing trend of the NHT is modulated by the natural variability of the climatic system reflected by the ACI oscillations, as already noticed by Klyashtorin (2001). Global warming also influences the functioning of the climatic system (IPCC, 2001a), which modifies the natural patterns of climate variability, such as the NAO. The NAO index have actually exhibited a substantial low frequency variability during the last four decades (Hurrell et Van Loon, 1997), that corresponds to the recurrence of negative values during the 1960s, and to the sustained positive phase since the end of the 1980s. This behaviour of the NAO is unusual, compared to its long-term variations (Fig. V.4c), and have been related to the effect of global warming on North Atlantic climate (Gillett et al., 2003). Such changes in the NAO had an influence on hydrography and ocean circulation (Curry et McCartney, 2001; Dickson et Meincke, 2003), plankton (Planque et Taylor, 1998; Reid et al., 1998b) and fish recruitment (Brander and Mohn, 2004). The decreasing trend in fish recruitment is coincident with the increasing trend observed in the NAO since 1965. The link between the main pattern of recruitment variation and the global warming may hence also reflect the influence of the climatic changes that occurred during the last three decades.

Recruitment trends are generally ascribed to the effect of fishing on parent stock (Cook et al., 1997; Hutchings et Myers, 1994a) and to the influence of climate on recruitment (see references cited in introduction). The effects of these two factors are however confounded and the question of their relative importance in driving the variations of fish populations is controversial (see Schiermeier (2004) and Worm et Myers (2004)). This relative importance probably vary between stocks, or for the same stock, vary in time (Rose, 2004).

Intensive exploitation is thought to be responsible for the general decline of predatory fish stocks in the North Atlantic (Christensen et al., 2003). Fishing mainly targets the adult

stock, but can also have an influence on recruitment via the truncation of the demographic structure of populations, and via the depletion of the spawning stock biomass (SSB). Fishing removes preferentially the older individuals and hence decreases the mean age of spawners and the age diversity in the SSB. For cod, eggs produced by young females are less numerous, smaller, and have a lower viability than eggs produced by old females (Marteinsdottir et Steinarsson, 1998). Thus, different age classes contribute unequally to reproduction and this demographic effect of fishing can affect the reproductive potential of a population. There have, however, been too few studies to know if this effect of fishing concerns other species. The second effect of fishing, the depletion of SSB leading to a reduction of recruitment, implies the existence of a direct link between spawner abundance and subsequent recruitment. Despite it is one of the most important and older questions in fisheries science, the existence of this link is still the subject of debates (see Gilbert (1997) and Myers (1997)). The dependence of recruitment on spawner abundance has been verified by non parametric methods (Myers et Barrowman, 1996). However, because the existing models of the stock and recruitment relationship generally poorly fit with the data (Rothschild, 1986), the influence of stock size, and hence of fishing, on recruitment can not be properly measured.

To investigate the hypothesis that the decline in recruitment for the 10 populations the most loaded on the first PC is a consequence of fishing, the links between the time series of recruitment, SSB and fishing mortality (F) were represented on Fig. V.8. The first column shows the time series of SSB and of F. The levels of the reference points for F, when available, are represented by the horizontal lines : F_{pa} is the precautionary approach level of F, F_{lim} is the level of F above which stock extinction becomes highly probable. Most of the populations have been overexploited during the last three decades, with F almost always above F_{pa} , and even above F_{lim} for cod in the North Sea, West of Scotland, Kattegat and Irish Sea. A decrease in SSB is observed for most of the populations, except for plaice and herring in the Irish Sea and cod in the western Baltic. This decline is often well correlated (though significant only in two cases) with the increase in F, or corresponds to a prolonged period of high F, like for North Sea whiting. The decreasing trend in recruitment is generally well explained by the depletion of SSB due to overexploitation, although only one correlation is significant (Fig. V.8, second column). Cod and plaice in the Irish Sea, and whiting in the West of Scotland, however, are three exceptions, for which recruitment variations are weakly correlated with SSB. For the majority of these populations, the links between F, SSB and recruitment suggest that the sustained high level of exploitation played a major role in recruitment decline.

However, for half of the populations (cod in the Eastern and Western Baltic Sea, cod and plaice in the Irish Sea, and whiting in the West of Scotland), the decline in recruitment occurred before the decrease in stock biomass. For these populations, weak year-classes appeared while stocks were still at high levels, which, for the anterior years, allowed the production of good recruitments. After few years of poor recruitments and heavy exploitation, the SSB subsequently begun to decline. This is confirmed by the analysis of correlations between SSB and recruitment lagged of a number of years corresponding to the age at maturity of populations (third column, Fig. V.8), which represent the dependence of stock size on recruitment variations. Correlations are generally strong (significant in five cases) and almost always stronger than correlations with no lag.

In the case of the populations negatively correlated to the first PC (time series not shown here), the increase in recruitment was also correlated to the increase of stock size.

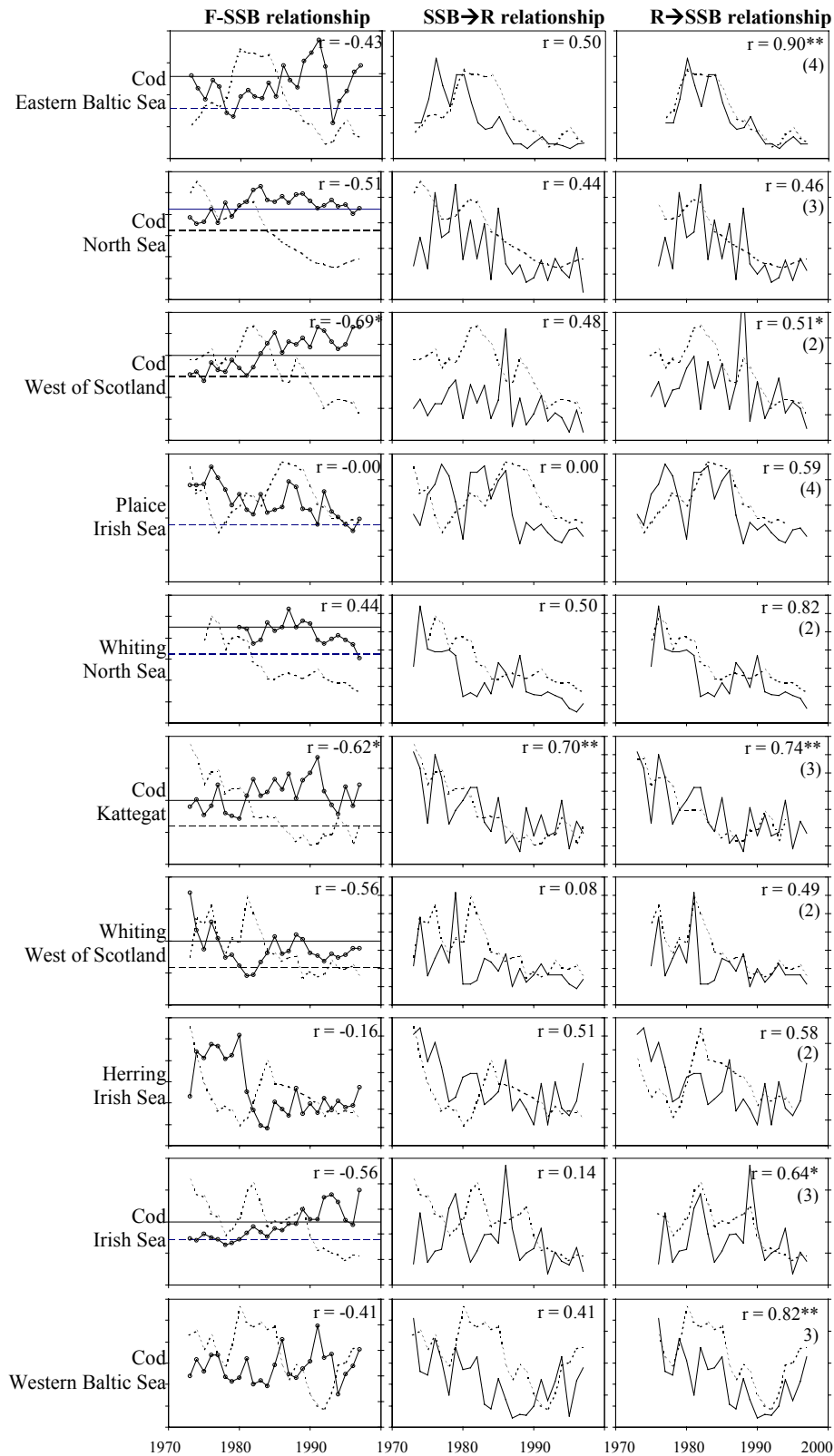


Figure V.8 : Relationships between fishing mortality (solid line with circles) and SSB (broken line) and between SSB and recruitment (solid line), for the ten populations the most highly loaded on the first PC of recruitment variations . Horizontal lines in the first column indicate the levels of F_{pa} (broken line) and F_{lim} (solid line) (see in the text for details). Time series of recruitment and SSB in the third column are lagged of the number of years (in parenthesis) corresponding to the age at maturity of the population. Significance levels for the correlations * : $\alpha = 0.05$; ** : $\alpha = 0.01$.

But for some populations, again, strong year-classes appeared before the stock began to increase, what indicates that the increase in recruitment is probably due to an improvement of environmental conditions for recruitment. There is little doubt that the decline of some fish stocks is largely due to an excessive level of fishing, and that the increase of others is allowed by a moderate fishing pressure. However, to what extent changes in recruitment could result of - or participate to - these changes in stock size is far less clear. For many populations, the changes in recruitment may have been initiated by environmental changes, that have amplified the effect of increased or relaxed fishing pressure on stocks.

Climate change can affect fish recruitment through direct (abiotic environment) and indirect (biological interactions) effects (Brander et Mohn, 2004; Ottersen et al., 2004). The effect of temperature on recruitment at the population scale was investigated by the analysis of recruitment–local SST correlations. Populations for which the increase in local SST was unfavourable (negative correlation) had generally a decreasing recruitment trend (positive loading on the first PC), and conversely, populations positively correlated to local temperature were mainly negatively loaded on the first PC. This influence of temperature is especially clear for cod, with positive effect for populations inhabiting cold waters, and negative effect for populations inhabiting warm waters, and has already been shown for this species by other studies (Brander, 2000; Planque et Fredou, 1999). This pattern is moreover consistent with the observation of an increase in recruitment variability from the centre toward the edges of species range (Brunel et Boucher, 2006; Myers, 1991a), which suggests that the effect of environmental factors on recruitment should be more important at the limits of species range. The correlations with SST variations at the local scale are hence coherent with the large-scale association found between the dominant mode of recruitment and global (NHT) and regional (first PC of SST) warming.

Changes in recruitment of some populations, however, can not be explained by the correlations with local temperature. Many other factors, such as salinity, turbulence, current conditions, sea ice coverage - all of which are likely to be affected by climate change - can also influence recruitment (IPCC, 2001b; Ottersen et al., 2004). For instance, recruitment failure of Eastern Baltic cod has been related to the limitation of egg development success by low salinity and oxygen content conditions. Such conditions occurred during a stagnation period in the Baltic Sea, with no major saline water inflow from the North Sea for about a decade, that resulted from particular climatic conditions (Köster et al., 2003; Mackenzie et al., 2000). Climate influence on currents can influence the patterns of advection of fish eggs and larvae to unfavourable areas, and also lead to changes in recruitment (Myers et Drinkwater, 1989; Sinclair, 1988). The decline in sardine and mackerel recruitment off Portugal may be related to an increased loss of eggs and larvae to offshore areas due to the accentuation of coastal upwelling intensity (Santos et al., 2001). Accentuation of the upwelling resulted from the increase of winter winds at the beginning of the 1990s which was caused by the persistence of high positive NAO values.

Climate change can also affect fish recruitment by modifying interspecies relationships. Mortality due to predation during the pre-recruit stages is suspected to have an substantial influence on recruitment (Bailey et Houde, 1989). Changes in predation due to a direct effect of temperature increase on predation rate (Taylor et Collie, 2003), or to environmentally-induced changes in predator abundance (Van Der Veer et al., 2000a) can hence cause changes in recruitment level. In the Baltic Sea, for instance, the recent increase

in winter temperature is responsible for sprat recruitment success, leading to the development of sprat stock (Nissling (2004) and table 1). This resulted in an increased predation mortality on cod eggs and larvae, which, in addition with the effect of the stagnation period, has contributed to cod recruitment decrease (Köster et al., 2003).

Planktonic species also play the role of mediator between climate change and fish populations (Möllmann et al., 2003). Changes in the abundance of some key zooplankton species on which fish larvae feed can have significant consequences on larvae growth and survival, and, thus, on recruitment. Such bottom-up effects have probably influenced the recruitment of cod (Beaugrand et Reid, 2003; Sundby, 2000), herring (Corten et Lindley, 2003) or sprat populations (Köster et al., 2003). In the North Sea, for instance, rising sea temperature since the end of the 1980s changed the timing of production, size and abundance of planktonic preys of cod larvae, what, in addition to a negative direct effect of temperature, have contributed to recruitment decrease (Beaugrand et al., 2003).

The response of ecosystems to climate change may not be linear, but can rather take the form of regime shifts which refer to "changes in marine systems functions that are relatively abrupt, persistent, occurring at a large spatial scale, observed at different trophic levels and related to climate forcing" (Deyoung et al., 2004). The drastic changes in the abundances of species in the phytoplankton, zooplankton, benthos and fishes, and in the physical environment observed in the North Sea and in the Baltic Sea around the years 1987-88 suggest that regime shifts occurred simultaneously in these two ecosystems (Alheit et al., 2004; Beaugrand, 2004). The variations in abundances of phytoplankton and zooplankton species described by (Beaugrand et Reid, 2003) at the wider scale of the oceanic region around UK and the North Sea exhibit strong discontinuities between 1982 and 1988, suggesting the existence of regime shifts occurring at a larger spatial scale in the Northeast Atlantic. The present work found that the recruitment of some of the fish populations in these regions have exhibited a stepwise change around 1987 (Fig V.2a), what is coherent with this hypothesis of large-scale regime shifts. An abrupt change was also found in the temperature of European waters in 1987 (Fig. V.5a). This change in SST could be linked to a regime shift found in sea surface temperature at the scale of the northern hemisphere (Yasunaka et Hanawa, 2002).

2. Analyse des discontinuités dans les séries climatiques et biologiques

2.1. Introduction

La partie précédente montre l'existence d'une corrélation entre le mode de variation dominant du recrutement, et celui de la température de la mer. Cette corrélation repose en partie sur l'existence d'un changement marqué dans les deux courbes (figure V.2a et figure V.5a) se produisant autour de l'année 1987. Cette discontinuité des composantes principales du recrutement et de la température suggère que des changements abrupts se sont produits simultanément à la fois dans les indices climatiques et dans les séries de recrutement.

Cette partie vise à étudier plus précisément ces changements se produisant de façon abrupte en analysant les discontinuités des séries du recrutement et des variables climatiques. L'étude de la correspondance temporelle de ces changements rapides permet d'aborder la question du lien entre climat et recrutement d'une manière différente de celle employée dans la première partie de ce chapitre.

2.2. Méthodes de détection des discontinuités dans les séries chronologiques

- **Classification hiérarchique**

Alors que l'analyse en composantes principales permettait d'ordonner les variables (les populations) et de synthétiser l'information de ces différentes variables sous forme de composantes principales, la classification hiérarchique permet de regrouper les individus du tableau (les années) en fonction de leurs similitudes. Les groupes d'années formés par la coupure de l'arbre de la classification représentent donc des ensembles d'années homogènes du point de vue de la valeur du recrutement des populations. Si ces groupes sont constitués d'années successives, ils représentent alors des périodes temporelles, pendant lesquelles les caractéristiques du recrutement de l'ensemble des populations ont peu varié (Beaugrand et Reid, 2003).

La classification hiérarchique des années a été réalisée pour les données de recrutement des 40 populations. Le critère d'agrégation utilisé est le critère de Ward, qui consiste à opérer à chaque étape le rapprochement des deux groupes qui permet de minimiser la variance intra groupe, et assure ainsi la formation de groupes homogènes.

- **Indice composite, ou méthode ASD**

La méthode de l'indice composite, ou ASD (Average Standard Deviates, Ebbesmeyer et al., (1991)), permet de tester l'ampleur d'une discontinuité de date connue dans un jeu de données multivariable. La méthode est détaillée par Mantua (2004), et peut être résumée ainsi :

- 1) les séries sont centrées et réduites pour les périodes précédant et suivant la rupture supposée. La moyenne utilisée est la moyenne de la série et l'écart type est celui de la période correspondante.
- 2) certaines séries doivent être inversées, de façon à ce que toutes aient une tendance de variation similaire (par exemple qu'elles soient toutes décroissantes).
- 3) la moyenne annuelle des séries standardisées et son erreur type sont calculées.

La discontinuité testée est jugée significative si, au sein de chaque période, les moyennes annuelles sont de même signe, et qu'elles sont à une distance supérieure à une erreur type de zéro.

- **Méthode des sommes cumulées**

Contrairement aux méthodes précédentes la méthode des sommes cumulées s'applique aux séries individuelles et permet de détecter des changements locaux de niveau moyen dans ces séries (Ibanez et al., 1993).

La méthode consiste à calculer les écarts annuels à la moyenne de la série et à sommer progressivement ces écarts, c'est à dire calculer la série des S_y définis par :

$$S_y = \sum_{i=1}^y (X_i - \bar{X}) \quad (V.2)$$

où X_i est la valeur annuelle, et \bar{X} , la moyenne de la série.

Les changements marqués de la pente de la courbe des sommes cumulées indiquent un changement du niveau moyen local de la série (cf. exemples figure V.9).

2.3. Recherche de discontinuités dans les séries d'indices climatiques et hydrologiques

- **Discontinuités dans les variations climatiques à grande échelle.**

La recherche de discontinuités dans les séries d'indices climatiques a d'abord été menée en faisant l'analyse des discontinuités dans les anomalies de la NHT, dans l'indice de la NAO, dans le premier axe de l'analyse en composantes principales des températures de surface et dans le premier axe de l'analyse en composantes principales de l'intensité des vents d'ouest¹.

La figure V.9 présente les variations de ces quatre variables ainsi que les différentes périodes distinguées d'après les courbes des sommes cumulées. Les courbes des sommes cumulées de ces variables montrent des variations similaires : une première période de décroissance, suivie d'une période de stabilité et enfin, une troisième période d'accroissement. La première période correspond donc à des valeurs inférieures à la moyenne de la série, la seconde, à des valeurs proches de la moyenne, et la troisième, à des valeurs supérieures. La différence de pente de la courbe des sommes cumulées entre la première et la seconde période est relativement faible, ce qui indique que le changement de moyenne détecté dans les variables est relativement progressif. En revanche, entre la seconde et la troisième période, le changement de pente marqué des sommes cumulées indique une forte discontinuité dans les variables. La date de changement entre la première et la seconde période varie de 1977 pour les anomalies de la NHT, 1980 pour la température de la mer, 1981 pour l'indice NAO, et est absente pour l'intensité du vent. La seconde transition se produit simultanément dans les variations de la NAO, de la température de la mer et du vent, entre 1988 et 1989, et a lieu plus précocement dans les variations de la NHT, entre 1985 et 1986.

¹ Une analyse en composantes principales a été réalisée pour l'intensité des vents d'Ouest dans l'Atlantique Nord-Est à partir des données de la base de ICOADS. La variable utilisée est la vitesse des vents zonaux (positifs pour les vents d'Ouest, négatif pour les vents d'Est) moyenne pour les mois d'hivers (décembre à mars). La couverture spatiale est identique à celle de la température. Le premier axe de l'ACP explique 42.95% de la variabilité sur la période 1966-1996 et présente de fortes corrélations positives avec les variations locales de l'intensité du vent entre les latitudes 55°N et 65°N, des corrélations faibles au dessus de 65°N, et dans le golfe de Gascogne, et des corrélations négatives au large du Portugal.

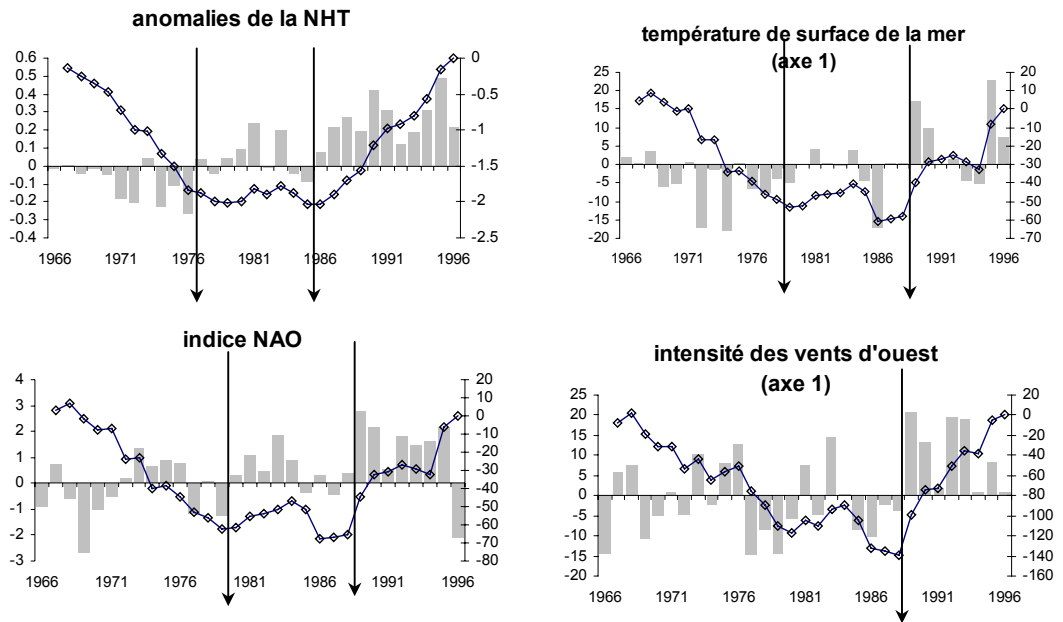


Figure V.9 : Détection des discontinuités dans les indices hydro-climatiques (barres) par la méthode des sommes cumulées (courbes). Les flèches verticales indiquent les dates des changements de la pente des courbes des sommes cumulées.

- **Discontinuités dans les variations des températures locales**

Les sommes cumulées ont été calculées pour les séries des moyennes annuelles de la température de surface de la mer dans les grandes zones de pêche (figure V.10).

Les zones mer Baltique, mer du Nord, mer d'Irlande et Ouest Ecosse montrent un profil de variation des sommes cumulées comparable. Un premier changement de pente se produit entre 1976 et 1977, traduisant une transition entre une période relativement chaude et une période froide. Un second changement se produit entre 1987 et 1988, correspondant à un brusque réchauffement. La mer de Barents et la mer de Norvège montrent des changements de température pour les mêmes dates, mais le réchauffement durant la période la plus récente est plus modéré, et la température sur la période 1988-1997 est inférieure à celle de la période 1970-1976.

En Manche, mer Celtique et Golfe de Gascogne, les sommes cumulées distinguent deux régimes, avec un changement se produisant entre 1987 et 1988 dans le golfe de Gascogne et entre 1988 et 1989 en mer Celtique et en Manche. Un réchauffement notable se produit également dans les eaux de la péninsule ibérique, mais la courbe des sommes cumulées n'indique pas de discontinuité marquée dans la série (pas de changement brusque la pente).

Les courbes des sommes cumulées des zones Féroé et Islande diffèrent fortement de celles des autres zones. Trois transitions sont apparentes : un refroidissement entre 1974 et 1975 en Islande et entre 1977 et 1978 dans les îles Féroé ; un réchauffement entre 1983 et 1984 et un nouveau refroidissement entre 1991 et 1992.

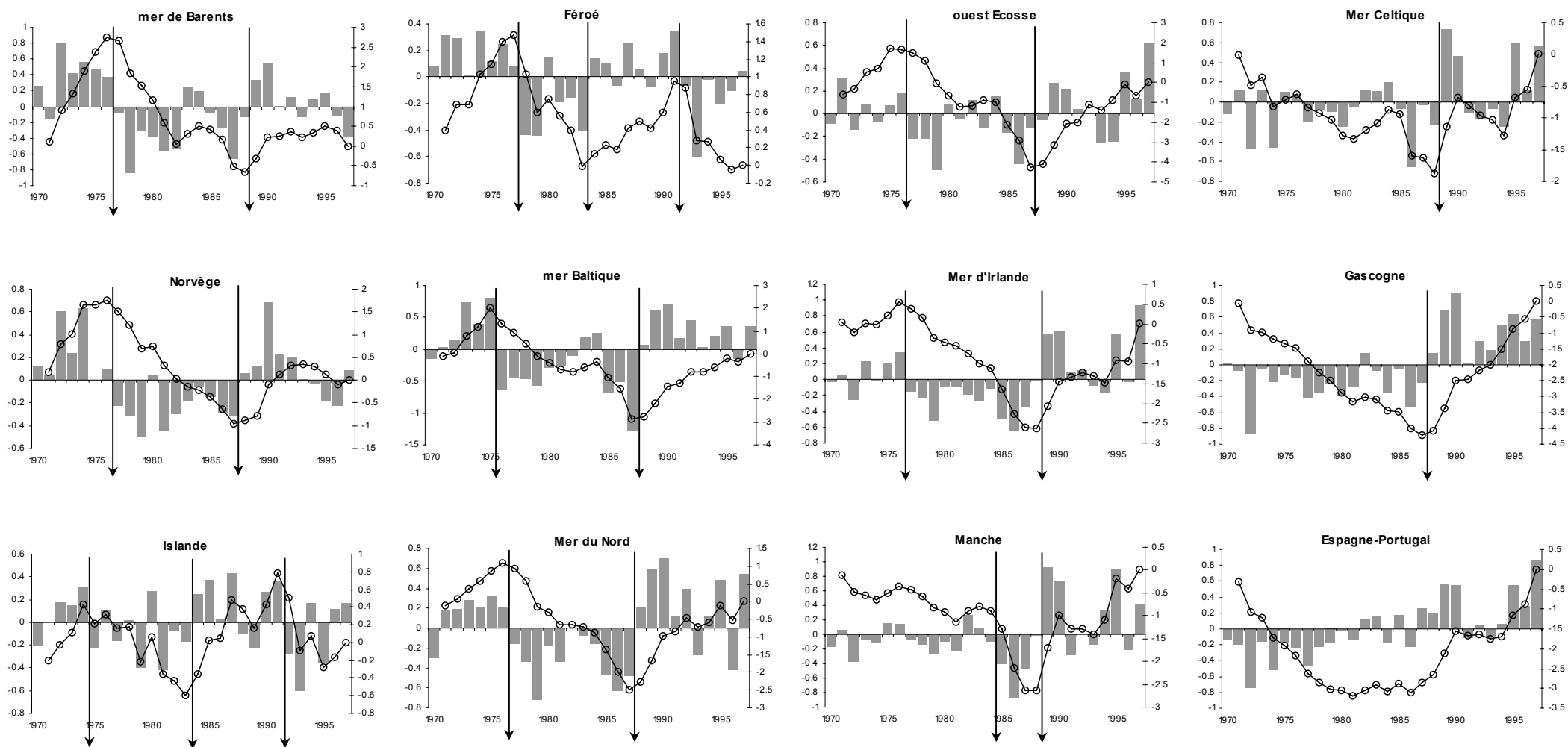


Figure V.10 : Détection des discontinuités dans les anomalies annuelles de la température de surface dans les différentes zones de pêche (barres) par la méthode des sommes cumulées (courbes).

2.4. Recherche de discontinuités dans les séries de recrutement

- **Classification hiérarchique**

La classification hiérarchique distingue trois groupes, composés d'années successives (figure V.11). Les transitions entre ces trois périodes se produisent en 1982 et 1988.

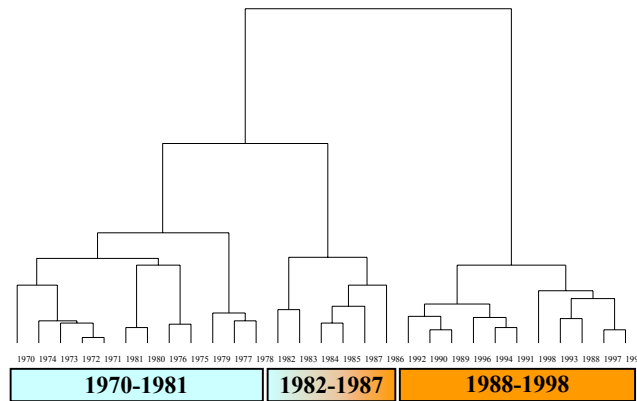


Figure V.11 : Arbre de la classification hiérarchique des années réalisée sur les séries chronologiques d'abondances de recrues des 40 populations.

- **Indice composite**

Différentes dates de discontinuité, comprises entre 1980 et 1990 ont été testées avec la méthode ASD pour les 40 séries de recrutement (transformées en log). L'écart le plus important entre les moyennes des déviations standards de chaque période est observé pour un changement se produisant en 1987 (figure V.12). Pour l'année 1984, cependant, la déviation standard peu différente de zéro.

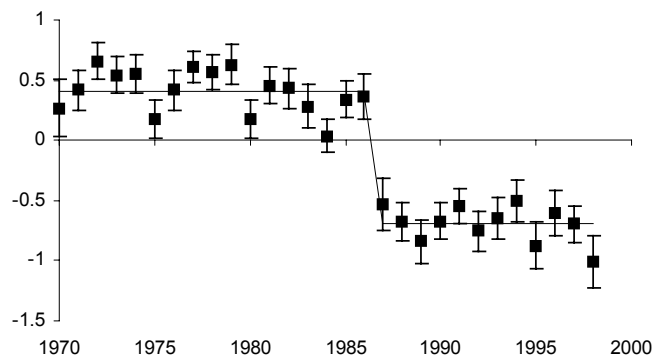


Figure V.12 : Indice composite (méthode ASD) du recrutement de 40 populations calculé pour un changement supposé ayant lieu en 1987.

- **Analyse des discontinuités dans les séries individuelles par la méthode des sommes cumulées**

La méthode des sommes cumulées a été utilisée afin de déceler des changements de niveau moyen du recrutement pour chaque population. L'allure des courbes des sommes cumulées a permis d'identifier les dates des changements les plus importants pour chaque population. L'amplitude de ces changements a été testée en comparant, par un test de Student, les moyennes du recrutement avant et après la date détectée (exemples figure V.13). Les résultats pour les 40 populations sont présentés dans le tableau V.3.

La forme de la courbe des sommes cumulées indique un changement de moyenne locale du recrutement pour 29 des 40 populations. La différence des niveaux moyens autour de ces dates est significative pour 21 des 29 populations.

Les discontinuités se produisent pour un certain nombre de cas autour des années 1986 à 1989. C'est le cas pour les populations de morue de l'Est de la mer Baltique, de la mer du Nord et de la mer d'Irlande, de l'églefin et du merlan en mer du Nord, du hareng dans le golfe de Riga, de la plie en mer Celtique et mer d'Irlande, du sprat en mer Baltique et du lieu noir en Islande.

Pour d'autres populations les discontinuités se produisent plus tôt, au début des années 1980. C'est le cas pour les populations de hareng de mer Celtique, Norvège, Islande et mer d'Irlande, la morue en mer Baltique Ouest et mer Celtique, le lieu noir dans les îles Féroé et le merlan de mer du Nord.

Tableau V.3 : Test de changement de moyenne locale dans les séries du recrutement. Les dates de transition ont été détectées par la méthode des sommes cumulées, et la différence des moyennes avant et après la date de transition est testée par un test de Student (n.s. : non significatif, * : significatif à $\alpha = 1\%$). L'absence de valeur pour certaines populations correspond à des cas où les courbes des sommes cumulées n'indiquent pas de changement de moyenne locale.

| Population | Année du changement le plus significatif | Moyennes du recrutement | | Pourcentage de changement de moyenne | |
|---------------------------|--|-------------------------|-----------------|--------------------------------------|------|
| | | Première période | Seconde période | | |
| Morue | | | | | |
| N.E. Arctique | 1988 | 455 | 655 | 44% | n.s. |
| Mer Baltique (Ouest) | 1982 | 109 | 53 | -51% | * |
| Mer Baltique (Est) | 1986 | 410 | 122 | -70% | * |
| Mer du Nord | 1986 | 480 | 216 | -55% | * |
| Mer Celtique | 1980 | 3 | 5 | 95% | * |
| Mer d'Irlande | 1987 | 9 | 5 | -47% | * |
| Kattegat | 1984 | 20 | 10 | -52% | * |
| Islande | 1982 | 212 | 139 | -34% | n.s. |
| Féroé | 1983 | 17 | 14 | -17% | n.s. |
| Ouest Ecosse | 1986 | 12 | 8 | -32% | n.s. |
| Eglefin | | | | | |
| N.E. Arctique | 1981 | 75 | 160 | 113% | n.s. |
| Mer du Nord | 1986 | 46260 | 22142 | -52% | * |
| Féroé | | | | | |
| Ouest Ecosse | | | | | |
| Hareng | | | | | |
| Ouest Ecosse (Nord) | 1986 | 1256 | 853 | -32% | n.s. |
| Mer Baltique | 1984 | 24255 | 15092 | -38% | * |
| Mer Celtique | 1979 | 266 | 531 | 100% | * |
| Mer Baltique (G. de Riga) | 1988 | 1688 | 3399 | 101% | * |
| N.E. Arctique | 1982 | 4959 | 104675 | 2011% | * |
| Islande | 1982 | 333 | 771 | 132% | * |
| Mer du Nord | 1980 | 15274 | 50539 | 231% | * |
| Mer d'Irlande | 1982 | 299 | 151 | -50% | * |
| Ouest Ecosse (Sud) | | | | | |
| Tacaud norvégien | | | | | |
| Mer du Nord | 1983 | 188017 | 101527 | -46% | * |
| Plie | | | | | |
| Mer Celtique | 1987 | 7 | 4 | -44% | * |
| Kattegat | | | | | |
| Mer du Nord | | | | | |
| Manche | | | | | |
| Mer d'Irlande | 1987 | 17 | 10 | -42% | * |
| Lieu noir | | | | | |
| Mer du Nord | | | | | |
| N.E. Arctique | | | | | |
| Islande | 1986 | 38 | 21 | -45% | * |
| Féroé | 1979 | 17 | 33 | 96% | * |
| Sole | | | | | |
| Mer Celtique | | | | | |
| Mer du Nord | | | | | |
| Mer d'Irlande | | | | | |
| Manche | 1989 | 5 | 4 | -19% | n.s. |
| Sprat | | | | | |
| Mer Baltique | 1987 | 54944 | 98720 | 80% | * |
| Merlan | | | | | |
| Mer du Nord | 1988 | 32804 | 15504 | -52% | * |
| Ouest Ecosse | 1981 | 136 | 78 | -43% | * |

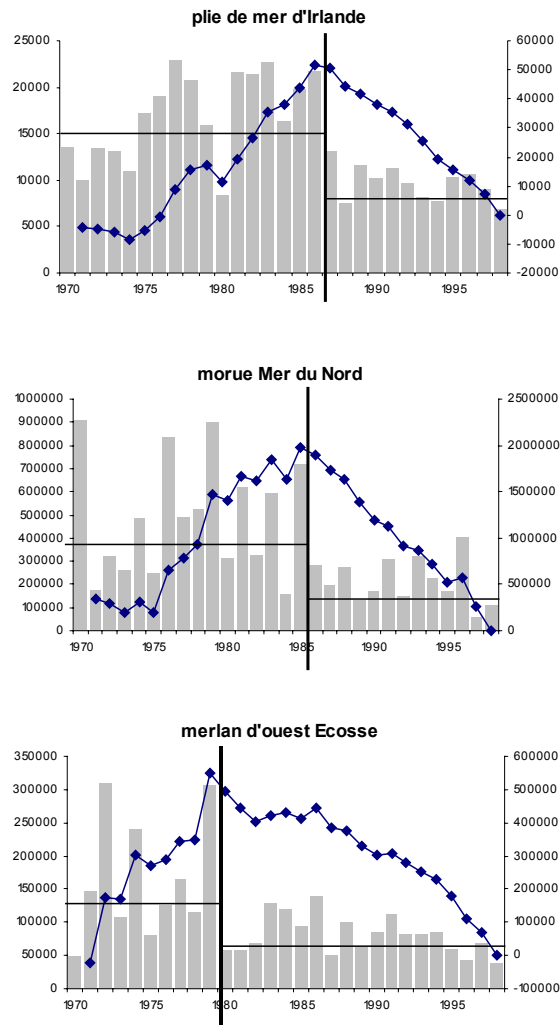


Figure V.13 : Exemples de changements de niveau moyen du recrutement détectés par la méthode des sommes cumulées pour trois populations

2.5. Discussion

- **Changements des conditions climatiques et environnementales**

Un changement prononcé s'est produit à la fin des années 1980 dans le système climatique de l'Atlantique Nord, comme en témoignent les variations de l'indice NAO. Les répercussions de ce changement du système climatique sont visibles dans les variables physiques comme la température de surface de la mer et le régime des vents d'Ouest, qui montrent également un changement marqué à la fin des années 1980. L'analyse des variations de température de surface de la mer au sein de chaque zone montre l'importance du changement autour de l'année 1988, qui est visible pour presque toutes les zones, à l'exception de l'Islande et des îles Féroé. Le changement de température de la mer de l'année 1988 est également perçu à l'échelle globale (Yasunaka et Hanawa, 2002). Cette date correspond également à des changements marqués d'autres indices climatiques comme l'oscillation arctique, ou l'oscillation décanale du Pacifique (Beamish et al., 2004; Hare et Mantua, 2000).

L'impact de ce changement sur la circulation océanique est également notable. Le basculement de la NAO vers de fortes valeurs s'accompagne d'un déplacement vers le Nord du cours du Gulf Stream (Taylor et Stephens, 1998) et d'une augmentation du volume d'eau traversant le passage de Rockall¹ (Holliday et Reid, 2001). Ces changements de circulation expliquent en partie les variations de la température mises en évidence. En mer du Nord, par exemple, ces changements correspondent à une augmentation des entrées d'eau océanique, plus chaude, par le passage entre les îles Shetland et la Norvège (Reid et al., 2001). En mer Baltique, le changement du régime des vents se traduit au contraire par une raréfaction des entrées d'eau océanique, conduisant à une forte baisse de la salinité depuis la fin des années 1980 (Alheit et al., 2004; Möllmann et al., 2003).

- **Changements biologiques**

L'analyse des séries de recrutement de chaque population par la méthode des sommes cumulées montre que, pour une partie des populations, les changements du recrutement se sont fait de façon relativement abrupte (figure V.13). Les discontinuités détectées dans les séries se produisent pour une partie des populations entre 1987 et 1989, ce qui explique que le changement le plus significatif détecté par la méthode ASD se produit en 1987. Pour une partie des populations, le changement a lieu plus tôt, au début des années 1980. Ceci peut expliquer que la période 1982 à 1987 se distingue des années précédentes dans l'arbre de la classification hiérarchique.

Les changements rapides ont été décrits dans les abondances des espèces planctoniques. La production primaire a augmenté fortement pour l'ensemble des zones entourant les îles britanniques à partir de 1988 (Beaugrand et Reid, 2003; Edwards et al., 2001), principalement du fait de l'augmentation de température et, dans le cas de la mer du Nord, de l'augmentation des nutriments liée aux entrées d'eau océanique plus fréquentes (Reid et al., 2001). Pour le zooplancton, des changements rapides sont également décrits mais,

¹ Zone de grands fonds entre le banc de Rockall et le Sud de l'Islande, représentant une connexion entre le bassin Atlantique et les zones situées plus à l'est, mer de Norvège et mer du Nord.

comme dans le cas du recrutement des populations de poissons, la date de la discontinuité s'échelonne durant les années 1980.

L'année 1988 est une année de changements particulièrement abrupte dans l'ensemble des communautés planctoniques (Beaugrand, 2004), les invertébrés benthiques (Kröncke et al., 1998), et également le recrutement des gadidés (Beaugrand, 2004) et l'abondance du chinchard (Reid et al., 2001) de la mer du Nord. Des changements rapides dans les communautés planctoniques sont également décrits pour la mer Baltique autour de l'année 1988 (Alheit et al., 2004).

Ces changements rapides des abondances d'un grand nombre d'espèces ont été attribués par certains auteurs à l'apparition de changements de régime de fonctionnement des écosystèmes (Alheit et al., 2004; Beaugrand, 2004; Beaugrand et Reid, 2003; Buch et al., 2002; Reid et al., 2001). DeYoung et al. (2004) définissent les changements de régime comme étant « *des changements dans les fonctions des écosystèmes qui sont relativement abrupts, persistants, observés pour les différents niveaux trophiques et reliés à un forçage externe, tel que le climat ou les activités humaines* ». Cependant l'observation des changements rapides d'abondances doit être complétée par l'étude du fonctionnement de l'écosystème afin de déterminer la nature des modifications ont pu se produire et d'établir leur caractère plus ou moins réversible.

3. Conclusion du chapitre V

Plusieurs grands types de tendances du recrutement, se produisant selon deux modes de variations dominants, sont mis en évidence pour les populations de poissons du Nord-Est Atlantique. Le premier mode de variation correspond à une diminution marquée par un saut rapide en 1987, et le second mode, une oscillation à l'échelle de la décennie. Une première partie des populations a suivi cette décroissance avec une modulation de la date de rupture selon le signe de la corrélation avec le second mode. Une autre partie a connu une tendance inverse, à l'augmentation du recrutement. Une troisième partie des populations a suivi l'oscillation du second mode de variation. Enfin, certaines populations sortent de cette typologie et ont connu des variations non corrélées aux deux modes dominants.

Le mode de variation dominant du recrutement montre des similitudes avec le signal dominant des variations de la température de la mer à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, qui est lui-même similaire au signal du réchauffement global. D'autres changements dans les communautés biologiques des écosystèmes marins d'Europe, concernant principalement les abondances des espèces phyto et zooplanctoniques, se sont produits avec des cinétiques similaires et ont été attribués à l'effet du réchauffement global.

Pour les poissons, le lien à grande échelle entre les modes dominants de variation du recrutement et de la température est cohérent avec les corrélations observées à l'échelle locale entre le recrutement des populations et les variations de la température. Les populations dont le recrutement a décliné sont celles pour lesquelles les variations de la température ont une influence négative. Celles pour lesquelles le recrutement a augmenté sont celles dont le recrutement est positivement corrélé à la température. L'influence de la température varie selon la position biogéographique des populations. La plupart des populations dont le recrutement a décliné sont situées dans la partie Sud des aires de répartition des espèces.

Le réchauffement s'accompagne de changement dans le climat, comme en témoignent les changements survenus à la fin des années 1980 dans l'indice NAO, et ses effets sur le régime des vents et les températures locales. Cette période de changement rapide, qui a parfois été désignée par le terme de changement de régime, se retrouve également dans le recrutement d'une partie des populations de poissons.

La forte concordance dans les changements du recrutement, les abondances planctoniques et les caractéristiques physiques de l'océan, notamment l'existence d'une rupture autour de 1988, ainsi que la correspondance des zones géographiques où ces changements sont décelés, suggèrent que le réchauffement global joue un rôle important dans les tendances de variation récentes du recrutement de nombreuses populations de l'Atlantique Nord-Est.

Conclusion générale

Estimations du recrutement

Dans ce travail, les données issues de méthodes d'analyse de cohorte produites par les groupes de travail du CIEM pour l'évaluation des stocks sont utilisées. Le choix de cette source de données plutôt que les indices d'abondance issus des campagnes scientifiques repose avant tout sur des raisons pratiques. Les évaluations par analyses de cohortes permettent de prendre en compte un plus grand nombre de populations, et fournissent généralement des séries historiques plus longues. Elles constituent une source de donnée relativement homogène alors que les données de campagnes scientifiques, obtenues avec des engins de capture, des navires et des protocoles d'échantillonnage différents, sont plus hétérogènes.

Malgré les nombreuses sources d'imprécision identifiées dans le chapitre I, les estimations du recrutement reconstruites par les analyses de cohortes sont suffisamment fiables pour permettre de faire apparaître un certain nombre de grandes relations à l'échelle de l'ensemble des populations du Nord-Est Atlantique. Bien que l'estimation de la variabilité du recrutement à partir des séries estimées par les analyses de cohortes puisse être biaisée par certaines sources d'erreur, la variabilité du recrutement est liée de façon significative à la position géographique des populations. L'effet de ces imprécisions doit tendre à masquer l'existence de telles relations plutôt qu'à en faire apparaître des fictives. De même, l'existence de corrélations entre les séries de recrutement de différentes populations ne peut pas être un artéfact des problèmes des méthodes d'évaluation et représente nécessairement une réalité biologique. Les résultats obtenus dans cette étude sont donc d'autant plus robustes qu'ils sont obtenus malgré l'imprécision des données.

Les résultats de l'analyse des synchronismes du recrutement auraient probablement été similaires si les indices d'abondance des campagnes scientifiques avaient été utilisés. En effet les variations du recrutement perçues par les analyses de cohortes et les campagnes sont, dans l'ensemble, bien corrélées. En revanche, du fait des différences de protocole et de moyen d'échantillonnage entre les campagnes, la relation entre la variabilité du recrutement et la position des populations n'aurait probablement pas été observée à partir des indices d'abondance des campagnes.

Responsabilité des facteurs climatiques dans les variations du recrutement

Le recrutement des populations de poissons est le résultat de l'intégration de processus complexes, se déroulant durant les premiers mois de vie des jeunes poissons. L'effet de facteurs environnementaux sur ces différents processus est à l'origine de la variabilité du recrutement (chapitre II).

La comparaison des variations interannuelles du recrutement d'un grand nombre de populations a permis de montrer que ces variations ne s'effectuaient pas de manière

indépendante pour chaque population, mais présentaient un certain degré de synchronisme à l'échelle de groupes de populations (chapitre III). Ces synchronismes peuvent être en partie liés à des facteurs non-environnementaux, comme l'existence de connexions entre les populations. Leur apparition correspond cependant le plus souvent à des communautés de réponses des populations à l'influence des variations environnementales.

Les caractéristiques géographiques de l'apparition de ces synchronismes renseignent sur l'échelle spatiale de variation des facteurs environnementaux impliqués. La correspondance de l'échelle spatiale des corrélations du recrutement et de celle de la température suggère que les facteurs responsables des variations du recrutement sont, comme la température, contrôlés par les variations du climat. Le chapitre III fournit donc une première mise en évidence de la responsabilité du climat dans la variabilité du recrutement et justifie la recherche d'un lien entre les changements à long terme du recrutement et les changements climatiques, menée dans le chapitre V.

Une partie importante des similitudes des variations correspond à l'apparition de recrutements extrêmes. L'échelle spatiale des coïncidences d'apparition de ces recrutements particuliers est beaucoup plus vaste que celle observée pour des synchronismes du recrutement au sens strict. La recherche d'anomalies des conditions environnementales se produisant sur de larges échelles spatiales pourrait permettre d'améliorer la compréhension des mécanismes conduisant à la production de ces classes d'âge particulières.

Influence de l'environnement sur le recrutement et position des populations dans les aires de répartition

Il est depuis longtemps connu (Templeman, 1972) que les différentes populations d'une espèce réagissent différemment à la température selon la température moyenne de la zone dans laquelle elles vivent. Pour la morue, l'influence de la température sur le recrutement est marquée pour les populations qui vivent dans des zones où la température moyenne est proche d'un des extrêmes de la gamme de tolérance de l'espèce, alors que les populations au milieu de cette gamme sont peu sensibles aux variations de la température (Brander, 2000; Planque et Fredou, 1999).

Dans le chapitre IV, les différences de réponse des populations aux perturbations environnementales sont étudiées en rapport avec la position des populations par rapport à la distribution des espèces. Il est montré que la variabilité du recrutement est plus forte pour les populations situées à proximité des marges des aires de répartition des espèces que pour celles qui sont situées près du centre. Cette relation indique que l'effet de l'environnement sur le recrutement est plus marqué pour les populations vivant sur les bords des aires de répartition, rencontrant des conditions auxquelles l'espèce est moins bien adaptée. Ce résultat montre l'intérêt de prendre en compte la biogéographie d'une espèce pour comprendre l'influence de l'environnement sur les populations locales.

Les analyses suggèrent que l'effet des stratégies vitales des espèces et de la réduction de la biomasse féconde sur la variabilité du recrutement est faible par rapport à l'effet de la position géographique. Ces résultats contredisent des résultats antérieurs montrant

l'existence d'un lien entre la variabilité du recrutement et les caractéristiques du cycle vital des espèces (p. ex. Mertz et Myers (1996)) et montrant une influence de la pêche sur la variance du recrutement (Myers, 2001). L'élargissement du jeu de données utilisé, en incluant par exemple les populations évaluées dans le Nord-Ouest Atlantique et dans le Nord-Est Pacifique, permettrait d'augmenter à la fois le nombre de populations de chaque espèce et le nombre d'espèces prises en compte et la gamme des régimes d'exploitation rencontrés, et permettrait de renforcer les conclusions du chapitre IV.

Le réchauffement global est responsable de glissements vers les pôles des limites Nord de répartition des espèces. D'après ces résultats, il est probable que des populations actuellement proches de la limite Nord, telle que celle de la morue de la mer de Barents, présentent une diminution de la variabilité de leur recrutement. Par contre les populations situées près de la limite Sud devraient devenir plus variables.

L'augmentation de l'importance des facteurs environnementaux dans la détermination du recrutement sur les marges des distributions, s'accompagne en théorie d'une diminution de l'importance de facteurs densité-dépendants (Gaston, 1990). Le principe de compensation des effets de la pêche, à la base de modèles de dynamique des populations, est basé sur l'existence de facteurs densité-dépendants forts. Pour les populations situées sur les marges des aires de répartition, la capacité des populations à compenser l'effet de la pêche doit être moins bonne que pour celles situées au centre.

Influence du climat et de la pêche sur les variations à long terme du recrutement

Les effets du changement global sur les écosystèmes marins commencent à être connus. La réponse des communautés planctoniques, par exemple, a déjà été bien décrite : déplacements des limites de la distribution des espèces, modifications des cycles saisonniers, changements des abondances des espèces. Les stocks de poissons sont également affectés par les changements climatiques (conférence internationale de Bergen, mai 2004).

Dans le chapitre V de ce travail, deux signaux dominants ont été identifiés dans les variations du recrutement des populations de poissons durant les 30 dernières années. Le signal le plus important montre une forte concordance temporelle avec les variations des indices à large échelle des variations climatiques. La rapidité des changements se produisant à la fin des années 1980 est une caractéristique forte des changements du recrutement, retrouvée également dans les variations des abondances des espèces planctoniques, dans la température de l'eau et dans les indices climatiques. Les changements à long terme du recrutement se sont donc produits de façon simultanée avec des changements majeurs de l'environnement abiotique et biotique des populations de poissons, attribués à l'effet de l'environnement.

Un certain degré de cohérence apparaît entre les tendances du recrutement et les corrélations observées entre les séries de recrutement et les variations locales de la température. Les populations dont le recrutement a diminué montrent plus fréquemment des corrélations recrutement-température locale négatives. Celles dont le recrutement a augmenté montrent souvent une influence positive de la température sur leur recrutement. Les changements observés sont relativement cohérents avec l'hypothèse d'un effet

défavorable du réchauffement sur le recrutement des populations en limite Sud de répartition et un effet favorable sur les populations en limite Nord.

Peu d'études apportent une explication des mécanismes de la réponse des populations de poissons aux changements climatiques. Dans le cas de la morue, les mécanismes à travers lesquels le recrutement est influencé par le changement de climat ont pu être identifiés pour les populations de mer du Nord (Beaugrand et al., 2003) et de mer Baltique (Köster et al., 2005). Ces études montrent que les changements du recrutement sont liés à la fois aux changements des conditions physiques du milieu océanique (température, salinité et concentration en oxygène) et aux changements biologiques, des espèces proies et prédatrices. Les corrélations mises en évidence dans ce travail constituent un premier faisceau d'indications d'une réponse du recrutement des populations aux changements climatiques, qui devra être complété par des études plus fines des mécanismes de cette réponse. Une analyse des différences locales d'effet des changements du climat sur l'hydrologie, ou sur les cycles saisonniers et l'abondance des espèces planctoniques, pourrait permettre notamment d'expliquer les différences de réponse de certaines populations, comme la morue de mer Celtique, dont le recrutement augmente alors qu'elle se situe à la limite supérieure de la gamme de tolérance thermique de l'espèce.

Les variations du recrutement et celles de la biomasse féconde des populations sont liées par un lien double : la dépendance du recrutement au nombre de géniteurs participant à la reproduction, et la dépendance de la taille d'une population à sa production de recrues (chapitre II). Les changements du recrutement analysés dans le chapitre V résultent donc aussi pour partie de l'effet de la pêche sur l'abondance des géniteurs.

Pour certains auteurs, l'effet de la surexploitation serait le seul facteur responsable de la diminution du recrutement, l'influence du climat agissant comme un facteur secondaire (Hutchings et Myers, 1994b; Worm et Myers, 2004). Pourtant, les cas d'augmentation du recrutement, par exemple la période correspondant au « gadoid outburst » en mer du Nord, sont unanimement attribués à un effet favorable du climat. Dans ce travail, il est montré que la chute du recrutement précède souvent de quelques années celle de la biomasse féconde. L'apparition de conditions environnementales défavorables, conduisant à l'appariation de mauvais recrutements peut avoir précipité le déclin de stock supportant une forte exploitation, jusqu'à des niveaux de biomasse féconde pour lesquels la probabilité d'apparition de bons recrutements était plus faible.

L'influence du changement global sur le recrutement ne modifie pas drastiquement la nature des problèmes liés à la surexploitation des ressources. Malgré la diminution de la survie des larves de morue en mer du Nord, le niveau de recrutement actuel est suffisant pour qu'une diminution de l'effort de pêche permette l'augmentation de la taille de la population et autorise des captures plus élevées (Cook et Heath, 2005). Mais même si les niveaux de pression de pêche sont abaissés pour maximiser les captures, les possibilités de captures maximales actuelles sur des populations défavorisées par le réchauffement seront malgré tout inférieures aux maxima historiques, réalisés lorsque l'environnement était plus favorable.

L'effet du changement global n'est cependant pas toujours défavorable à l'activité de pêche. Certaines pêcheries, comme celle du bar (*Dicentrarchus labrax*) et du rouget barbet (*Mullus surmuletus*) en Manche, connaissent actuellement un essor lié en partie à l'effet

bénéfique du réchauffement sur ces espèces méridionales. Des pêcheries dans les eaux froides, comme le Groenland ou la Norvège, pourraient également bénéficier d'un effet favorable du réchauffement sur le recrutement des populations.

Les pratiques actuelles en matière de gestion des stocks consistent à définir des points de référence, qui représentent les limites de la biomasse ou de la mortalité par pêche qui ne doivent pas être franchies si l'on veut que la population se maintienne à long terme. Des prévisions d'évolution de la population sous différents scénarios de gestion sont réalisées afin de déterminer si ces limites risquent d'être franchies. Dans la majorité des cas, faute de modèle adéquat, ces prévisions se basent sur l'hypothèse d'un recrutement constant.

Les points de référence utilisés actuellement sont calculés à partir de l'ensemble des données historiques d'un stock. Dans l'hypothèse d'un changement de régime durable, ces points de références ne devraient pas être calculés à partir des données de la période ancienne qui ne reflètent plus les niveaux de productivité actuels (Daan et al., 1994).

Le réchauffement doit se poursuivre et même s'accélérer durant le 21^{ème} siècle. Au vu des résultats de ce travail, l'hypothèse d'un recrutement constant ne peut plus être admise. Les prévisions d'évolution de la taille des stocks, comme elles le font pour la pêche, doivent tester différents scénarios d'évolution du recrutement. Ces scénarios peuvent être proposés en fonction des prévisions d'évolution des caractéristiques environnementales rencontrées par la population, et de la réponse de la population attendue d'après sa position biogéographique.

Enfin, la mise en évidence des effets du climat souligne également l'importance d'intégrer ces effets dans les modèles et les indicateurs développés dans le cadre de l'approche écosystémique de la gestion des pêcheries.

Références bibliographiques

- AGOSTINI, V. N., and A. BAKUN. 2002. 'Ocean triads' in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* **11**: 129-142.
- ALHEIT, J., and E. HAGEN. 1997. Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography* **6**: 130-139.
- ALHEIT, J. and others 2004. Synchronous ecological regime shifts in the North and Central Baltic Sea in 1988-89. ICES CM 2004/M:09: 28pp.
- ALLAIN, G., P. PETITGAS, and P. LAZURE. 2001. The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography* **10**: 151-163.
- ANDERSON, J. T. 1998. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **8**: 55-66.
- ANDREWARTHA, H. G., and L. C. BIRCH. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press.
- BAILEY, K. M., and E. D. HOUDE. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology* **25**: 1-83.
- BAKUN, A. 1996. Patterns in the Ocean : Ocean Processes and Marine Population Dynamics. Univ. of California Sea Grant, in cooperation with La Paz (Mexico) : Centro de investigaciones Biologicas del Noroeste.
- BAUMGARTNER, T. R., A. SOUTAR, and V. FERREIRA-BARTRINA. 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. *CalCOFI Report* **33**: 24-40.
- BEAMISH, R. J. 1993. Climate and exceptional fish production off the west coast of North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2270-2291.
- BEAMISH, R. J., A. J. BENSON, R. M. SWEETING, and C. M. NEVILLE. 2004. Regimes and the history of the major fisheries off Canada's west coast. *Progress In Oceanography* **60**: 355-385.
- BEAMISH, R. J., and G. A. MCFARLANE. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**: 735-743.
- BEARE, D. and others 2003. Evaluation of research surveys in relation to management advice (EVARES - FISH/2001/02 - Lot 1). p. 305. Final Report to European Commission Director-General Fisheries.
- BEAUGRAND, G. 2004. The North Sea regime shift : evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography* **60**: 245-262.
- BEAUGRAND, G., K. M. BRANDER, J. A. LINDLEY, S. SOUISSI, and P. C. REID. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the north sea. *Nature* **426**: 661-664.
- BEAUGRAND, G., and P. C. REID. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**: 801-817.
- BEAUGRAND, G., P. C. REID, F. IBANEZ, J. A. LINDLEY, and M. EDWARDS. 2002. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science* **296**: 1692-1694.
- BEGG, G. A., and G. MARTEINSDOTTIR. 2002. Environmental and stock effects on spatial distribution and abundance of mature cod (*Gadus Morhua*). *Marine Ecology Progress Series* **229**: 245-262.
- BERKELEY, S., C. CHAPMAN, and S. SOGARD. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology* **85**: 1285-1264.
- BERRYMAN, A. A., M. LIMA ARCE, and A. H. BRADFORD. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* **99**: 600-606.
- BERTIGNAC, M. 2004. A preliminary simulation study of the implication of possible changes in growth on the assessment of Northern stock of European hake (*Merluccius merluccius*) and management advice. ICES CM 2004/K:51.
- BERTRAND, A. 2002. Hydrological and trophic characteristics of tuna habitat: consequences on tuna distribution and longline catchability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1002-1013.
- BEUKEMA, J. J., R. DEKKER, K. ESSINK, and H. MICHAELIS. 2001. Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea : causes and consequences. *Marine Ecology Progress Series* **211**: 143-155.

- BEUKEMA, J. J., K. ESSINK, and H. MICHAELIS. 1996. The geographic scale of synchronized fluctuation patterns in zoobenthos populations as a key to underlying factors: climatic or man-induced. *ICES Journal of Marine Science* **53**: 964-971.
- BEVERTON, R. J. H. 1995. Spatial limitation of population size ; the concentration hypothesis. *Netherlands Journal of Sea Research* **34**: 1-6.
- BEVERTON, R. J. H., and S. J. HOLT. 1957a. On the dynamics of exploited fish populations. Ministry of agriculture and fisheries.
- BEVERTON, R.-J.-H., and S. J. HOLT. 1957b. On the dynamics of exploited fish populations.
- BIANCHI, G. and others 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 558-571.
- BINI, L. M., A. S. G. COELHO, and J. A. F. DINIZ-FILHO. 2000. Is the relationship between population density and body size consistent across independent studies? A meta-analytical approach. *Revista Brasileira de Biologia* **61**: 1-6.
- BJOERNSTAD, O. N., J.-M. FROMENTIN, N. C. STENSETH, and J. GJOESAETER. 1999. Cycles and trends in cod populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 5066-5071.
- BJÖRNSSON, B., and A. STEINARSSON. 2002. The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 494-502.
- BJÖRNSSON, B., A. STEINARSSON, and M. ODDGEIRSSON. 2001. Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* **58**: 29-38.
- BJØRNSTAD, N. O., and W. FALK. 2001. Non parametric spatial covariance functions : Estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* **8**: 53-70.
- BJØRNSTAD, N. O., J.-M. FROMENTIN, N. C. STENSETH, and J. GJØSAETER. 1999a. Cycles and trends in cod populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 5066-5071.
- BJØRNSTAD, N. O., R. A. IMS, and X. LAMBIN. 1999b. Spatial population dynamics: analysing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 427-432.
- BLANCHARD, F., and F. VANDERMEIRSCH. 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973–2002). *Comptes rendus Biologies* **328**: 505-509.
- BRADFORD, J. M. 1991. Effects of ageing errors on recruitment time series estimated from sequential population analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 555-558.
- BRADFORD, M. J. 1992. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. *Fisheries Bulletin* **90**: 439-453.
- BRANDER, K. M. 1994. Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod : The utility of inter-regional comparisons. *ICES Marine Science Symposia* **198**: 406-413.
- . 1995. The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* **52**: 1-10.
- . 2000. Effects of environmental variability on growth and recruitment in cod (*Gadus morhua*) using a comparative approach. *Oceanologica Acta* **23**: 485-496.
- . 2005. Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 339-343.
- BRANDER, K. M. and others 2003. Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic : Are we seeing a coherent response to changing temperature? *ICES Marine Science Symposia* **219**: 261-270.
- BRANDER, K. M., and R. MOHN. 2004. Effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 1558-1564.
- BRETT, J. R., J. E. SHELBOURN, and C. T. SHOOP. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Onchorrhynchus nerka*, in relation to temperature and body size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **26**: 2363-2394.
- BRIGGS, J. C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill.

- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* **124**: 255-279.
- BRUNEL, T., and J. BOUCHER. 2006. Pattern of recruitment variability in the geographical range of the exploited northeast Atlantic fish species. *Journal of Sea Research* **55**: 156-168.
- BUCH, E., M. H. NIELSEN, and S. A. PERDERSEN. 2002. Ecosystem variability and regime shift in west greenland waters. *Scientific Council Research Documents NAFO* **02/16**.
- BUCKLEY, L. J., E. M. CALDARONE, and R. G. LOUGH. 2004. Optimum temperature and food-limited growth of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on Georges Bank. *Fisheries Oceanography* **13**: 134-140.
- CATTADORI, I. M., D. T. HAYDON, and P. J. HUDSON. 2005. Parasites and climate synchronize red grouse populations. *Nature* **433**: 737-741.
- CHAVEZ, F. P., J. RYAN, S. E. LLUCH-COTA, and M. NIQUEN C. 2003. From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science* **299**: 217-221.
- CHEN, D. G., and J. R. IRVINE. 2001. A semiparametric model to examine stock-recruitment relationships incorporating environmental data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1178-1186.
- CHRISTENSEN, V. and others 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries* **4**: 1-24.
- CIEM. 1993. Reports of the working group on methods on fish stock assessments. ICES Cooperative Research Report **191**: 249 pp.
- . 2001. Report of the working group on methods on fish stock assessments., p. 56. CIEM Resource Management Committee.
- . 2002a. Report of the Arctic Fisheries Working Group. ICES CM 2002/ACFM:18.
- . 2002b. Report of the Baltic fisheries assessment working group. ICES CM 2002/ACFM:17.
- . 2002c. Report of the Herring Assessment Working Group for the Area South of 62° N. ICES CM 2002/ACFM:12.
- . 2002d. Report of the Northern pelagic and blue whiting fisheries working group. ICES CM 2002/ACFM:19.
- . 2002e. Report of the Northwestern Working Group. ICES CM 2002/ACFM:20.
- . 2002f. Report of the working group on methods on fish stock assessments. ICES CM 2002/D:01.
- . 2002g. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. ICES CM 2002/ACFM:06.
- . 2003a. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. ICES CM 2003/ACFM:02.
- . 2003b. Report of the Working Group on the Assessment of Northern Shelf Demersal Stocks. ICES CM 2003/ACFM:04.
- . 2003c. Report of the Working Group on the Assessment of Southern Shelf Demersal Stocks. ICES CM 2003/ACFM:03.
- . 2003d. Report of the Working Group on the Assessment of Southern Stocks of Hake, Monk, and Megrin. ICES CM 2003/ACFM:01.
- . 2004a. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management and Advisory Committee on Ecosystems, 2004.
- . 2004b. Report of the Study Group on Ageing Issues in Baltic Cod. ICES CM 2004/ACFM:21: 40 pp.
- . 2004c. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon. ICES CM 2004/ACFM:20,: 293pp.
- . 2004d. Report of the Working Group on the Biology and Assessment of Deep-Sea Fisheries Resources. ICES CM 2004/ACFM:15: 317pp.
- . 2005. Report on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. ICES CM 2005/ACFM:07: 783 pp.
- COHEN, E. B., D. G. MOUNTAIN, and R. O'BOYLE. 1991. Local-scale versus large-scale factors affecting recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 1003-1006.
- CONNOLLY, P., and R. OFFICER. 2001. The use of tagging data in the formulation of the Irish Sea Cod Recovery Plan. ICES CM 2001/O:05: pp. 9.

- COOK, R. M. 1997a. Stock trends in six North Sea stocks as revealed by an analysis of research vessel surveys. *ICES Journal of Marine Science* **54**: 924-933.
- . 1997b. Stock trends in six North Sea stocks as revealed by an analysis of research vessel surveys. *ICES Journal of Marine Science* **54**: 924-933.
- COOK, R. M., and M. R. HEATH. 2005. The implications of warming climate for the management of North Sea demersal fisheries. *ICES Journal of Marine Science* **In Press**.
- COOK, R. M., A. SINCLAIR, and G. STEFÁNSSON. 1997. Potential collapse of North Sea cod stocks. *Nature* **385**: 521-522.
- CORTEN, A., and J. A. LINDLEY. 2003. The use of CPR data in fisheries research. *Progress in Oceanography* **58**: 285-300.
- COULSON, J. C., and J. B. WHITTAKER. 1978. Ecology of Mooreland animals., p. 52-93. *In* O. W. Heal and D. F. Perkins [eds.], *Ecological Studies 27. Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*. Springer-Verlag.
- COWAN, J. H., K. A. ROSE, and D. R. DEVRIES. 2000. Is density-dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 61-89.
- COWAN, J. H., and R. F. SHAW. 2002. Recruitment, p. 88-111. *In* L. A. Fuiman and R. G. Werner [eds.], *Fishery science. The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science.
- CURRY, R. G., and M. MCCARTNEY. 2001. Ocean Gyre Circulation Changes Associated with the North Atlantic Oscillation. *Journal of Physical Oceanography* **31**: 3374-3400.
- CURY, P., and C. ROY. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**: 670-680.
- CUSHING, D. H. 1971. The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **33**: 340-362.
- . 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University press.
- . 1982. *Climate and Fisheries*. Academic Press.
- . 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations : an update of the Match / Mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* **26**: 249-294.
- . 1995. *Population production and regulation in the sea: A fisheries perspective*. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS.
- . 1996. *Towards a science of recruitment in fish populations*. Ecology Institute.
- CUSHING, D. H., and J. W. HORWOOD. 1994. The growth and death of fish larvae. *Journal of Plankton Research* **16**: 291-300.
- DAAN, N., H. J. L. HEESSEN, and J. POPE. 1994. Changes in the North Sea cod stock during the twentieth century. *ICES Marine Science Symposia* **198**: 229-243.
- DAMUTH, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: The independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society* **31**: 193-246.
- DARBY, C. D., and S. FLATMAN. 1994. *Lowestoft VPA Suite Version 3:1 User Guide*. MAFF: Lowestoft.
- DAVIS, A. J., J. H. LAWTON, B. SHORROCKS, and L. S. JENKINSON. 1998. Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology* **67**: 600-612.
- DE BARROS, P., E. M. TIRASIN, and R. TORESEN. 1998. Relevance of cod (*Gadus morhua*L.) predation for inter-cohort variability in mortality of juvenile Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*L.). *ICES Journal of Marine Science* **55**: 454-466.
- DEMARCO, H., and V. FAURE. 2000. Coastal upwelling and associated retention indices derived from satellite SST. Application to *Octopus vulgaris* recruitment. *Oceanologica Acta* **23**: 391-408.
- DEYOUNG, B., R. HARRIS, J. ALHEIT, G. BEAUGRAND, N. MANTUA, and L. SHANNON. 2004. Detecting regime shifts in the ocean: Data considerations. *Progress In Oceanography* **60**: 143-164.
- DICKSON, R. R., and J. MEINCKE. 2003. The north Atlantic Oscillation and the ocean's response in the 1990s. *ICES Marine Science Symposia* **219**: 15-24.
- DOHERTY, P. F., T. BOULINIER, and J. D. NICHOLS. 2003. Local extinction and turnover rates at the edge and interior of species' ranges. *Annales Zoologici Fennici* **40**: 145-153.

- DOOLEY, D. H. 1984. Aspects of oceanographic variability on Scottish fishing grounds. Ph.D. Thesis University of Aberdeen, Aberdeen, UK 154pp.
- DRINKWATER, K. F. 2002. A Review of the Role of Climate Variability in the Decline of Northern Cod. American Fisheries Society Symposium **32**: 113-130.
- DUARTE, C. M., and M. ALCARAZ. 1989. To produce many small or few large eggs: A size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia* **80**: 401-404.
- EBBESMEYER, C. C., D. R. CAYAN, D. R. MCLAIN, F. H. NICHOLS, D. H. PETERSON, and K. T. REDMOND. 1991. 1976 step in the Pacific climate : forty environmental changes between 1968-1975 and 1977-1984., p. 115-126. *In* J. L. Betancourt and V. L. Sharp [eds.], Proceedings of the seventh annual Pacific climate (PACCLIM) workshop, April 1990. California Department of Water Resources. Interagency Ecological Studies Program.
- EDWARDS, M., P. REID, and B. PLANQUE. 2001. Long-term and regional variability of phytoplankton biomass in the Northeast Atlantic (1960-1995). *ICES Journal of Marine Science* **58**: 39-49.
- EKMAN, S. 1953. Zoogeography of the sea. Sidgwick & Jackson.
- ELLERTSEN, B., P. FOSSUM, P. SOLEMDAL, and S. SUNDBY. 1989. Relation between temperature and survival of eggs and first-feeding larvae of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer.* **191**: 209-219.
- ENQUIST, J. B., J. H. BROWN, and G. B. WEST. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* **395**: 163-165.
- FAO. 2003. Rapport du Groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord-occidentale., p. 152.
- . 2005. Review of the state of world marine fishery resources. FAO Fisheries Technical Paper. No. 457. Rome, FAO.
- FIKSEN, O., and A. SLOTTE. 2002. Stock-environment recruitment models for Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 211-217.
- FISHER, R. A. 1954. Statistical methods for research workers, 12th edition. Oliver and Boyd.
- FOGARTY, M. J., R. A. MYERS, and K. G. BOWEN. 2001. Recruitment of cod and haddock in the North Atlantic : a comparative analysis. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 952-961.
- FOX, J. C., B. P. PLANQUE, and C. D. DARBY. 2000. Synchrony in the recruitment time-series of plaice (*Pleuronectes platessa* L) around the United Kingdom and the influence of sea temperature. *Journal of Sea Research* **44**: 159-168.
- FROMENTIN, J.-M., R. A. MYERS, O. N. BJOERNSTAD, N. C. STENSETH, J. GJOESAETER, and H. CHRISTIE. 2001. Effects of density-dependent and stochastic processes on the regulation of cod populations. *Ecology* **82**: 567-579.
- FRYER, R. F., C. L. NEEDLE, and S. A. REEVES. 1998. Kalman filter assessments of cod, haddock and whiting in VIa. Working Document WD1 to the ICES Working Group on the Assessment of Northern Shelf Demersal Stocks, Copenhagen, June 1998.
- GARCIA, J. T., and B. E. ARROYO. 2001. Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography* **24**: 393-402.
- GARROD, D. J., and J. M. COLEBROOK. 1978. Biological effects of variability in the North Atlantic Ocean. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **13**: 128-144.
- GASTON, K. J. 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **65**: 105-129.
- GASTON, K. J., and T. M. BLACKBURN. 2000. Pattern and Process in Macroecology. Blackwell.
- GAVARIS, S. 1980. Use of multiplicative model to estimate catch rate and effort from commercial data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 2272-2275.
- . 1988. An Adaptative Framework for Estimation of Population Size. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee Research Document **88129**: 12 pp.
- GAVARIS, S., and S. J. SMITH. 1987. Effect of allocation and stratification strategies on precision of survey abundance estimates for Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the eastern Scotian Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **7**: 137-144.

- GFCM. 2002. Working Group on Demersal Fish. GFCM -Scientific Advisory Committee - Sub-Committee on Stock Assessment (SCSA).
- GILBERT, D. J. 1997. Towards a new recruitment paradigm for fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 969-977.
- GILLET, N. P., H. F. GRAF, and T. J. OSBORN. 2003. Climate change and the North Atlantic Oscillation., p. 193-209. *In* J. W. Hurrell, Y. Kushnir, G. Ottersen and M. Visbeck [eds.], *The North Atlantic Oscillation : climatic significance and environmental impact*. American Geophysical Union.
- GIRS, A. A. 1971. *Macrocirculation method for long-term meteorological prognosis*. Hydrometizdat Publ.
- GONI, R., F. ALVAREZ, and S. ADLERSTEIN. 1999. Application of generalized linear modeling to catch rate analysis of Western Mediterranean fisheries: the Castellon trawl fleet as a case study. *Fisheries research* **42**: 291-302.
- GRENFELL, B. T. and others 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* **394**: 674-677.
- GROSS, S. J., and T. D. PRICE. 2000. Determinants of the northern and southern range limits of a warbler. *Journal of Biogeography* **27**: 869-878.
- GULLAND, J. A. 1956. *On the fisheries effort in English demersal fisheries*. Fisheries Investigations, MAFF London. Series 2 **20**: 1-41.
- . 1966. *Manuel des méthodes d'échantillonnage et des méthodes statistiques applicables à la biologie halieutique*. FAO Manuels de Sciences Halieutiques N°3 FRS/M3.
- . 1969. *Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques*. Première partie. *Analyse des populations*. **145**.
- . 1983. *Fish stock assessment : a manual of basic methods*. Wiley & Sons.
- HALL, S. J. 1999. *The effects of fishing on marine ecosystems and communities*. Blackwell Science.
- HALLETT, T. B., T. COULSON, J. G. PILKINGTON, T. H. CLUTTON-BROCK, J. M. PEMBERTON, and B. T. GRENFELL. 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* **430**: 71-75.
- HARE, S. R., and N. MANTUA. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography* **47**: 103-145.
- HEATH, M. R., and A. GALLEGRO. 1998. Bio-physical modelling of the early life stages of haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in the North Sea. *Fisheries Oceanography* **7**: 110-128.
- HILBORN, R., and C. J. WALTERS. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman & Hall.
- HILDEN, M. 1988. Errors of perception in stock and recruitment studies due to wrong choices of natural mortality rate in Virtual Population Analysis. *Journal du Conseil permanent International pour l' Exploration de la Mer* **44**: 123-134.
- HJELLVIK, V., O. R. GODØ, and D. TJØSTHEIM. 2002. The measurement error in marine survey catches: the bottom trawl case. *Fishery Bulletin* **100**: 720-726.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the Great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. **20**: 1-228.
- HOCHBERG, Y. 1988. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* **75**: 800-802.
- HOLLIDAY, N., and P. C. REID. 2001. Is there a connection between high transport of water through the Rockall Trough and ecological changes in the North Sea? *ICES Journal of Marine Science* **58**: 270-274.
- HOLLOWED, A. B., K. M. BAILEY, and W. S. WOOSTER. 1987. Patterns in recruitment of marine fishes in the northeast Pacific Ocean. *Biological Oceanography* **5**: 99-131.
- HOLLOWED, A. B., S. R. HARE, and W. S. WOOSTER. 2001. Pacific Basin climate variability and patterns of Northeast Pacific marine fish production. *Progress in Oceanography* **49**: 1-4.
- HOLLOWED, A. B., and W. S. WOOSTER. 1992. Variability of winter ocean conditions and strong year classes of Northeast Pacific groundfish. *ICES Marine Science Symposia*.
- HORWOOD, J., D. CUSHING, and T. WYATT. 2000. Planktonic determination of variability and sustainability of fisheries. *Journal of Plankton Research* **22**: 1419-1422.

- HOUDE, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries society symposium **2**: 17-29.
- . 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae : temperature and implied latitudinal effects. Fisheries Bulletin **87**: 471-495.
- HUFFAKER, C. B., and P. S. MESSENGER. 1964. The concept and significance of natural control., p. 74-117. In P. D. Bach; [ed.], Biological control of insect pest and weeds. Chapman & Hall.
- HURRELL, J., and R. DICKSON. 2004. Climate variability over the North Atlantic., p. XII+252. In N. C. Stenseth, G. Ottersen, J. W. Hurrell and A. Belgrano [eds.], Marine ecosystems and climate variations. Oxford University Press.
- HURRELL, J. W. 1995. Decadal trends in North Atlantic Oscillation : Regional temperatures and precipitation. Science. **269**: 676-679.
- HURRELL, J. W., and H. VAN LOON. 1997. Decadal variations in climate associated with the North Atlantic oscillation. Climatic Change **36**: 301-326.
- HUTCHINGS, J., and R. A. MYERS. 1994a. What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**: 2126-2146.
- HUTCHINGS, J. A., and R. A. MYERS. 1994b. What can be learned from the collapse of renewable resources? Atlantic cod, (*Gadus morhua*), of Newfoundland and Labrador. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**: 2126-2146.
- HUTCHINSON, W. F., G. R. CARVALHO, and S. I. ROGERS. 2001. Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. Marine Ecology Progress Series **223**: 251-260.
- IBANEZ, F., J. M. FROMENTIN, and J. CASTEL. 1993. Application de la methode des sommes cumulees a l'analyse des series chronologiques en oceanographie. C. R. Acad. Sci. (Ser. 3) (Sci. Vie/Life Sci.) **316**: 745-748.
- ILES, T. C., and R. J. H. BEVERTON. 2000. The concentration hypothesis : the statistical evidence. ICES Journal of Marine Science **57**: 216-227.
- IPCC. 2001a. Climate change 2001 : the scientific basis. Cambridge University Press.
- . 2001b. Climate change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge University Press.
- JACOBSON, L. D., and A. D. MACCALL. 1995. Stock-recruitment models for Pacific sardine (*Sardinops sagax*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **52**: 566-577.
- JOBLING, M. 1997. Temperature and growth: Modulation of growth rate via temperature change, p. 225-253. In C. M. Wood and D. G. McDonald [eds.], Global warming : implications for the freshwater and marine fish. Society of Experimental Biology Seminar Series. Cambridge University Press.
- JOHN, R. 1976. The catch per unit effort of North Sea haddock, whiting and cod as an index of stock abundance., p. 51-61. In O. Ulltang [ed.], Monitoring of fish stock abundance; the use of catch and effort data. A report of the ACMRR Working Party on Fishing Effort and Monitoring of Fish Stock Abundance. FAO Fisheries Technical Paper 155.
- JONES, P. D., and A. MOBERG. 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: An extensive revision and an update to 2001. Journal of Climate **16**: 206-223.
- JORDAAN, A., and L. J. KLING. 2003. Determining the optimal temperature range for Atlantic cod (*Gadus morhua*) during early life, p. 45-62. In H. I. Browman and A. B. Skiftesvik [eds.], The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. Institute of Marine Research.
- JORGENSEN, O. A. 2002. Survey for Greenland Halibut in NAFO division 1C-1D, 2002. NAFO Scientific Council Research Documents. **03/20**: pp.25.
- KAWASAKI, T., and M. OMORI. 1988. Fluctuations of the three major sardine stocks in the Pacific and global trend in temperature., p. 37-53. In T. Wyatt and M. G. Larrañeta [eds.], International symposium on long term changes in fish populations. Instituto de investigaciones maritimas.
- KING, J. R., and G. A. MCFARLANE. 2003. Marine fish life history strategies : application to fishery management. Fisheries Management and Ecology **10**: 249-264.
- KLYASHTORIN, L. B. 1998. Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. Fisheries Research **37**: 115-125.

- . 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches. The possibility of forecasting., p. 86.
- KOENIG, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution*. **14**: 22-26.
- . 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* **25**: 283-288.
- KOSLOW, J. A. 1984. Recruitment patterns in northwest Atlantic fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 1722-1729.
- KÖSTER, F. W. and others 2005. Baltic cod recruitment - the impact of climate variability on key processes. *ICES Journal of Marine Science* **in press**.
- . 2003. Fish stock development in the Central Baltic Sea (1976-2000) in relation to variability in the physical environment. *ICES Marine Science Symposia* **219**: 294-306.
- KOVTSOVA, M. V., and V. D. BOITSOV. 1995. Recruitment of the Barents sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Netherlands Journal of Sea Research* **34**: 229-235.
- KRÖNCKE, I., J. W. DIPPNER, H. HEYEN, and B. ZEISS. 1998. Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Marine Ecology Progress Series* **167**: 25-36.
- LAMBERT, T. C. 1990. The effect of population structure on recruitment in herring. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **47**: 249-255.
- LAPOINTE, M. F., R. M. PETERMAN, and A. D. MACCALL. 1989. Trends in fishing mortality rate along with errors in natural mortality rate can cause spurious time trends in fish stock abundances estimated by virtual population analysis (VPA). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 2129-2139.
- LARGE, P. A. 1992. Use of a multiplicative model to estimate relative abundance from commercial CPUE data. *ICES J. mar. Sci.* **49**: 253-261.
- LASKER, R. 1975. Field criteria for the survival of anchovy larvae : the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fisheries Bulletin* **73**: 453-462.
- . 1981. Factors contributing to variable recruitments of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current : constrating years, 1975 through 1978. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions du Conseil* **178**: 375-388.
- . 1989. Les déterminants du recrutement., p. 189-222. *In* J.-P. Troadec [ed.], *L'homme et les ressources halieutiques*. Ifremer.
- LAURANS, M. 2005. Evaluation des ressources halieutiques en Afrique de l'Ouest : dynamique des populations et variabilité écologique. Thèse de Doctorat Halieutique, Ensa-Rennes.
- LAUREC, A., and A. FONTENEAU. 1979. Estimation de l'abondance d'une classe d'âge : utilisation des C.P.U.E. de plusieurs engins, en différentes zones et saisons. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* **8**: 78-100.
- LAUREC, A., and J.-C. LE GUEN. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1. Concepts et Modèles. *Rapports Scientifiques et Techniques*. CNEXO **45**: 118pp.
- LEGGETT, W. C., and E. DEBLOIS. 1994. Recruitment in marine fishes : is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages. *Netherlands Journal of Sea Research* **32**: 119-134.
- LEGGETT, W. C., and K. T. FRANK. 1997. A comparative analysis of recruitment variability in North Atlantic flatfishes - Testing the species range hypothesis. *Journal of Sea Research* **37**: 281-299.
- LONGHURST, A. 2002. Murphy's law revisited : longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research* **56**: 125-131.
- LORANCE, P., and H. DUPOUY. 2001. CPUE abundance indices of the main target species of the French deep-water fishery in ICES Sub-areas V-VII. *Fisheries research* **51**: 137-149.
- LORENZEN, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology*: 627-647.
- LOW, L. L. 1976. Derivation of catch per unit effort from commercial fishing statistics for the Bering Sea, 1964-73., p. 69-84, *Monitoring of fish stock abundance; the use of catch and effort data. A report of the ACMRR Working Party on Fishing Effort and Monitoring of Fish Stock Abundance*. FAO Fisheries Technical Paper 155.
- MACCALL, A. D. 1990. *Dynamic geography of marine fish populations*. University of Washington Press.

- MACKENZIE, B. R., H. H. HINRICHSEN, M. PLIKSHS, K. WIELAND, and A. S. ZEZERA. 2000. Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod (*Gadus morhua*) eggs in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* **193**: 143-156.
- MACKENZIE, B. R., T. J. MILLER, S. CYR, and W. C. LEGGETT. 1994. Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rate. *Limnology and Oceanography* **39**: 1790-1799.
- MACKENZIE, B. R., R. A. MYERS, and K. G. BOWEN. 2003. Spawner-Recruit relationship and fish stock carrying capacity in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **248**: 209-220.
- MAHEVAS, S., Y. SANDON, and A. BISEAU. 2004. Quantification of annual variations in fishing power due to vessel characteristics: an application to the bottom-trawlers of South-Brittany targeting anglerfish (*Lophius budegassa* and *Lophius piscatorius*). *ICES Journal of Marine Science* **61**: 71-83.
- MANTUA, N. 2004. Methods for detecting regime shifts in large marine ecosystems: a review with approaches applied to North Pacific data. *Progress In Oceanography* **60**: 165-182.
- MANTUA, N. J., S. R. HARE, Y. ZHANG, J. M. WALLACE, and R. C. FRANCIS. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society* **78**: 1069-1079.
- MARSHALL, C. T., O. S. KJESBU, N. A. YARAGINA, P. SOLEMDAL, and O. ULLTANG. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1766-1783.
- MARTEINSDOTTIR, G., and A. STEINARSSON. 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology* **52**: 1241-1258.
- MARTEINSDOTTIR, G., and K. THORARINSSON. 1998. Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1372-1377.
- MAY, R. M. 1977. Models of single populations., p. 4-25. *In* R. M. May [ed.], *Theoretical ecology*. Blackwell.
- . 1981. *Theoretical ecology*. Blackwell Science Publications.
- MCGURK, J. D. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Marine Ecology Progress Series* **34**: 227-242.
- . 1987. Natural mortality and spatial patchiness: reply to Gulland. *Marine Ecology Progress Series* **39**: 201-206.
- MENZEL, A., and P. FABIAN. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* **397**: 659.
- MERTZ, G., and R. A. MYERS. 1994a. Match/mismatch predictions of spawning duration versus recruitment variability. *Fisheries Oceanography* **3**: 236-245.
- . 1994b. Match-mismatch predictions of spawning duration versus recruitment variability. *Fisheries Oceanography* **3**: 233-245.
- . 1996. Influence of fecundity on recruitment variability of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 1618-1625.
- . 1997. Influence of errors in natural mortality estimates in cohort analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 1608-1612.
- MOHN, R. 1999. The retrospective problem in sequential population analysis: An investigation using cod fishery and simulated data. *ICES Journal of Marine Science* **56**: 473-488.
- MÖLLMANN, C., G. KORNILOVS, M. FETTER, F. W. KOSTER, and H.-H. HINRICHSEN. 2003. The marine copepod, *Pseudocalanus elongatus*, as a mediator between climate variability and fisheries in the Central Baltic Sea. *Fisheries Oceanography* **12**: 360-368.
- MORALES-NIN, B. 1997. Review on the european hake age determination and validation problems. EFAN Report 1-97.
- MORAN, P. A. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II Synchronisation and meteorology. *Australian Journal of Zoology* **1**: 291-298.
- MYERS, R. A. 1991a. Recruitment variability and range of three fish species. *NAFO Scientific Council Studies*. **16**: 21-24.
- . 1991b. Recruitment variability and range of three fish species. *Scientific Council Studies*. Northwest Atlantic Fisheries Organization **16**: 21-24.

- . 1997. Comment and reanalysis: paradigms for recruitment studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 982-983.
- . 1998. When do environment-recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **8**: 285-305.
- . 2001. Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 937-951.
- . 2002. Recruitment: understanding density-dependence in fish populations, p. 123-148. *In* P. Hart and J. Reynold [eds.], *Handbook of Fish Biology and Fisheries Vol 1: Fish Biology*. Blackwell.
- MYERS, R. A., and N. J. BARROWMAN. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fisheries Bulletin* **94**: 707-724.
- MYERS, R. A., N. J. BARROWMAN, and K. R. THOMPSON. 1995a. Synchrony of recruitment across the North Atlantic : an update. (Or, "now you see it, now you don't!"). *ICES Journal of Marine Science* **52**: 103-110.
- MYERS, R. A., and N. G. CADIGAN. 1993a. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 1576-1590.
- . 1993b. Is juvenile natural mortality in marine demersal fish variable? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 1591-1598.
- MYERS, R. A., and K. DRINKWATER. 1989. The influence of Gulf Stream warm core rings on recruitment of fish in the northwest Atlantic. *Journal of Marine Research* **47**: 635-656.
- MYERS, R. A., and G. MERTZ. 1998. Reducing uncertainty in the biological basis of fisheries management by meta-analysis of data from many pops :a synthesis. *Fisheries Research* **37**: 51-60.
- MYERS, R. A., G. MERTZ, and N. J. BARROWMAN. 1995b. Spatial scales of variability in cod recruitment in the North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**: 1849-1862.
- MYERS, R. A., G. MERTZ, and J. BRIDSON. 1997. Spatial scales of interannual recruitment variations of marine, anadromous, and freshwater fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1400-1407.
- MYERS, R. A., and P. PEPIN. 1994. Recruitment variability and oceanography stability. *Fisheries Oceanography* **47**: 89-98.
- NASH, R. D. M., and A. J. GEFFEN. 2000. The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. *Journal of Sea Research* **44**: 101-110.
- NEWTON, A. W. 1999. North sea cod otolith exchange scheme 1997-1998. EFAN Report 1-99.
- NICHOLSON, A. J. 1933. The balance of animal populations. *Animal Ecology* **2**: 132-149.
- NIELSEN, E., O. BAGGE, and B. R. MACKENZIE. 1997. Wind-induced transport of plaice (*Pleuronectes platessa*) early life-history stages in the Skagerrak-Kattegat. *Journal of Sea Research* **38**: 11-28.
- NISSLING, A. 2004. Effects of temperature on egg and larval survival of cod (*Gadus morhua*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea - implications for stock development. *Hydrobiologia* **514**: 115-123.
- OTTERSEN, G., J. ALHEIT, K. F. DRINKWATER, D. K. FRIEDLAND, E. HAGEN, and N. C. STENSETH. 2004. The response of fish populations to ocean climate fluctuations., p. XII+252. *In* N. C. Stenseth, G. Ottersen, J. W. Hurrell and A. Belgrano [eds.], *Marine ecosystems and climate variations*. Oxford University Press.
- OTTERSEN, G., and H. LOENG. 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring : the environmental link. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 339-348.
- OTTERSEN, G., H. LOENG, and A. RAKNES. 1994. Influence of temperature variability on recruitment of cod in the Barents Sea., p. 471-481, *Symp. on Cod and Climate Change*. ICES Marine Science Symposium.
- PANFILI, J., H. DE PONTUAL, H. TROADEC, and P. J. WRIGHT. 2002. *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Coédition Ifremer-IRD.

- PARMESAN, C., and G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42.
- PATTERSON, K. R. and others 1999. A review of some methods for estimating uncertainty in fisheries. EU Concerted Action FAIR PL98-4231. Fisheries Research Service Report No 7/99. Aberdeen, UK.: 54 pp.
- PATTERSON, K. R., and G. D. MELVIN. 1996. Integrated Catch At Age Analysis Version 1.2. Scottish Fisheries Research Report 56 FRS: Aberdeen.
- PEARSON, R. G., and T. P. DAWSON. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**: 361-371.
- PELLETIER, D. 1998. Intercalibration of research survey vessels in fisheries: A review and an application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2672-2690.
- PELTONEN, M., A. M. LIEBHOLD, and O. N. BJØRNSTAD. 2002. Spatial synchrony in forest insect outbreaks : roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology* **83**: pp. 3120-3129.
- PENNINGTON, M., and T. STROMME. 1998. Surveys as a research tool for managing dynamics stocks. *Fisheries Research* **37**: 97-106.
- PEPIN, P. 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 503-518.
- PEPIN, P., and R. A. MYERS. 1991. Significance of egg and larval size to recruitment variability of temperate marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 1820-1828.
- PERES-NETO, P. R. 1999. How many statistical tests are to many? The problem of conducting multiple ecological inferences revisited. *Marine Ecology Progress Series* **176**: 303-306.
- PERRY, A. L., P. J. LOW, J. R. ELLIS, and J. D. REYNOLDS. 2005. Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*: ?
- PETERMAN, R. M., and M. J. BRADFORD. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Science* **235**: 354-356.
- PHILIPPART, C. J. M., P. A. HENDERSON, T. JOHANNESSEN, A. D. RIJNSDORP, and S. I. ROGERS. 1998. Latitudinal variation on fish recruits in Northwest Europe. *Journal of Sea Research* **39**: 69-77.
- PIÑEIRO, C., and M. SAINZA. 2001. Report of 3th exchange on european hake age readings (SAMFISH). EFAN Report 1-2001.: 7p.
- PLANQUE, B., and T. FREDOU. 1999. Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 2069-2077.
- PLANQUE, B., and A. H. TAYLOR. 1998. Long-term changes in zooplankton and the climate of the North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* **55**: 644-654.
- POLISHCHUK, L. V., and V. B. TSEITLIN. 1999. Scaling of population density on body mass and a number-size trade-off. *Oikos* **86**: 544-556.
- . 2001. Body mass, population density, and offspring number in mammals. *Zhurnal Obsheei Biologii* **62**: 3-24.
- POPE, J., P. LARGE, and T. JAKOBSEN. 2001. Revisiting the influences of parent stock, temperature, and predation on the recruitment of the Northeast Arctic cod stock, 1930-1990. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 967-972.
- POPE, J. G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Res.Bull.ICNAF* **9**: 65-74.
- . 1988. Collecting fisheries assessment data., p. 63-82. *In* J. A. Gulland [ed.], *Fish population dynamics* (second edition). John Wiley and Sons.
- POST, E., and M. C. FROCHHAMMER. 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature* **420**: 168-171.
- PYPER, B. J., and R. M. PETERMAN. 1998a. Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2127-2140.
- PYPER, J. B., and R. M. PETERMAN. 1998b. Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2127-2140.

- QUERO, J.-C., M.-H. DU BUIT, and J.-J. VAYNE. 1998. The records of tropical fishes and the warming of the European Atlantic waters. *Oceanologica Acta* **21**: 345-351.
- RANDALL, M. G. M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its latitudinal distribution : *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology* **51**: 993-1016.
- RAPOPORT, E. H. 1982. *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press.
- RAVIER, C., and J.-M. FROMENTIN. 2001. Long-term fluctuations in the Eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 1299-1317.
- REDPATH, S. M., B. E. ARROYO, B. ETHERIDGE, F. LECKIE, K. BOUWMAN, and S. J. THIRGOOD. 2002. Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography* **25**: 533-540.
- REEVES, S. A. 2003. A simulation study of the implications of age-reading errors for stock assessment and management advice. *ICES Journal of Marine Science* **60**: 314-328.
- REID, P. C., M. DE FATIMA BORGES, and E. SVENDSEN. 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* **50**: 163-171.
- REID, P. C., M. EDWARDS, H. G. HUNT, and A. J. WARNER. 1998a. Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* **391**: 546.
- REID, P. C., B. PLANQUE, and M. EDWARDS. 1998b. Is observed variability in the long-term results of the Continuous Plankton Recorder survey a response to climate change? *Fisheries Oceanography* **7**: 282-288.
- RICHARDS, O. W., and T. R. E. SOUTHWOOD. 1968. The abundance of insects : Introduction., p. 1-7. *In* T. R. E. Southwood [ed.], *Insects abundance*. Blackwell Scientific Publications.
- RICHARDSON, A. J., and D. V. SCHOEMAN. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* **305**: 1609-1612.
- RICKER, W. E. 1954a. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **11**: 559-623.
- RICKER, W.-E. 1954b. Stock and recruitment. *Journal of Fisheries Research Board Canada* **11**: 559-623.
- RICKMAN, S. J., N. K. DULVY, S. JENNINGS, and J. D. REYNOLDS. 2000. Recruitment variation related to fecundity in marine fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 116-124.
- RIJNSDORP, A. D. and others 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.) in the northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* **29**: 173-192.
- RIVOIRARD, J., N. BEZ, P. FERNANDES, K. FOOTE, and J. SIMMONDS. 2000. *Geostatistics for Estimating Fish Abundance*. Blackwell Science.
- ROCHET, M.-J., and V. M. TRENKEL. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 86-99.
- ROOT, T. 1988. Environmental factors associated with avian distribution boundary. *Journal of Biogeography* **15**: 489-505.
- ROSE, G. A. 2004. Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 1553-1557.
- ROSE, K. A., J. H. COWAN, K. O. WINEMILLER, R. A. MYERS, and R. HILBORN. 2001. Compensatory density dependence in fish populations : importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* **2**: 293-323.
- ROTHSCHILD, B. J. 1986. *Dynamics of marine fish populations*. Harvard university press.
- . 1989. La variabilité des écosystèmes halieutiques : au-delà de la relation recrutement-stock., p. 131-154. *In* J.-P. Troadec [ed.], *L'homme et les ressources halieutiques*. Ifremer.
- ROTHSCHILD, B. J., and G. T. DINARDO. 1987. Comparison of recruitment variability and life history data among marine and anadromous fishes. *American Fisheries Society Symposium* **1**: 531-546.
- ROTHSCHILD, B. J., and T. R. OSBORN. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* **10**: 465-474.

- ROTSCHILD, J. B. 1967. Competition for gear in a multiple species fishery. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **31**: 102-110.
- SAGARIN, R. D., and S. D. GAINES. 2002a. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecol Letters* **5**: 137-147.
- . 2002b. Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography* **29**: 985-997.
- SALTHAUG, A., and O. R. GODØ. 2000a. Analysis of CPUE from the Norwegian bottom trawl fleet. ICES CM 2000/W : 14.
- . 2000b. Standardisation of commercial CPUE. *Fisheries Research* **49**: 271-281.
- SANTOS, A. M. P., M. D. F. BORGES, and S. GROOM. 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 589-596.
- SCHERRER, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur.
- SCHIERMEIER, Q. 2004. Climate findings let fishermen off the hook. *Nature* **428**: 4.
- SHACKLETON, L. Y. 1988. Fossil pilchard and anchovy scales - indicators of past fish populations off Namibia., p. 55-68. *In* T. Wyatt and M. G. Larrañeta [eds.], Long term changes in marine fish populations. CSIC.
- SHEPHERD, J. G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **40**: 67-75.
- SHEPHERD, J. G., P. G. POPE, and R. D. COUSENS. 1984. Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. **185**: 255-267.
- SINCLAIR, M. 1988. *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. Washington Sea Grant.
- SINCLAIR, M., and T. D. ILES. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* **45**: 165-175.
- SISSEWINE, M. P., and E. W. BOWMAN. 1978. An analysis of some factors affecting the catchability of fish by bottom trawls. *ICNAF Bulletin* **13**: 81-87.
- SMITH, T. D. 1988. Stock assessment methods : the first fifty years., p. 1-33. *In* J. A. Gulland [ed.], *Fish populations dynamics (Second edition)*. Wiley & Sons.
- SOUTHWARD, A. J., S. J. HAWKINS, and M. T. BURROWS. 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.
- SPARHOLT, H. 1996. Causal correlation between recruitment and spawning stock size of central Baltic cod? *ICES Journal of Marine Science* **53**: 771-779.
- STEBBING, A. R. D., S. M. T. TURK, A. WHEELER, and K. R. CLARKE. 2002. Immigration of southern fish species to south-western England linked to warming of the North Atlantic (1960-2001). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **82**: 177-180.
- STENSETH, N. C., O. N. BJOERNSTAD, W. FALCK, J.-M. FROMENTIN, J. GJOESAETER, and J. S. GRAY. 1999. Dynamics of coastal cod populations : intra - and intercohort density dependence and stochastic processes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **266**: 1645-1654.
- STRAILE, D. 2001. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269**: 391-395.
- SUNDBY, S. 2000. Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepods populations. *Sarsia* **85**: 277-298.
- SUNDBY, S., H. BJORKE, A. V. SOLDAL, and S. OSLEN. 1989. Mortality rates during the early life stages and year class strength of North East Arctic cod (*Gadus morhua*). *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. **191**: 15-38.
- TAYLOR, A. H., and J. A. STEPHENS. 1998. The North Atlantic Oscillation and the latitude of the Gulf Stream. *Tellus. A* **50**: 134-142.

- TAYLOR, D. L., and J. S. COLLIE. 2003. A temperature - and size- dependent model of sand shrimp (*Crangon septemspinosa*) predation on juvenile winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **60**: 1133-1148.
- TEDESCO, P. A., B. HUGUENY, D. PAUGY, and Y. FERMON. 2004. Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes : a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effec. Journal of Animal Ecology **73**: 693-705.
- TEMPLEMAN, W. 1972. Year-class success in some North Atlantic stocks of cod and haddock. Spec. Publ. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. **8**: 223-239.
- THOMPSON, K. R., and F. H. PAGE. 1989. Detecting synchrony of recruitment using short, autocorrelated time series. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **46**: 1831-1838.
- TOMLINSON, P. K. 1970. A generalisation of the Murphy catch equation. Journal of the Fisheries Research Board of Canada **27**: 821-825.
- TORESEN, R. 2000. Spawning stock fluctuations and recruitment variability related to temperature for selected Herring (*Clupea harengus*) stocks in the North Atlantic., p. pp. 315-334., Herring. Expectations for a New Millennium. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser.
- TRENKEL, V. M., J. K. PINNEGAR, M.-J. ROCHET, and B. D. RACKHAM. 2004. Different surveys provide similar pictures of trends in a marine fish community but not of individual fish populations. ICES Journal of Marine Science **61**: 351-362.
- TRONCOSO, D. P., X; GONZALEZ, C.; 2004. Atlantic cod population indices obtained from the spring surveys conducted by Spain in the NAFO Regulatory Area of Divisions 3NO, 1995-2003. NAFO Scientific Council Research Documents. **04/12**: pp. 21.
- TYLER, A. V. 1995. Warm-water and cool-water stocks of Pacific cod (*Gahus macrocephalus*): a comparative study of reproductive biology and stock dynamics. Climate change and northern fish populations. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **121**: 537-545.
- ULLTANG, O. 1976. Methods of measuring stock abundance other than by us of catch and effort data., p. 23. FAO Fisheries Technical papers, 176.
- . 1977a. Mesure de l'abondance des stocks par d'autres méthodes que le recours aux données commerciales de capture et d'effort. FAO Fisheries Technical Paper N°**176**: pp.25.
- . 1977b. Sources of errors in and limitations of virtual population analysis (cohort analysis). Journal du Conseil permanent International pour l' Exploration de la Mer **37**: 249-260.
- . 2003. Fish stock assessments and predictions : integrating relevant knowledge. An overview. Scientia Marina **67**: 5-12.
- VAN DER VEER, H. W. 1986. Immigration, settlement and density dependent mortality of a larval and a post larval 0 group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) population in the western Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series **35**: 203-215.
- VAN DER VEER, H. W., R. BERGHAIN, J. M. MILLER, and A. D. RIJNSDORP. 2000a. Recruitment in flatfish, with specail emphasis on North Atlantic species : Progress made by the Flatfish Symposia. ICES Journal of Marine Science **57**: 202-215.
- VAN DER VEER, H. W., A. J. GEFFEN, and J. WITTE. 2000b. Exceptionally strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage? Marine Ecology Progress Series **199**: 255-262.
- WALUDA, C. M., P. N. TRATHAN, and P. G. RODHOUSE. 2004. Synchronicity in southern hemisphere squid stocks and the influence of the Southern Oscillation and Trans Polar Index. Fisheries Oceanography **13**: 255-266.
- WATANABE, Y., and N. C. H. LO. 1989. Larval production and mortality in of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the north western Pacific Ocean. Fisheries Bulletin **87**: 601-613.
- WATANABE, Y., N. SHIRAHUJI, and M. CHIMURA. 2001. Latitudinal difference in recruitment dynamics of clupeid fishes: variable to the north, stable to the south., p. 521-533. In L. W. F. S. Ser. [ed.], Herring. Expectations for a New Millennium.
- WEATHERHEAD, P. J., G. BLOUIN-DEMERS, and K. A. PRIOR. 2002. Synchronous variation and long-term trends in two populations of Black Rat Snakes. Concervation Biology **16**: 1602-1608.

- WESPESTAD, V. G., L. W. FRITZ, and B. A. MEGREY. 2000. On relationship between cannibalism, climate variability, physical transport, and recruitment succes of Bering Sea walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *ICES Journal of Marine Science* **57**: 268-274.
- WHITEHEAD, P. J. P., M.-L. BAUCHOT, J.-C. HUREAU, J. NIELSEN, and E. TORTONESE. 1989. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Part I, II an III., p. III. *In* P. J. P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese [eds.], UNESCO. UNESCO.
- WHITLOCK, M. C. 2005. Combining probability from independent tests: the weighted Z-method is superior to Fisher's approach. *Journal of Evolutionary Biology* **in press**.
- WHITTAKER, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*, 2nd edn. MacMillan Publishing.
- WINEMILLER, K. O., and K. A. ROSE. 1992. Patterns of life-history diversification in north american fishes : implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 2196-2218.
- WOODWARD, F. I. 1987. *Cimate and plant distribution*. Cambrige University Press.
- WORM, B., and R. A. MYERS. 2004. Managing fisheries in a changing climate. *Nature* **429**: 15.
- YASUNAKA, S., and K. HANAWA. 2002. Regime shifts found in the Northern Hemisphere SST field. *Journal of the Meteorological Society of Japan* **80**: 119-135.
- ZHANG, Q.-B., and R. I. ALFARO. 2003. Spatial synchrony of the two-year cycle budworm outbreaks in central British Columbia, Canada. *Oikos* **102**.: pp. 146-154.
- ZHENG, J. 1996. Herring stock-recruitment relationships and recruitment patterns in the North Atlantic and Northeast Pacific oceans. *Fisheries Research* **26**: 257-277.

ANNEXES

Annexe 1: Démonstration de la formule permettant de calculer le recrutement à partir de l'approximation de Pope de l'équation des captures.

L'approximation de Pope,

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1} e^{\frac{M_{a,t}}{2}} + C_{a,t} e^{\frac{M_{a,t}}{2}} \quad (A.1)$$

pour une population recrutant à l'âge 1 et d'âge terminal A, écrit pour les différentes âges d'une même cohorte au cours de son existence :

$$N_{1,t} = N_{2,t+1} e^{\frac{M_{1,t}}{2}} + C_{1,t} e^{\frac{M_{1,t}}{2}} \quad (A.2)$$

$$N_{2,t+1} = N_{3,t+2} e^{\frac{M_{2,t+1}}{2}} + C_{2,t+1} e^{\frac{M_{2,t+1}}{2}} \quad (A.3)$$

$$N_{3,t+2} = N_{4,t+3} e^{\frac{M_{3,t+2}}{2}} + C_{3,t+2} e^{\frac{M_{3,t+2}}{2}} \quad (A.4)$$

$$N_{4,t+3} = C_{4,t+3} e^{\frac{M_{4,t+3}}{2}} \quad (A.5)$$

puisque la classe d'âge 4 est la dernière.

De (A.5) on déduit $N_{4,t+3}$ que l'on introduit dans (A.4),

de (A.4) on déduit $N_{3,t+2}$ que l'on introduit dans (A.3),

et de (A.3) on déduit $N_{2,t+1}$ que l'on introduit dans (A.2) pour trouver $N_{1,t}$,

qui s'exprime donc ainsi :

$$\begin{aligned} N_{1,t} = & C_{1,t} e^{\frac{M_{1,t}}{2}} \\ & + C_{2,t+1} e^{\frac{M_{1,t} + \frac{M_{2,t+1}}{2}}{2}} \\ & + C_{3,t+2} e^{\frac{M_{1,t} + M_{2,t+1} + \frac{M_{3,t+2}}{2}}{2}} \\ & + C_{4,t+3} e^{\frac{M_{1,t} + M_{2,t+1} + M_{3,t+2} + \frac{M_{4,t+3}}{2}}{2}} \end{aligned}$$

et donc sous une forme générale

$$R_t = N_{1,t} = \sum_{a=1}^A C_{a,t+a-1} e^{\sum_{i=1}^{a-1} \frac{M_{i,t+i-1} + \frac{M_{a,t}}{2}}{2}} \quad (A.6)$$

Annexe 2 : zones de pêche du CIEM

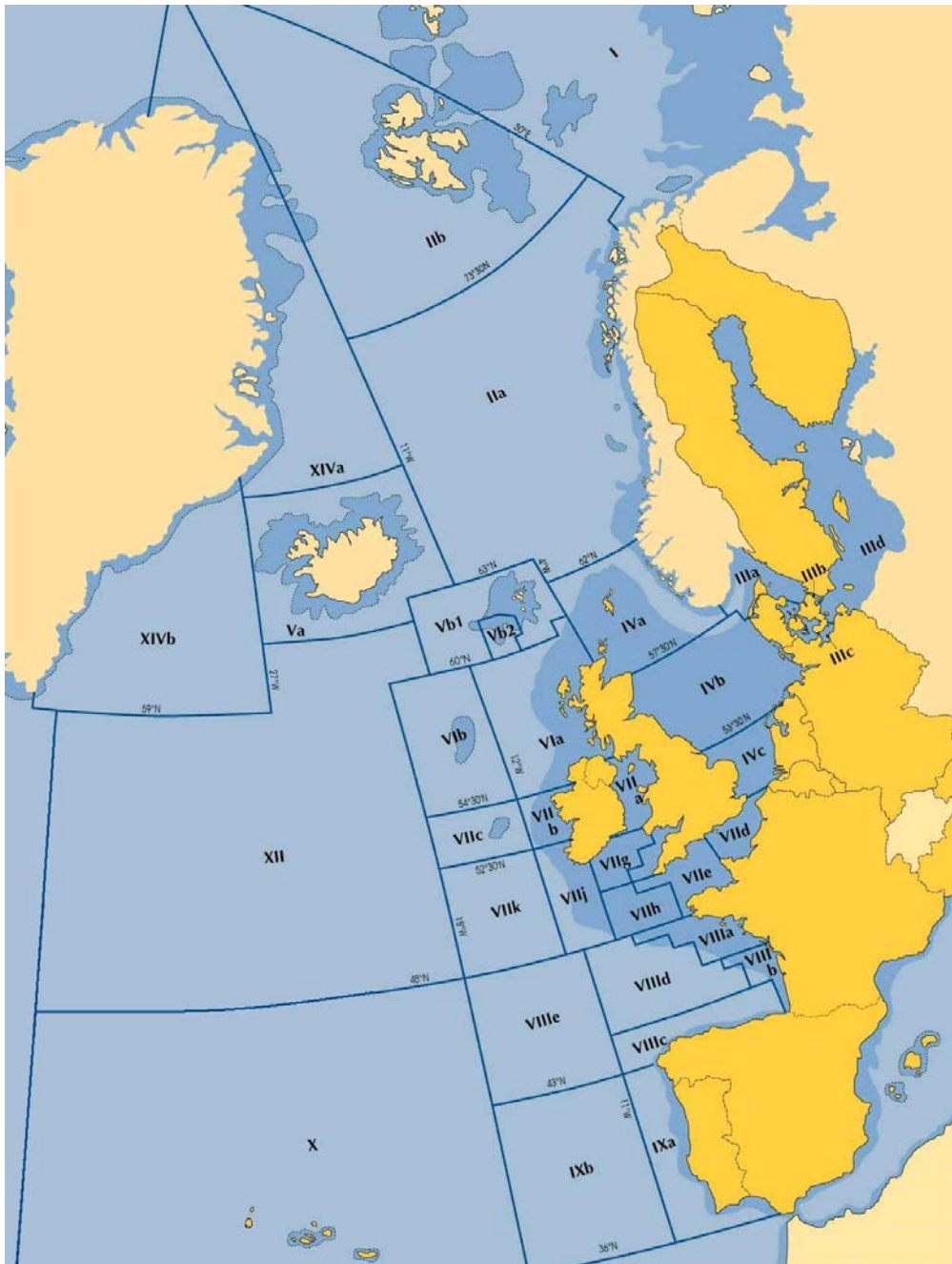


Figure A.1 : Carte des zones de pêche et des divisions du CIEM

Tableau A.1 : Zones de pêche et division CIEM correspondant à la figure A.1.

| code zone | zone de pêche CIEM | code division | division | sous divisions |
|-----------|---|---------------|---------------------------------|---------------------------------|
| I | Mer de Barents | | | |
| II | Mer de Norvège, Spitzberg | IIa | Mer de Norvège | |
| | | IIb | Spitzberg | |
| III | Skagerrak, Kattegat et Mer Baltique | IIIa | Skagerrak et Kattegat | |
| | | IIIb | Sund | |
| | | IIIc | Mer des Belts | |
| | | | 22 | Mer de Belts |
| | | | 23 | Sund |
| | | IIId | Mer Baltique | |
| | | | 24 | Baltique Ouest |
| | | | 25 | Centrale Baltique Sud-Ouest |
| | | | 26 | Centrale Baltique Sud-Est |
| | | | 27 | Ouest de Gotland |
| | | | 28 | Est de Gotland et Golfe de Riga |
| | | | 29 | Mer de l'Archipel |
| | | | 30 | Baie de Botnie méridionale |
| | | | 31 | Baie de Botnie septentrionale |
| | | | 32 | Golfe de Finlande |
| IV | Mer du Nord | IVa | Mer du Nord Septentrionale | |
| | | IVb | Mer du Nord Centrale | |
| | | IVc | Mer du Nord Méridionale | |
| V | Fonds d'Islande et des Féroé | Va | Fonds d'Islande | |
| | | Vb1 | Plateau des Féroé | |
| | | Vb2 | Fonds des Féroé | |
| VI | Rockall et Ouest Ecosse | VIa | Ouest Ecosse | |
| | | VIb | Rockall | |
| VII | Mer d'Irlande, Ouest Irlande, Porcupine, Mer Celtique et Manche | VIIa | Mer d'Irlande | |
| | | VIIb | Ouest Irlande | |
| | | VIIc | Porcupine | |
| | | VIIId | Manche Est | |
| | | VIIe | Manche Ouest | |
| | | VIIIf | Canal de Bristol | |
| | | VIIg | Mer Celtique Nord | |
| | | VIIh | Mer Celtique Sud | |
| | | VIIj | Banc de la Grande Sole | |
| | | VIIk | Ouest du Banc de la Grande Sole | |
| VIII | Golfe de Gascogne | VIIIa | Sud Bretagne | |
| | | VIIIb | Sud Gascogne | |
| | | VIIIc | Nord et Nord Ouest Espagne | |
| | | VIIIId | Centre Gascogne | |
| IX | Eaux Portugaises | IXa | Côte Portugaise | |
| | | IXb | Ouest du Portugal | |
| X | Fond des Acores | | | |
| XII | Nord des Acores | | | |
| XIV | Groenland Est | XIVa | Groenland Nord-Est | |
| | | XIVb | Groenland Sud-Est | |

**Annexe 3 : liste des populations évaluées par le
CIEM et caractéristiques des évaluations.**

Tableau A.2 : Populations évaluées par analyses de cohortes (ou autres méthodes statistiques)

| espèce | | Population | age des Recrues | période | méthode |
|---------------------------|-------------------------------------|------------------------|-----------------|-----------|-------------------------------|
| anchois | <i>Engraulis encrasicolus</i> | VIII | 0 | 1987-2000 | ICA |
| baudroie commune | <i>Lophius piscatorius</i> | VIIb-k & VIIIa,b,d | 1 | 1985-1999 | XSA |
| | | VIIIc & IXa | 4 | 1982-1996 | XSA et ASPIC |
| baudroie rousse | <i>Lophius budegassa</i> | VIIb-k & VIIIa,b,d | 2 | 1984-1998 | XSA |
| | | VIIIc & IXa | 5 | 1981-1995 | XSA |
| cardine à 4 taches | <i>Lepidorhombus boscii</i> | VIIIc & IXa | 1 | 1985-1999 | XSA |
| cardine franche | <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | VIIb,c e-k & VIIIa-b,d | 1 | 1983-1999 | XSA |
| | | VIIIc & IXa | 1 | 1985-1999 | XSA |
| | | VI | 3 | 1989-1997 | XSA |
| chinchard | <i>Trachurus trachurus</i> | toutes zones | 0 | 1983-2000 | ISVPA |
| | | IIIa, IVb-c & VIId | 1 | 1995-2000 | ISVAP et méthode ad hoc |
| | | VIIIc & IXa | 0 | 1985-2000 | |
| églefin | <i>Melanogrammus aeglefinus</i> | I & II | 3 | 1947-1997 | XSA |
| | | IV & IIIa | 0 | 1963-2000 | XSA |
| | | Va | 2 | 1979-1998 | TSA XSA ADAPT |
| | | Vb | 2 | 1959-1998 | XSAS |
| | | VIa | 1 | 1964-1999 | TSA |
| | | VIb | 1 | 1984-1999 | |
| | | VIIa | 0 | 1993-2000 | XSA |
| | | VIIb-k | 1 | 1992-1999 | XSA |
| flet commun | <i>Platichthys flesus</i> | 24-25 | 2 | 1976-1998 | XSA |
| flétan noir | <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> | I & II | 5 | 1959-1995 | XSA |
| grenadier de roche | <i>Coryphaenoides rupestris</i> | V, VI, VII | 15 | 1996-2000 | XSA (évaluation exploratoire) |

Tableau A.2 (suite)

| | | | | | |
|-------------------------|-----------------------------|----------------------|-----|-------------|--------------------------------|
| hareng | <i>Clupea harengus</i> | 30 | 1 | 1979-1999 | ICA |
| | | 31 | 1 | 1979-1999 | ICA |
| | | 22-24 & IIIa | 0 | 1991-2000 | ICA |
| | | 25-29 + 32 | 1 | 1973-1999 | XSA |
| | | gulf of Riga | 1 | 1969-1999 | XSA |
| | | I & II | 0 | 1931-1999 | ISVPA |
| | | IV, VIId & IIIa | 0 | 1960-2000 | ICA |
| | | Va | 2 | 1980-1998 | ADAPT ACMI ISVPA |
| | | VIa (North) | 1 | 1975-1999 | ICA |
| | | VIa (South) & VIIb-c | 1 | 1969-1999 | SVPA |
| | | VIIa | 1 | 1971-1999 | ICA |
| | | VIIIf-g-h-j | 1 | 1957-1999 | ICA |
| lançon | <i>sp.</i> | IV | 0 | 1983-2000 | XAS |
| lieu noir | <i>Pollachius virens</i> | I & II | 2 | 1958-1998 | XSA |
| | | IV, IIIa & VI | 1 | 1966-1998 | XAS |
| | | Va | 3 | 1959-1997 | XSA |
| | | Vb | 3 | 1958-1997 | XSA |
| lingue | <i>Molva molva</i> | Vb | 4 | 1996-2000 | XSA |
| maquereau commun | <i>Scomber scombrus</i> | | 0 | 1972-2000 | ICA |
| merlan | <i>Merlangius merlangus</i> | IV & VIId | 1 | 1959-1999 | XAS |
| | | VIa | 1 | 1977-1999 | XSA |
| | | VIIa | 0 | 1980-2000 | XSA |
| | | VIIek | 0 | 1982-2000 | XSA |
| morue | <i>Gadus morhua</i> | 22-24 | 1 | 1969-1999 | XSA |
| | | 25-32 | 2 | 1964-1998 | XSA |
| | | I & II | 3 | 1943-1997 | VPA |
| | | IIa | 2 | 1984 - 2000 | XSA |
| | | IIIa | 1 | 1970-1999 | XSA |
| | | IV, VIId & IIIa | 1 | 1962-1999 | XSA et TSA |
| | | Va | 3 | 1952-1997 | XSA |
| | | Vb1 | 2 | 1959-1998 | XSA |
| | | VIa | 1 | 1965-2000 | TSA et dynamic factor analysis |
| | | VIIa | 0 | 1968-2000 | XSA |
| VIIe-k | 1 | 1970-1999 | XSA | | |

Tableau A.2 (suite)

| | | | | | |
|-----------------------------------|--|---|---|---|---|
| merlan bleu | <i>Micromesistius poutassou</i> | I-IX, XII & XIV | 0 | 1981-2000 | ICA AMCI ISVPA |
| merlu | <i>Merluccius merluccius</i> | IIIa, IV, VI, VII & VIIIa-b VIIIc & IXa | 0 0 | 1978-1999 1982-2000 | XSA XSA |
| plie | <i>Pleuronectes platessa</i> | IIIa IV VIIa VIIbc VIIId VIIe VIIIf-g VIIH-k | 2 1 1 1 1 1 1 2 | 1976-1998 1956-1999 1963-2000 1992-1999 1979-1999 1975-1999 1976-1999 1991-1999 | XSA XSA XSA XSA XSA XSA XSA |
| sardine | <i>Sardina pilchardus</i> | VIIIc & IXa | 0 | 1978-2000 | |
| Sébaste du Nord | <i>Sebastes mentella</i> | I & II | 6 | 1985-1995 | XSA |
| Sole | <i>Solea solea</i> | IIIa IV VIIa VIIbc VIIId VIIe VIIIf-g VIIH-k VIIIab | 2 1 2 2 1 1 1 2 1 | 1982-1998 1956-1998 1968-1999 1993-1998 1981-1999 1968-1999 1970-1999 1991-1998 1983-1999 | XSA XSA XSA XSA XSA XSA XSA XSA XSA |
| sprat | <i>Sprattus sprattus</i> | 22-32 | 1 | 1973-1999 | XSA |
| tacaud norvégien | <i>Trisopterus esmarki</i> | IV & IIIa | 0 | 1974-2000 | XSA |
| baudroie commune et rousse | <i>Lophius piscatorius & budegassa</i> | IIIa, IV & VI | analyse en tailles | 1993-2002 | catch at length analysis |
| grand sébaste | <i>Sebastes marinus</i> | I & II | analyse en tailles | | XSA (évaluation exploratoire) |

Tableau A.3: Populations évaluées par analyse des CPUE commerciales

| Espèce | | Population |
|------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|
| brosme | <i>Brosme brosme</i> | pas de stock identifié |
| flétan noir | <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> | V & XIV |
| grand sébaste | <i>Sebastes marinus</i> | V, VI, XII & XIV |
| lingue bleue | <i>Molva dypterygia</i> | Va, XIV Vb, VI, VII |
| morue | <i>Gadus morhua</i> | XIVb |
| sabre noir | <i>aphanopus cabro</i> | V, VI, VII and XII VIII and IX |
| Sébaste du Nord | <i>Sebastes mentella</i> | IV, V, VI & X V, VI, XII & XIV |
| sprat | <i>Sprattus sprattus</i> | IIIa IV |

Tableau A.4 : Populations pour lesquelles on dispose de séries de recrutement provenant de campagnes scientifiques

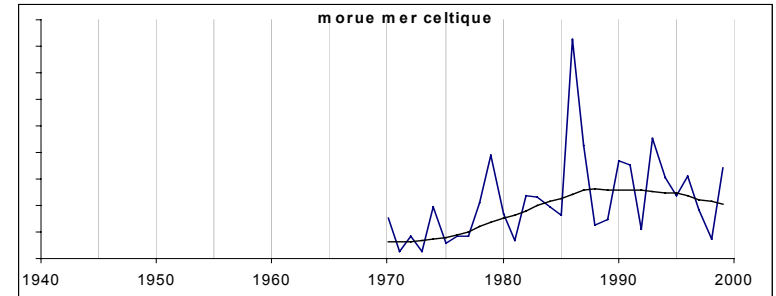
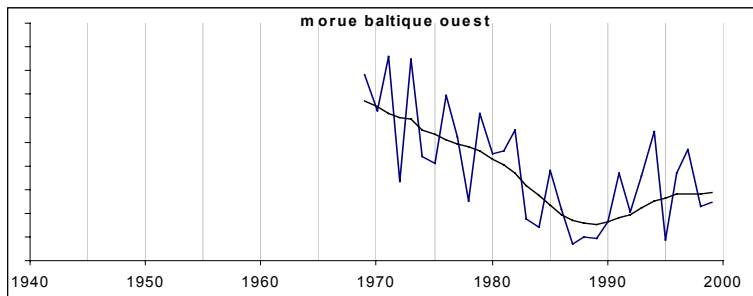
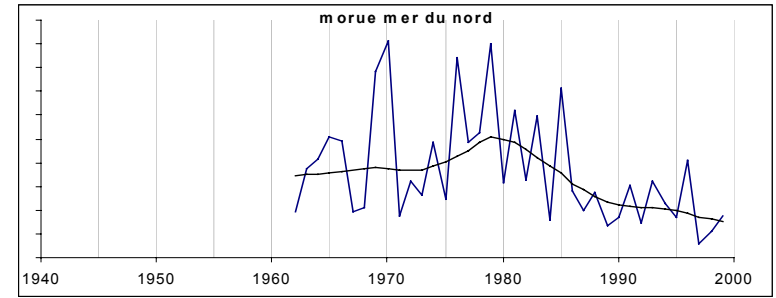
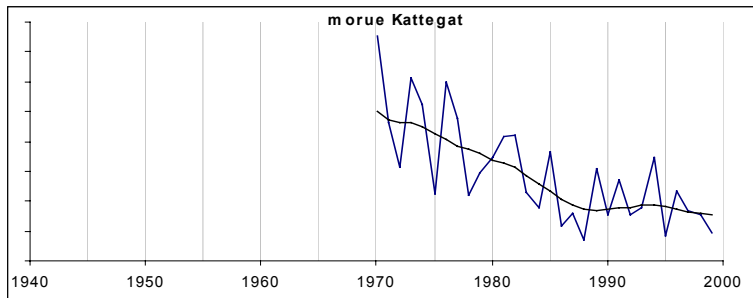
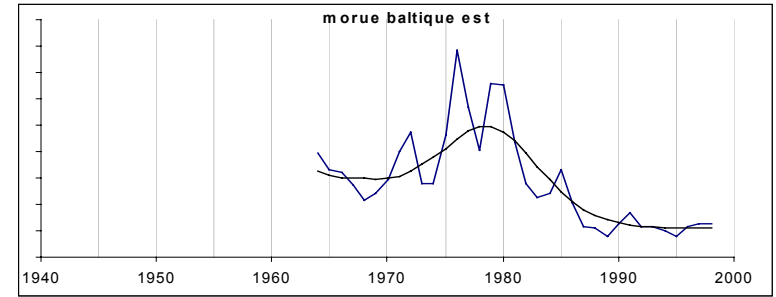
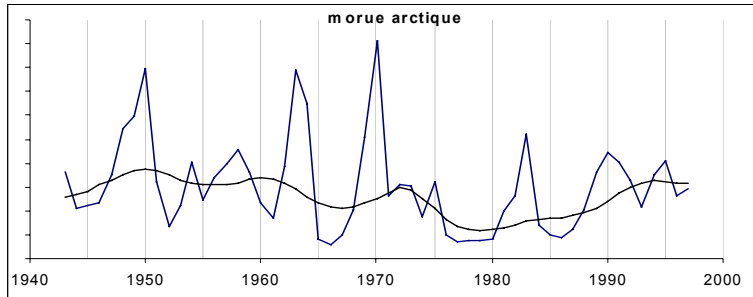
| Espèce | | Population | Age des recrues | Période | Années manquantes | Nom de la campagne |
|-------------------------|-----------------------------------|--------------|-----------------|-----------|-------------------|---|
| anchois | <i>Engraulis encrasicolus</i> | VIII | 1 | 1982-1996 | 8 | PELGAS (campagne acoustique française) |
| baudroie commune | <i>Lophius piscatorius</i> | VII VIII | 0 | 1997-2001 | | EVHOE (campagne de chalutage de fond française) |
| baudroie rousse | <i>Lophius budegassa</i> | VII VIII | 0 | 1997-2001 | | EVHOE |
| capelan | <i>Mallotus villosus</i> | I & II | 1 | 1995-1999 | | Campagne acoustique russo-norvégienne |
| | | V, XIV & IIa | 1 | 1983-2000 | | Campagne acoustique |
| cardine franche | <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | VII VIII | 2 | 1985-1999 | | UK WCGFS (campagne anglaise sur les poissons démersaux de manche Ouest) |
| | | VII VIII | 1 | 1997-2001 | | EVHOE |
| chinchard | <i>Trachurus trachurus</i> | VIIIc & IXa | 1 | 1988-1999 | | Campagne acoustique portugaise |
| églefin | <i>Melanogrammus aeglefinus</i> | I & II | 1 | 1980-2001 | 3 | Campagne de chalutage de fond russe |
| | | I & II | 1 | 1980-2001 | 1 | Campagne de chalutage de fond Norvégienne |
| | | IV IIIa VIId | 1 | 1966-2001 | | IBTS Q1 (campagne internationale de chalutage fond premier trimestre) |
| | | VIa | 1 | 1984-2001 | | SGFS (campagne écossaise sur les poissons démersaux) |
| hareng | <i>Clupea harengus</i> | 25- 32 | 1 | 1980-2000 | 2 | Campagne acoustique internationale |
| | | Celtic | 1 | 1989-2000 | | Campagne acoustique |
| | | gulf Riga | 2 | 1980-1999 | | Campagne acoustique internationale |
| | | IV IIIa VIId | 1 | 1965-2001 | | IBTS |
| maquereau | <i>Scomber scombrus</i> | IV | 1 | 1973-2000 | | IBTS |
| | | VIIIc & IXa | 1 | 1984-1998 | | Campagne acoustique portugaise |
| morue | <i>Gadus morhua</i> | 22-24 | 1 | 1977-2000 | 5 | BITSQ4 (campagne de chalutage de fond de la mer Baltique) |
| | | 22-24 | 0 | 1978-2001 | 5 | BITSQ4 (campagne de chalutage de fond de la mer Baltique) |
| | | 22-24 | 1 | 1978-2001 | 3 | BITSQ1 (campagne de chalutage de fond de la mer Baltique) |
| | | 22-24 | 1 | 1979-1998 | | Campagne de chalutage de fond allemande |
| | | 25-32 | 2 | 1989-2000 | | BITS |
| | | I & II | 2 | 1985-1999 | | Campagne de chalutage de fond russe |
| | | IV IIIa VIId | 1 | 1970-2001 | | IBTS Q1 |
| | | Vb1 | 0 | 1989-2001 | | Campagne danoise sur les poissons démersaux |
| | | VIa | 1 | 1984-2001 | | SGFS |
| | | VIIa | 0 | 1988-2001 | | English E/W BTS (campagne anglaise au chalut à perche) |
| VIIe-k | 1 | 1985-2000 | | UK-WCGFS | | |

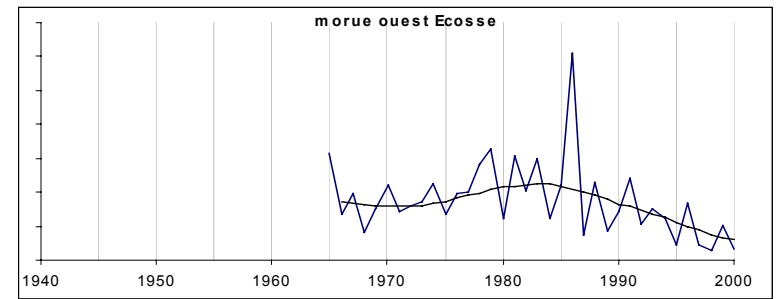
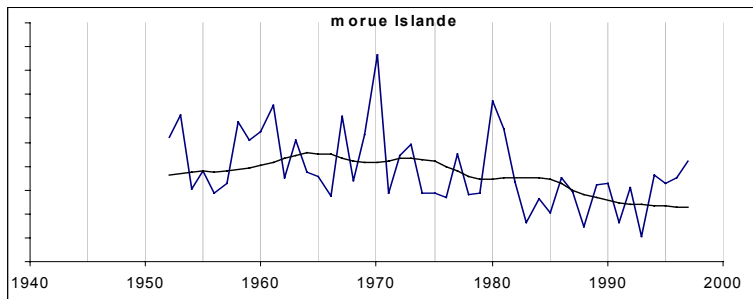
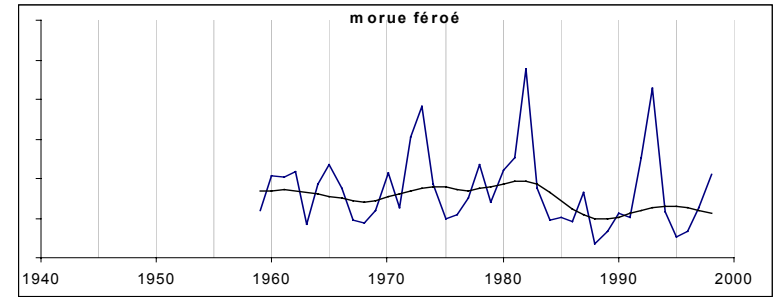
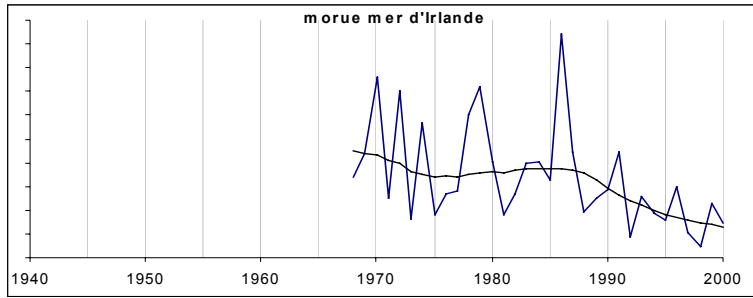
Tableau A.4 (suite)

| | | | | | | |
|-------------------------|------------------------------|-------------|---|-----------|---|---|
| merlan | <i>Merlangius merlangus</i> | IV | 1 | 1966-2001 | | IBTS Q1 |
| | | VIa | 1 | 1984-2001 | | SGFS |
| | | VIIa | 0 | 1988-2001 | | English E/W BTS |
| | | VIIa | 1 | 1987-2000 | | English E/W BTS |
| | | VIIe-k | 1 | 1986-2000 | | UK-WCGFS |
| | | VIIe-k | 0 | 1988-2001 | | UK-BCCSBTS (campagne anglaise au chalut à perche dans le canal de Bristol et la Mer Celtique. |
| merlu | <i>Merluccius merluccius</i> | Stock Nord | 0 | 1987-2000 | | RESSGASC Q4 (campagne sur les ressources du golfe de Gascogne) |
| | | Stock Nord | 0 | 1997-2001 | | EVHOE |
| | | Stock Nord | 1 | 1988-2000 | | UK-WCGFS |
| | | Stock Sud | 0 | 1983-2001 | 1 | WIBTS (campagne espagnole et portugaise au chalut de fond) |
| plie | <i>Pleuronectes platessa</i> | Celtic | 1 | 1989-2000 | | UK-BCCSBTS |
| | | IV | 1 | 1981-2000 | | NL SNS (campagne néerlandaise au filet à sole) |
| | | VIIa | 2 | 1985-1999 | | English E/W BTS |
| | | VIIId | 1 | 1987-2000 | | UK BTS |
| | | VIIe | 1 | 1984-2000 | | UK-WC BTS |
| sardine | <i>Sardina pilchardus</i> | VIIIc & IXa | 1 | 1985-2000 | 2 | Campagne acoustique espagnole |
| sole | <i>Solea solea</i> | Biscay | 1 | 1986-2000 | | RESSGASC Q4 |
| | | Celtic | 0 | 1989-2001 | | UK-BCCSBTS |
| | | IV | 1 | 1969-2000 | | NL SNS |
| | | VIIa | 1 | 1987-2000 | | UK-ISBCBTS (campagne au chalut à perche de mer d'Irlande) |
| | | VIIId | 1 | 1987-1999 | | IBTS |
| | | VIIe | 1 | 1987-2000 | | UK-WC BTS |
| | | VIIe | 2 | 1982-1999 | | UK-WC BTS |
| sprat | <i>Sprattus sprattus</i> | Baltic | 1 | 1982-2000 | 4 | Campagne acoustique internationale |
| | | IV | 1 | 1973-2001 | | IBTS |
| tacaud norvégien | <i>Trisopterus esmarki</i> | IV | 1 | 1974-1998 | | IBTS |

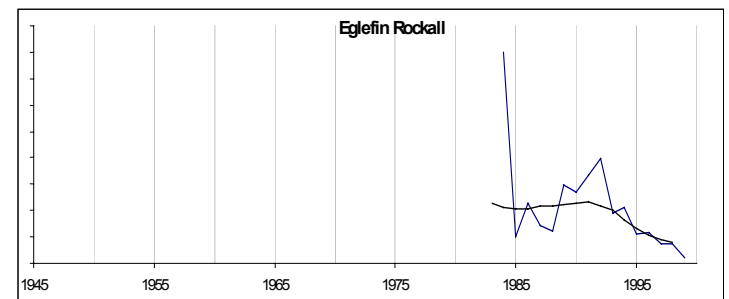
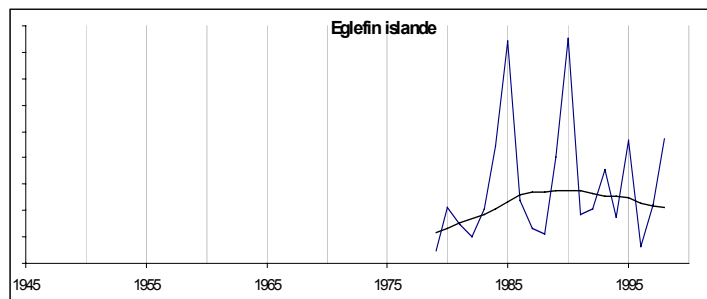
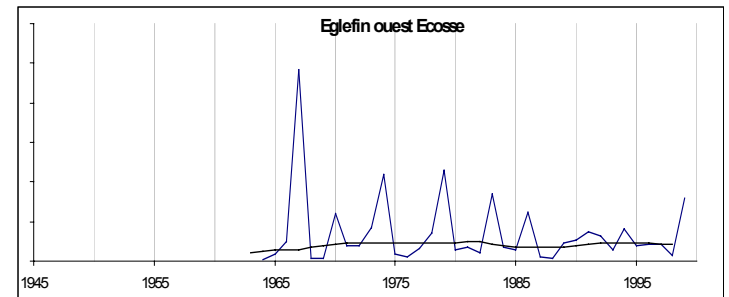
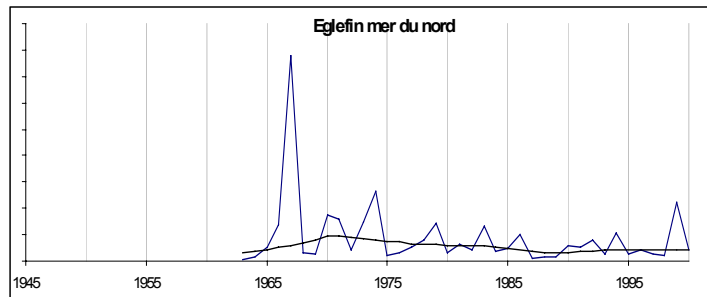
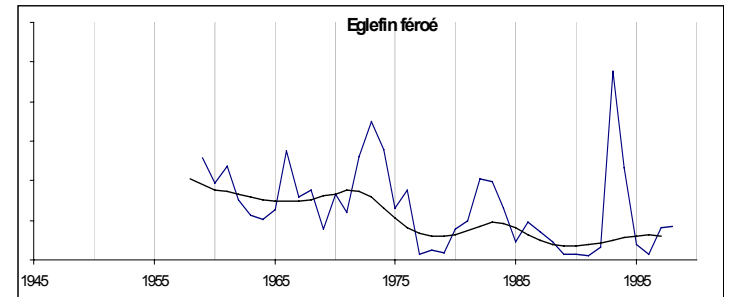
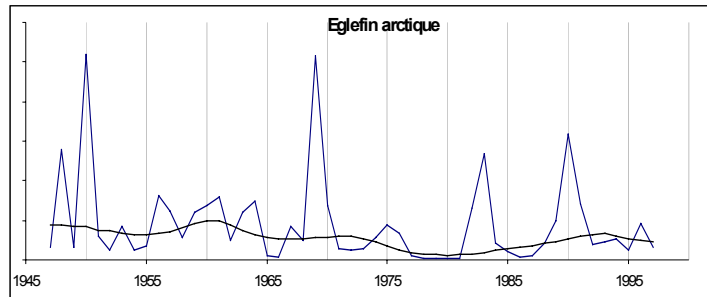
Annexe 4 : séries chronologiques du recrutement issues des analyses de cohortes

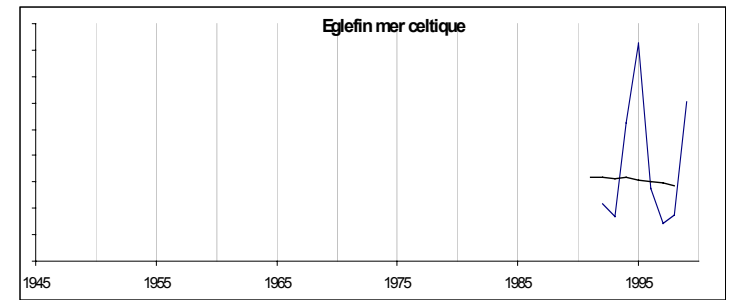
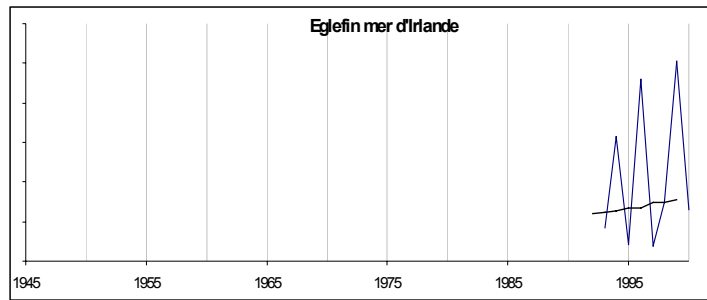
Morue



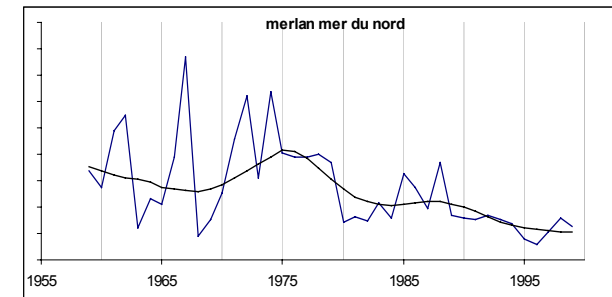
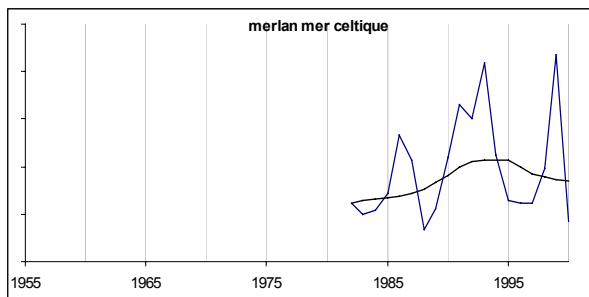
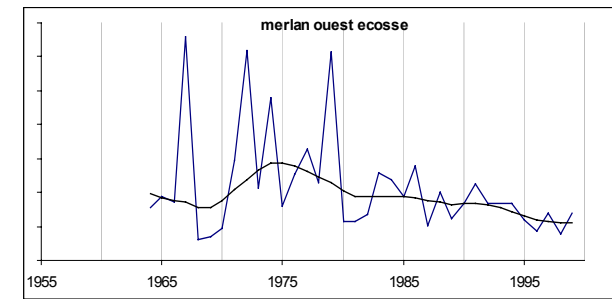
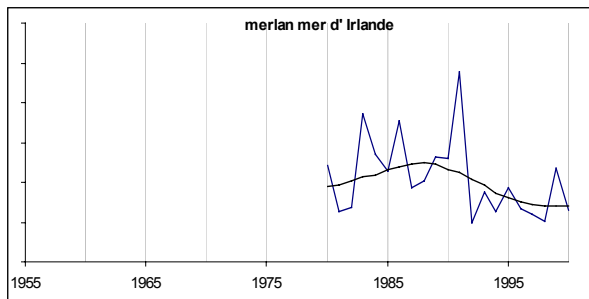


Eglefin

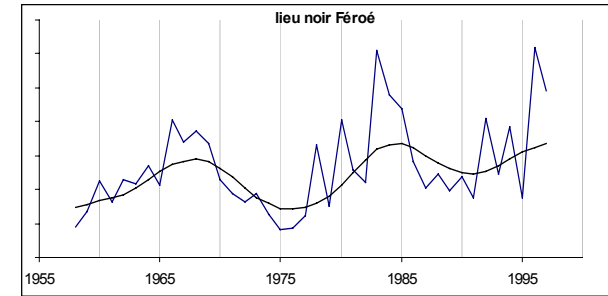
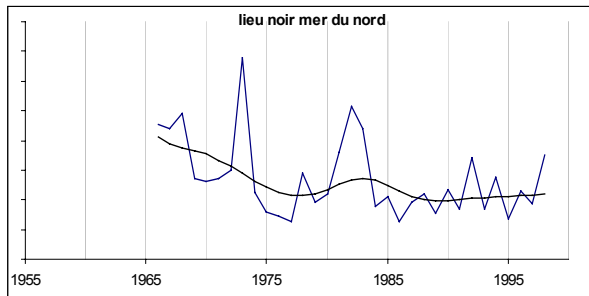
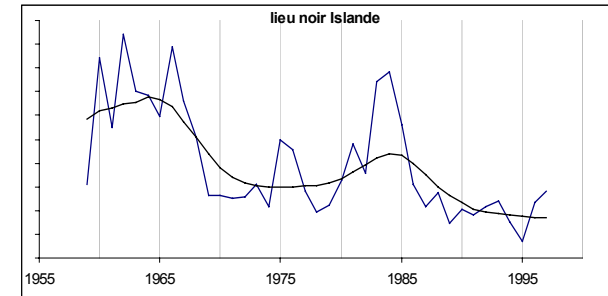
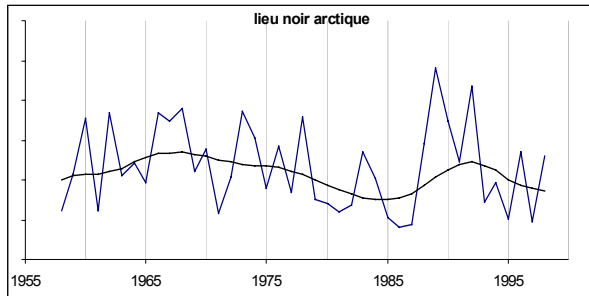




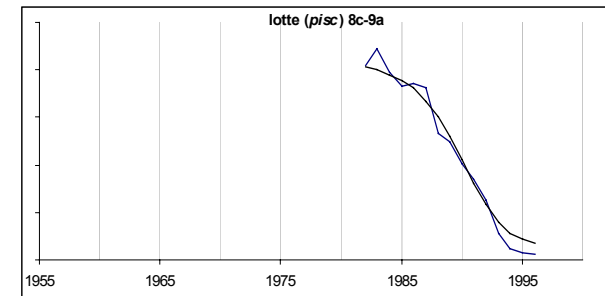
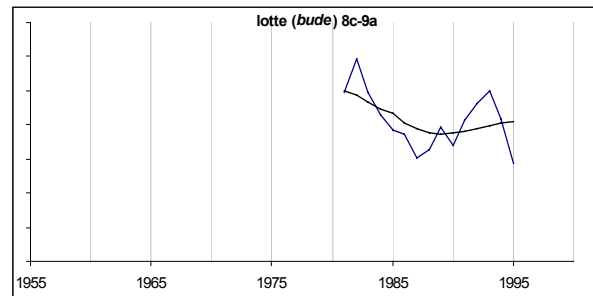
Merlan

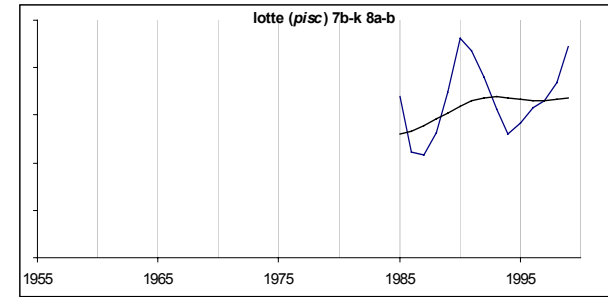
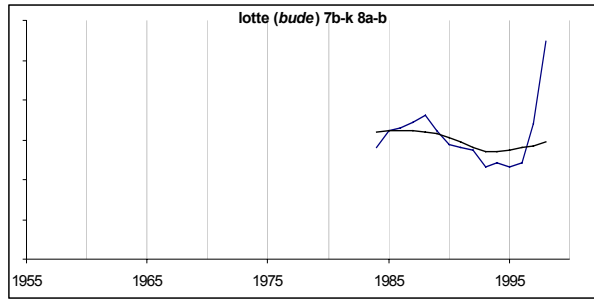


Lieu noir

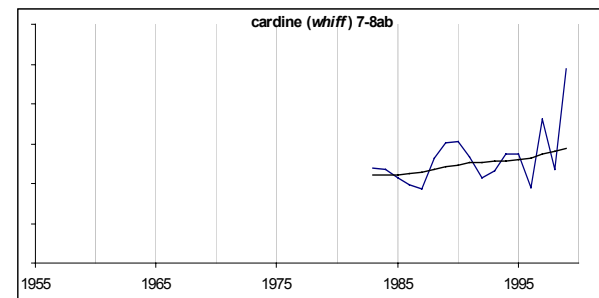
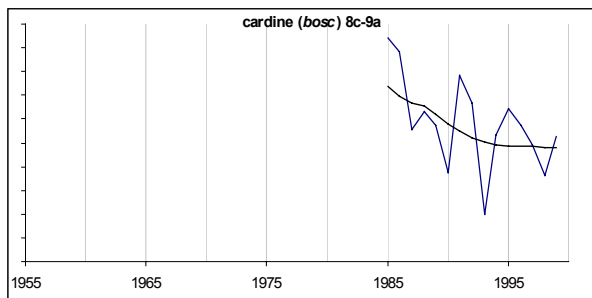
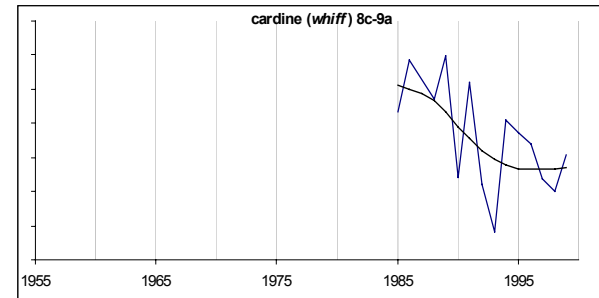
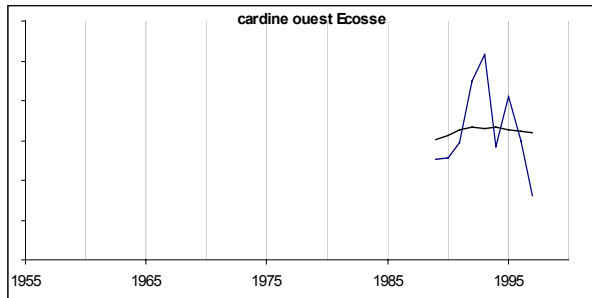


Baudroies

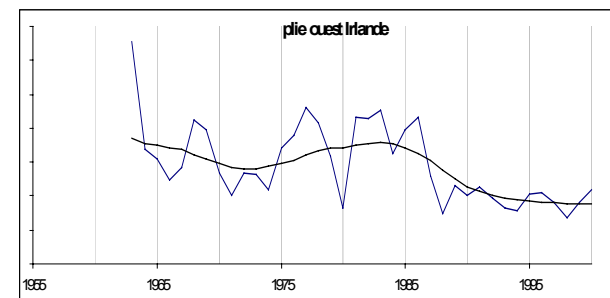
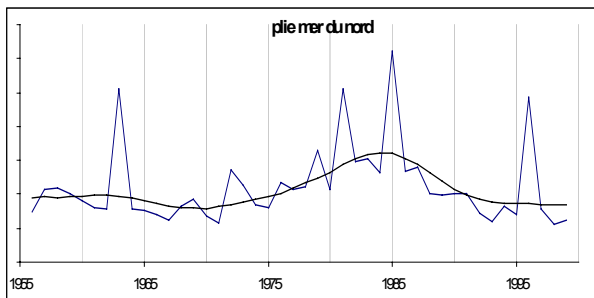
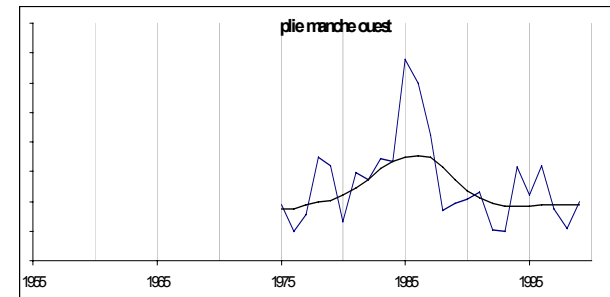
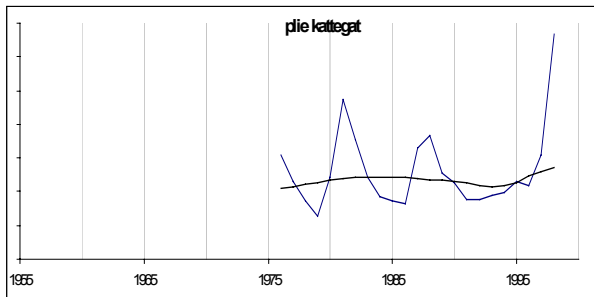
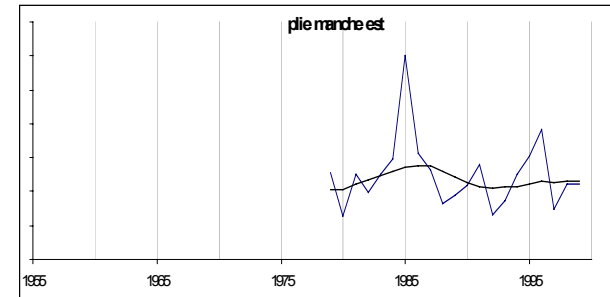
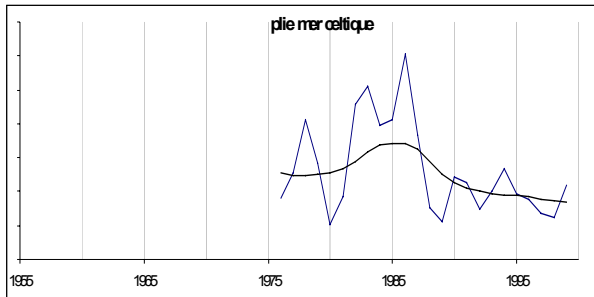




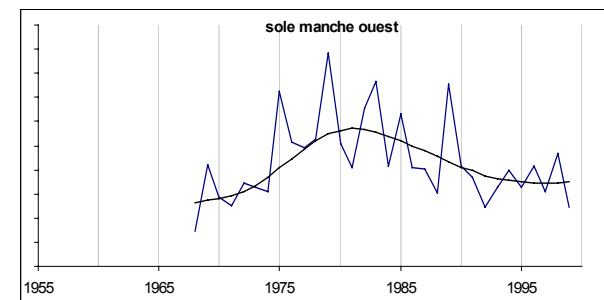
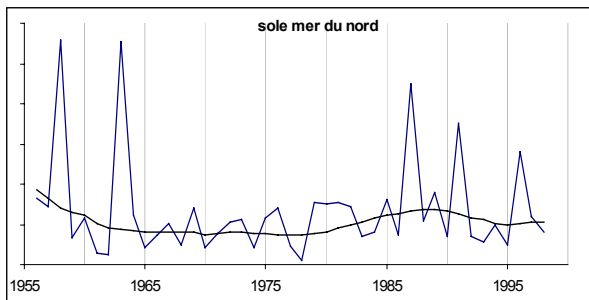
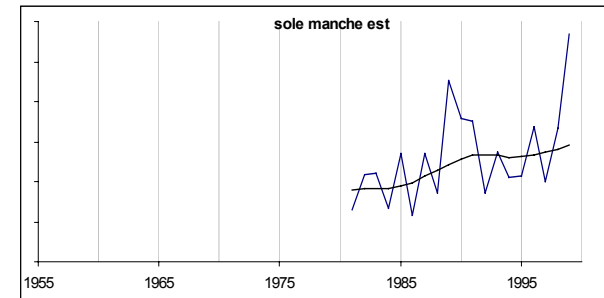
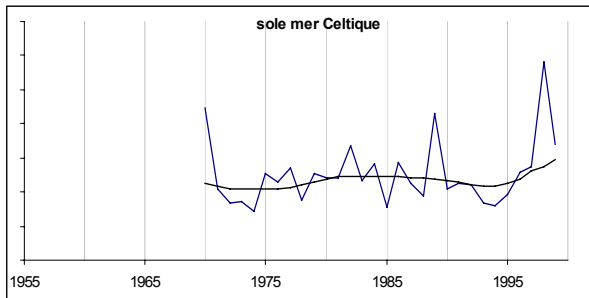
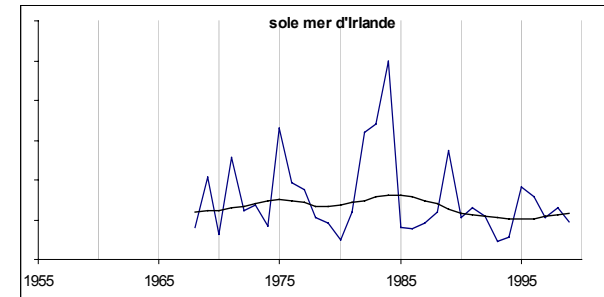
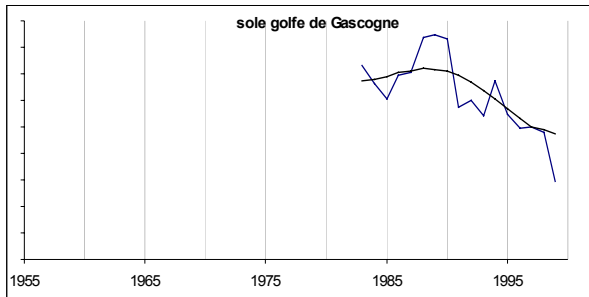
Cardines

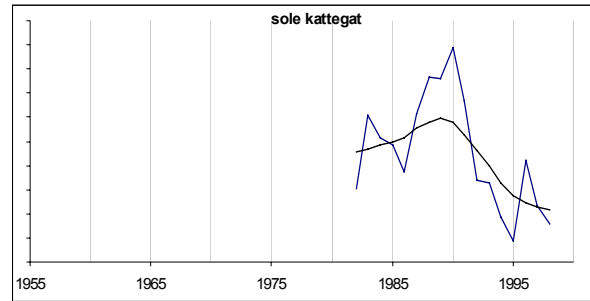


Plie

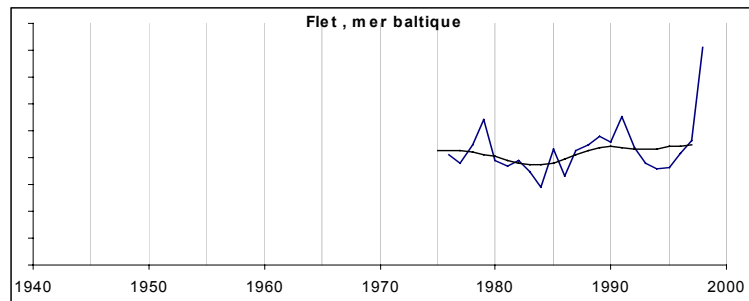


Sole

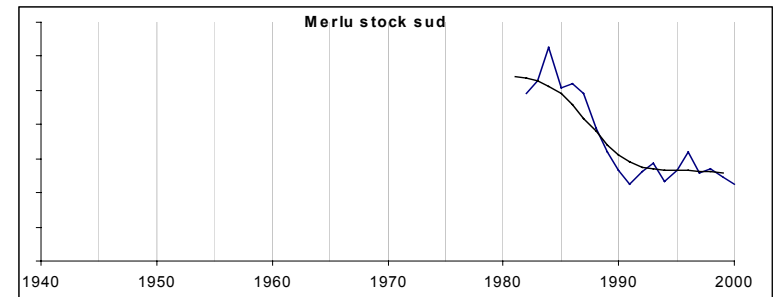
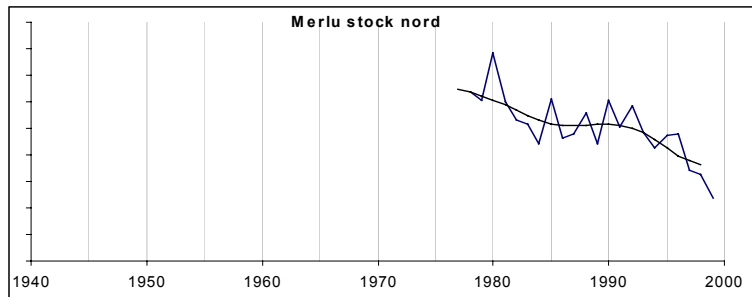




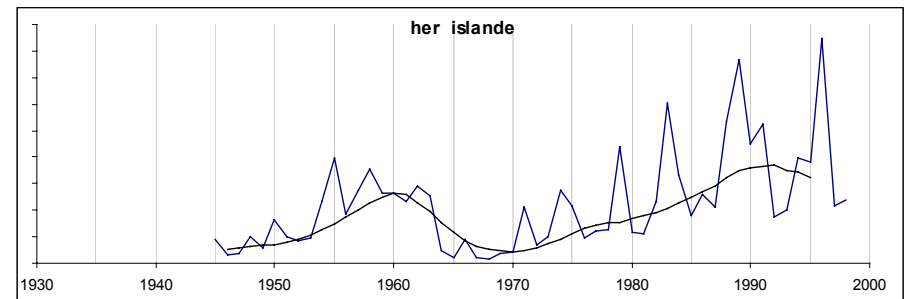
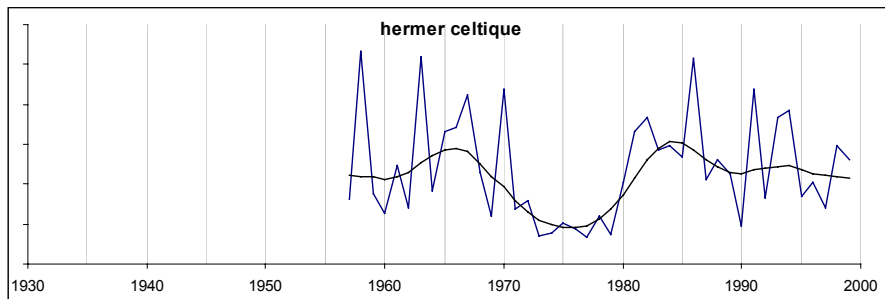
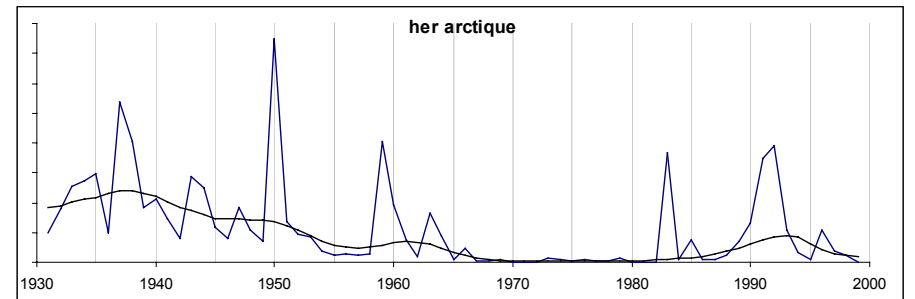
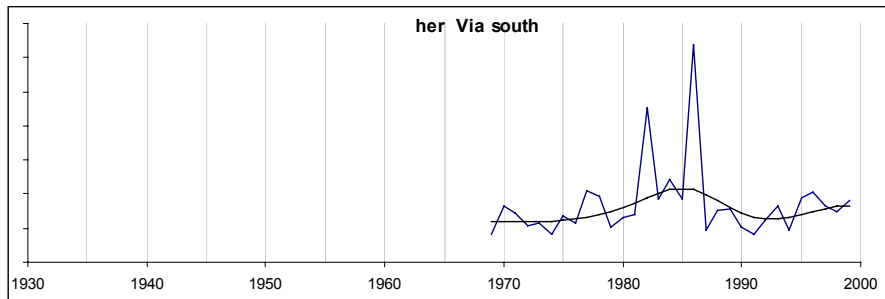
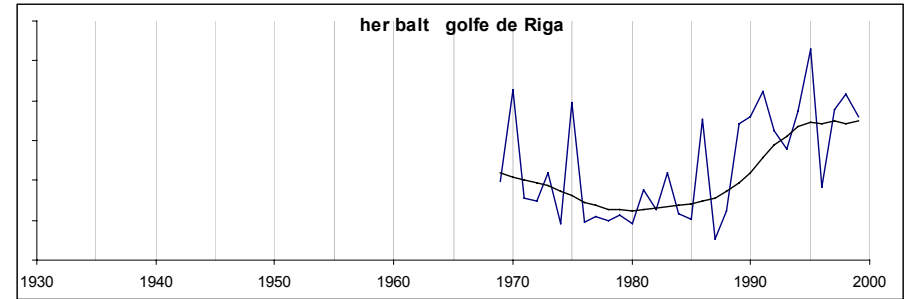
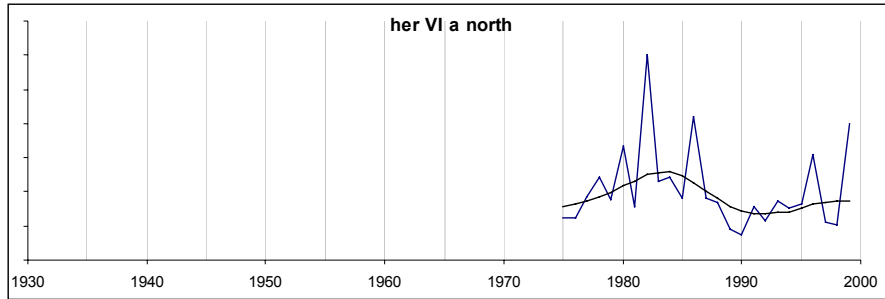
Flet

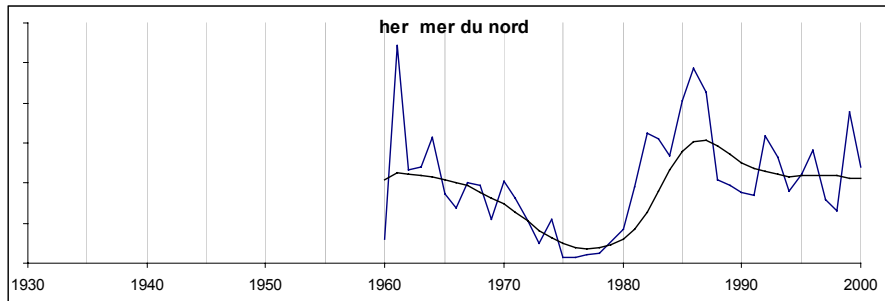
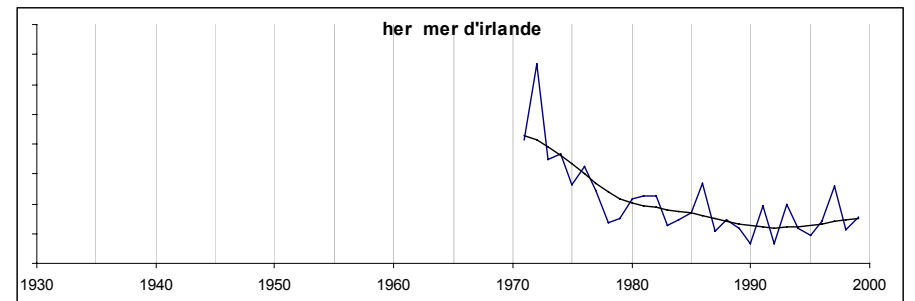
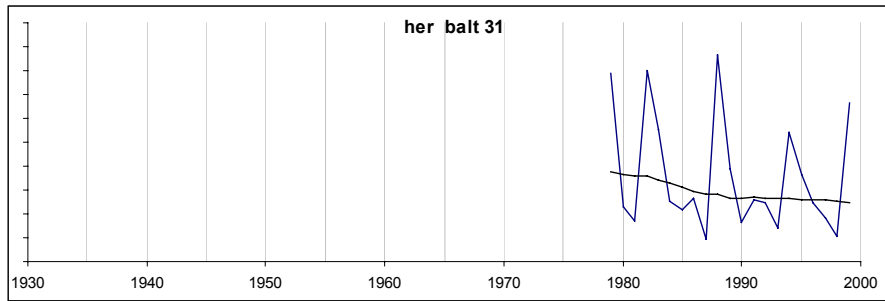
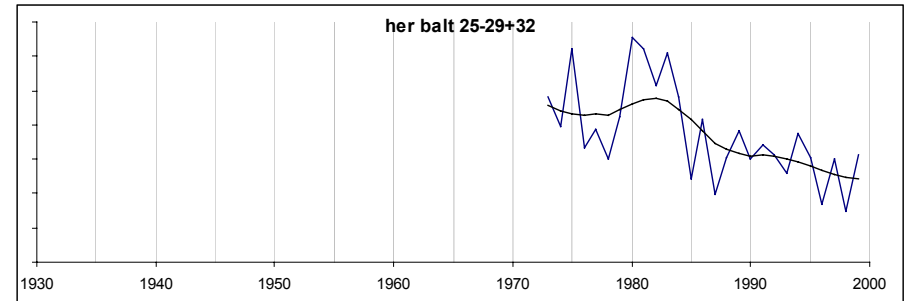
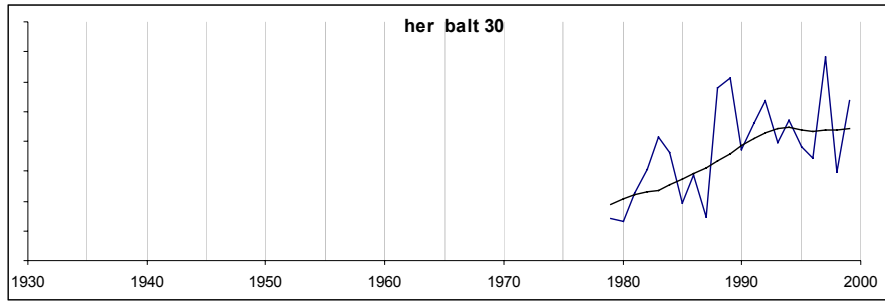


Merlu

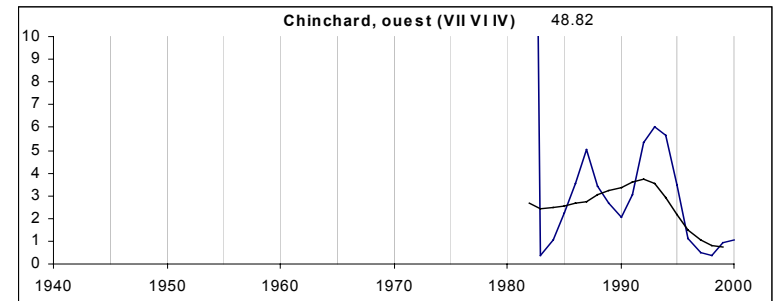
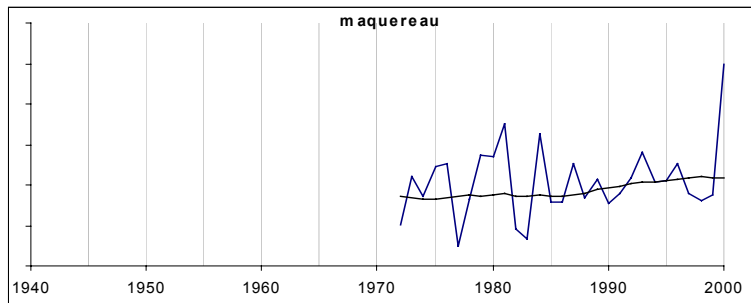
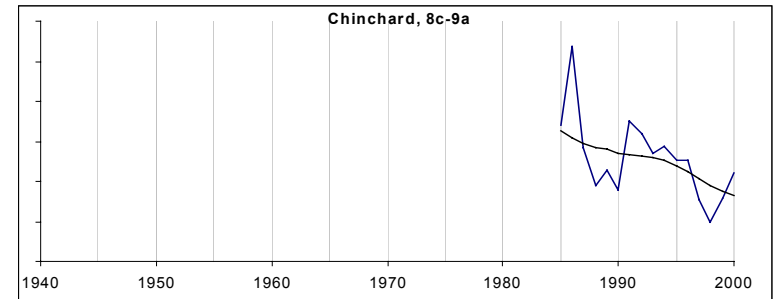
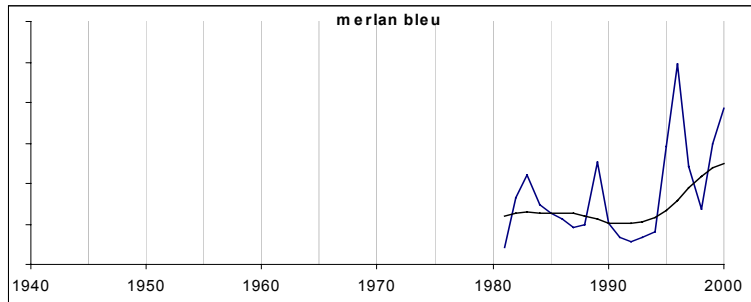
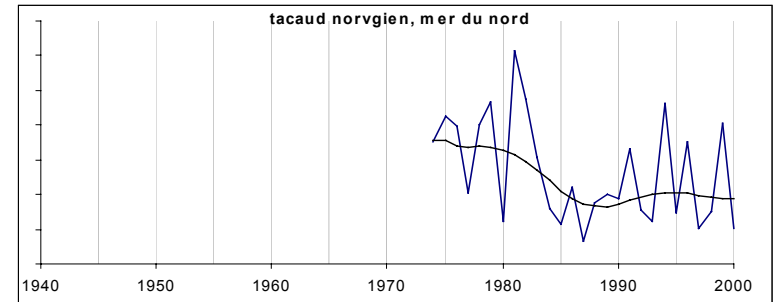
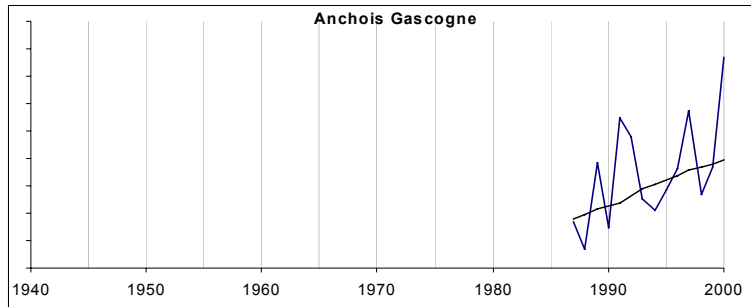


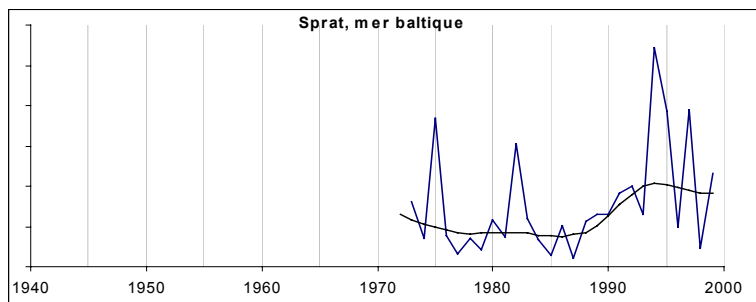
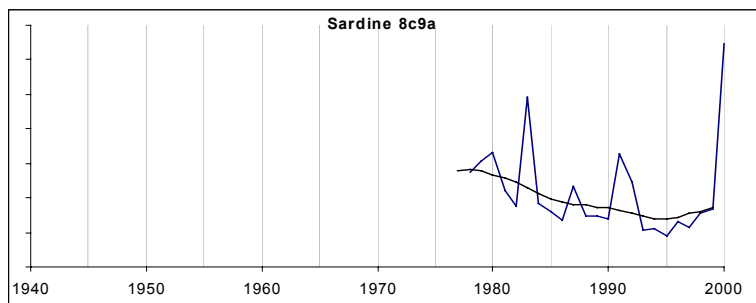
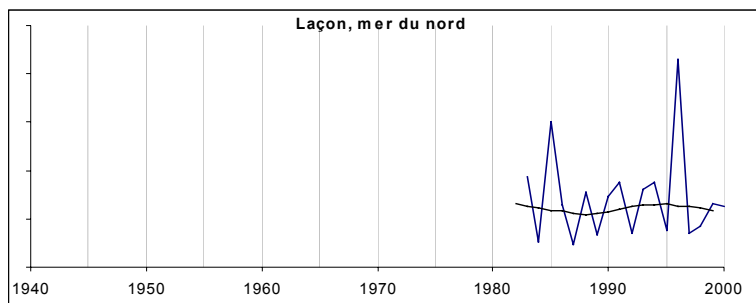
Harengs



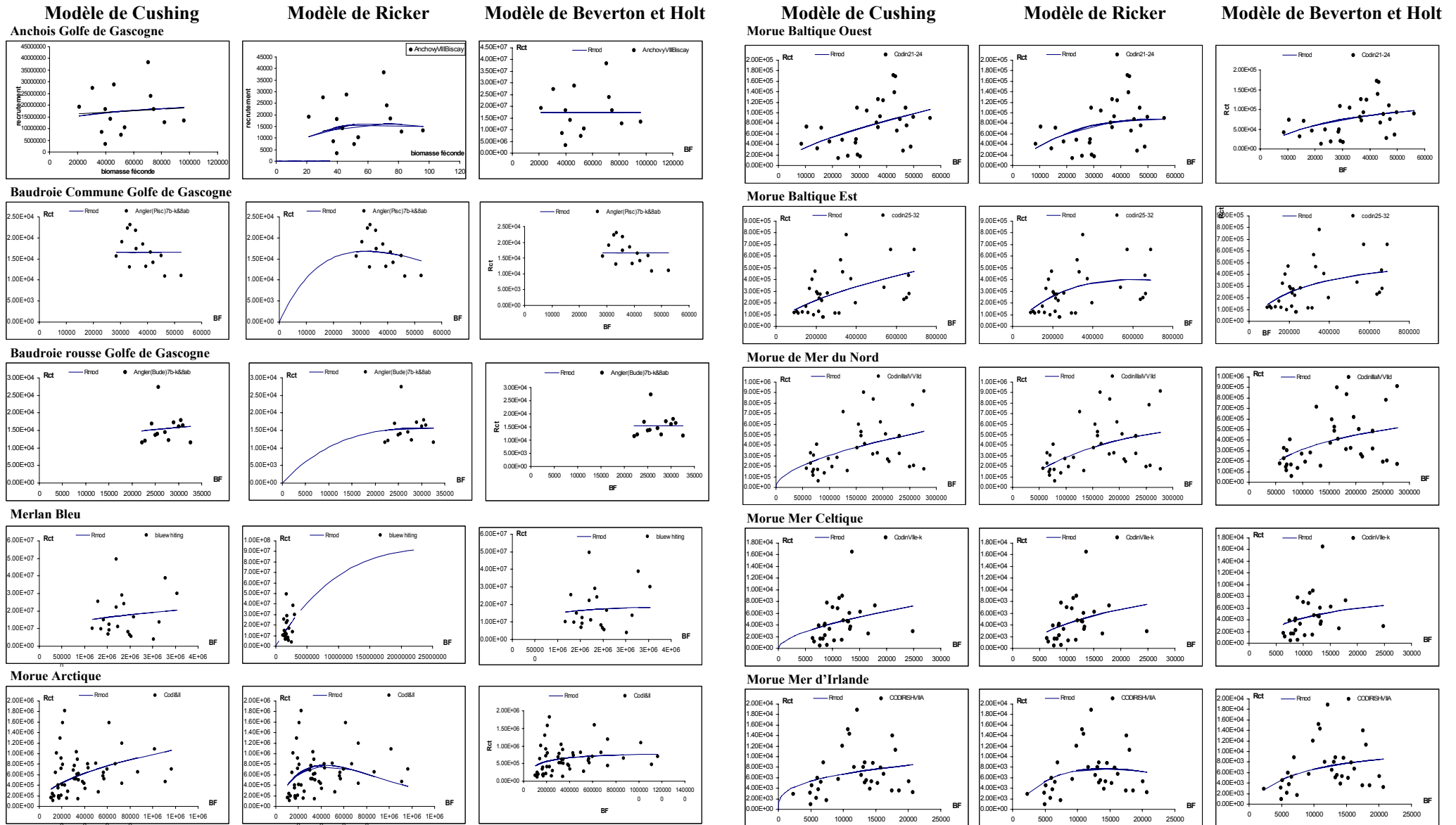


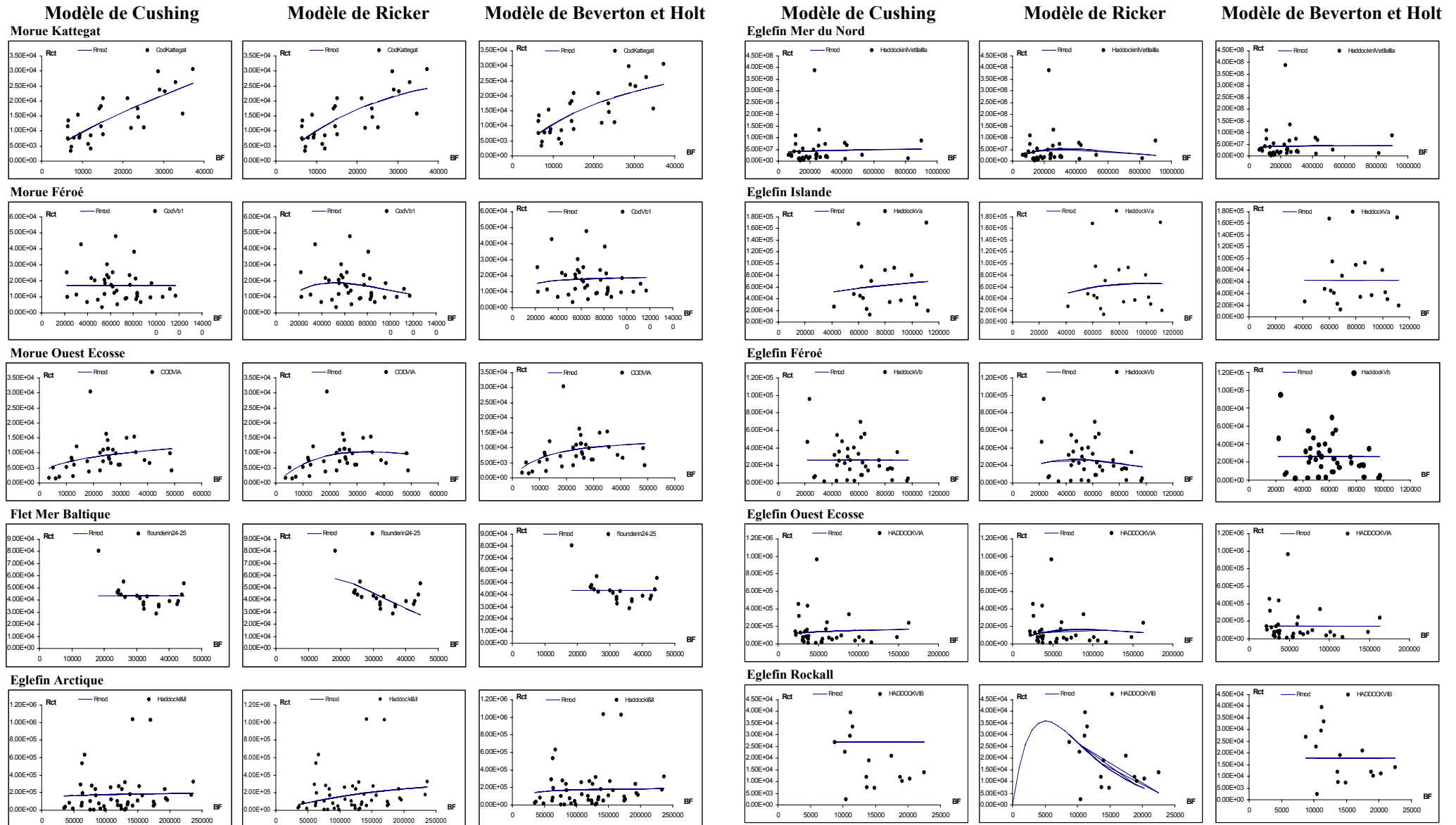
Autres espèces pélagiques



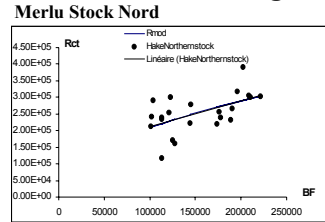


Annexe 5 : diagramme de dispersion des ajustements des modèles de relation stock-recrutement pour les 65 populations.

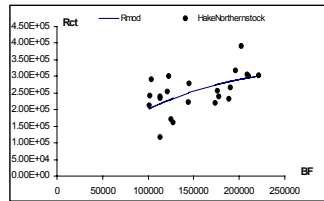




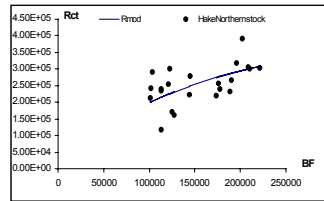
Modèle de Cushing



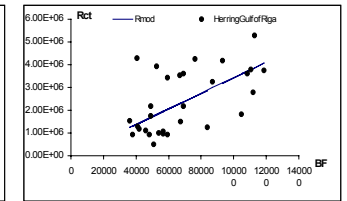
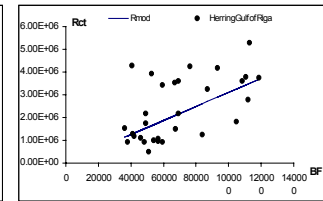
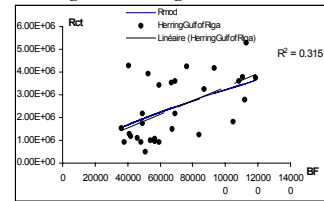
Modèle de Ricker



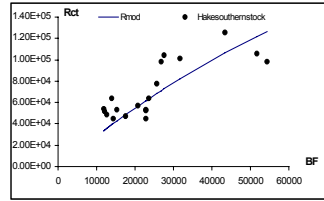
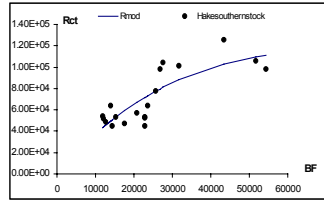
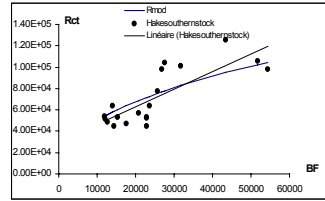
Modèle de Beverton et Holt



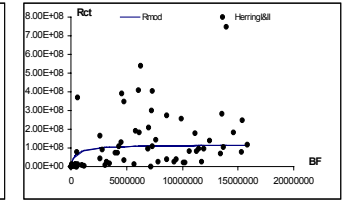
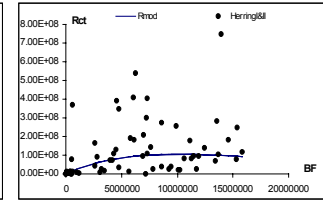
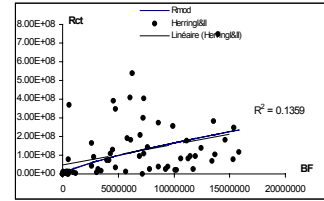
Hareng Golfe de Riga



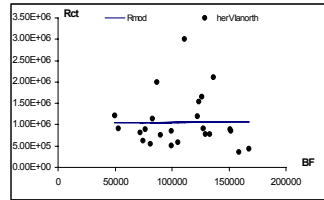
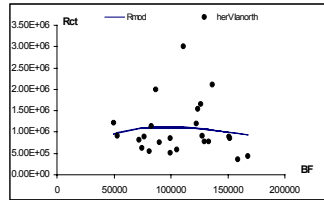
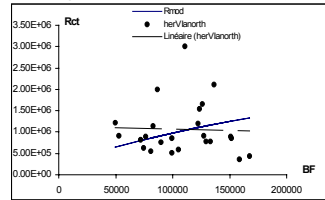
Merlu Stock Sud



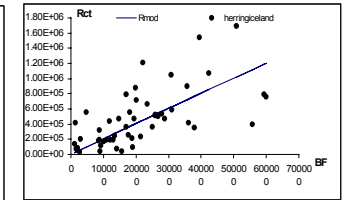
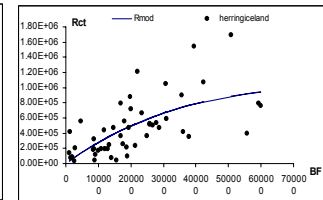
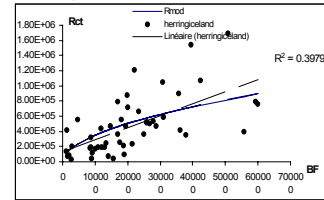
Hareng de Norvège



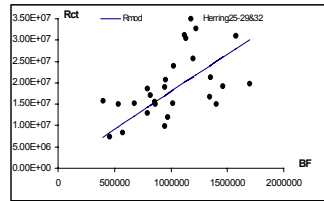
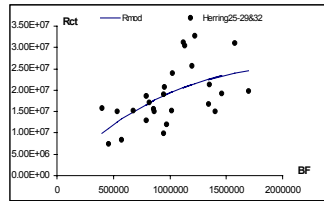
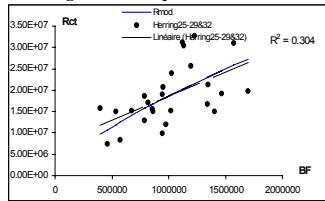
Hareng Ouest Ecosse (Stock Nord)



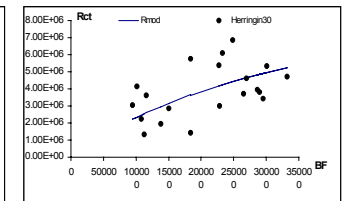
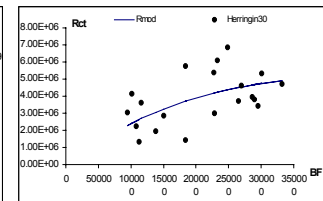
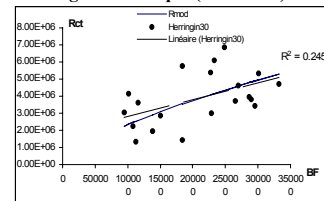
Hareng Islande



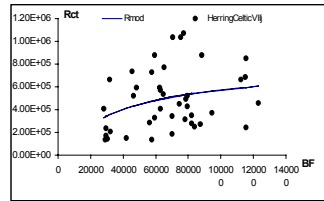
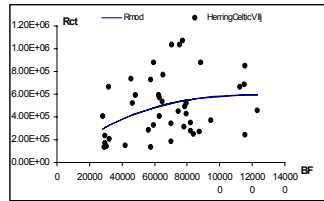
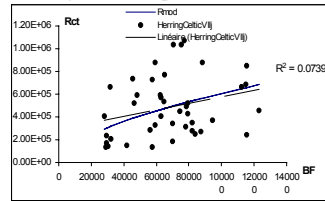
Hareng Mer Baltique



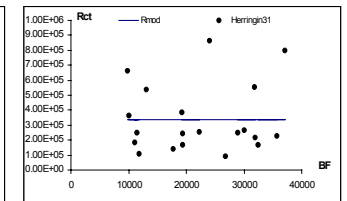
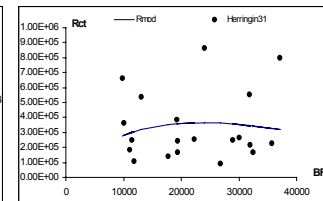
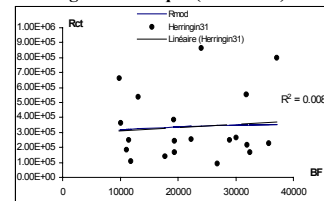
Hareng Mer Baltique (ss zone 30)



Hareng Mer Baltique

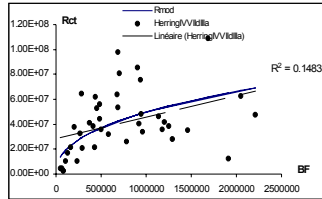


Hareng Mer Baltique (ss zone 31)

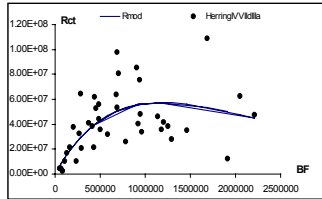


Modèle de Cushing

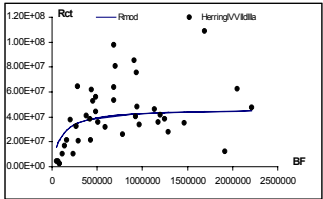
Hareng Mer du Nord



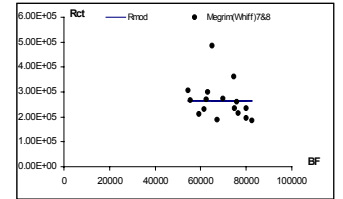
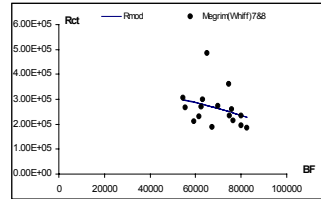
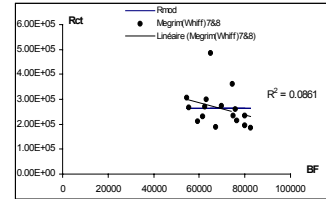
Modèle de Ricker



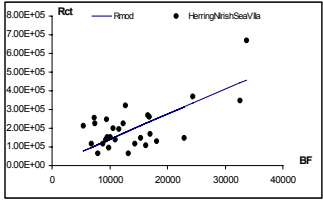
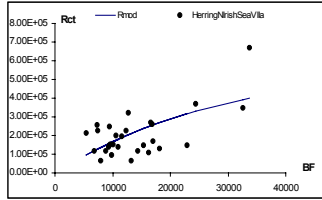
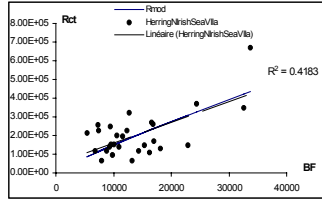
Modèle de Beverton et Holt



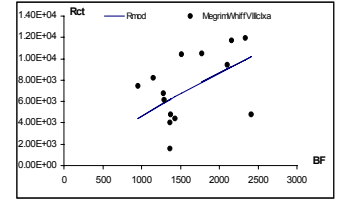
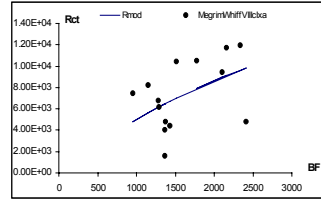
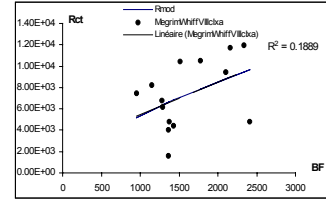
Cardine à 4 taches (Golfe de Gascogne)



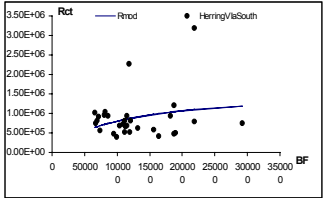
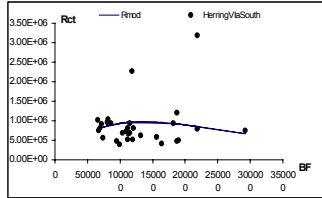
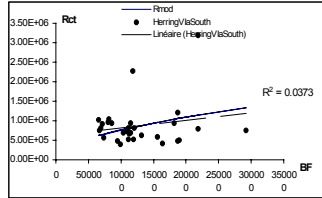
Hareng Mer d'Irlande



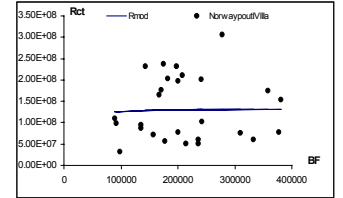
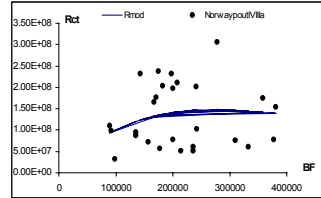
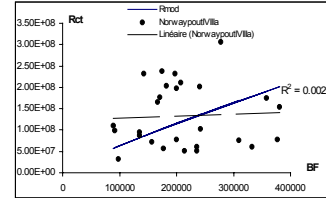
Cardine à 4 taches (Espagne – Portugal)



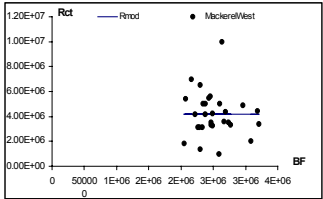
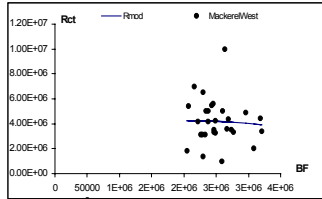
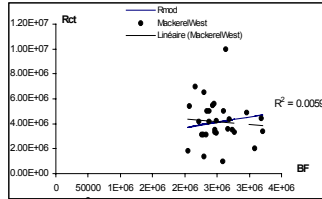
Hareng Ouest Ecosse (Stock Sud)



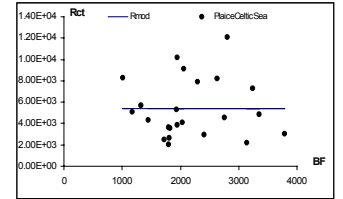
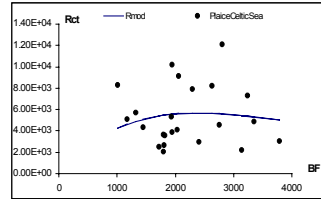
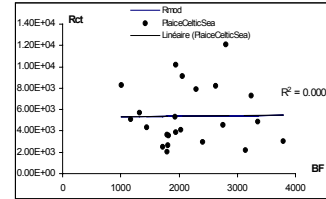
Tacaud norvégien Mer du Nord



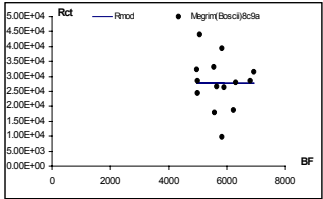
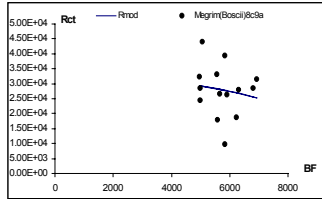
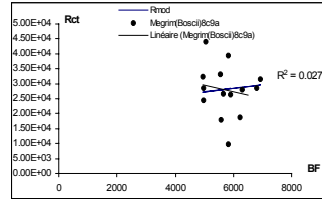
Maquereau



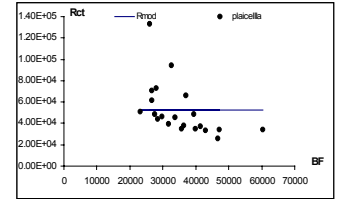
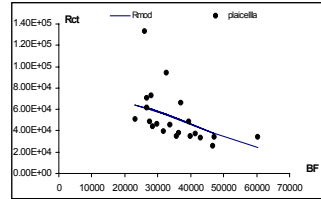
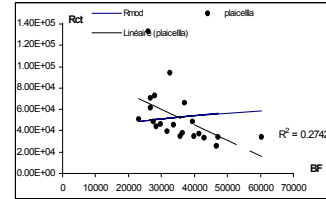
Plie Mer Celtique

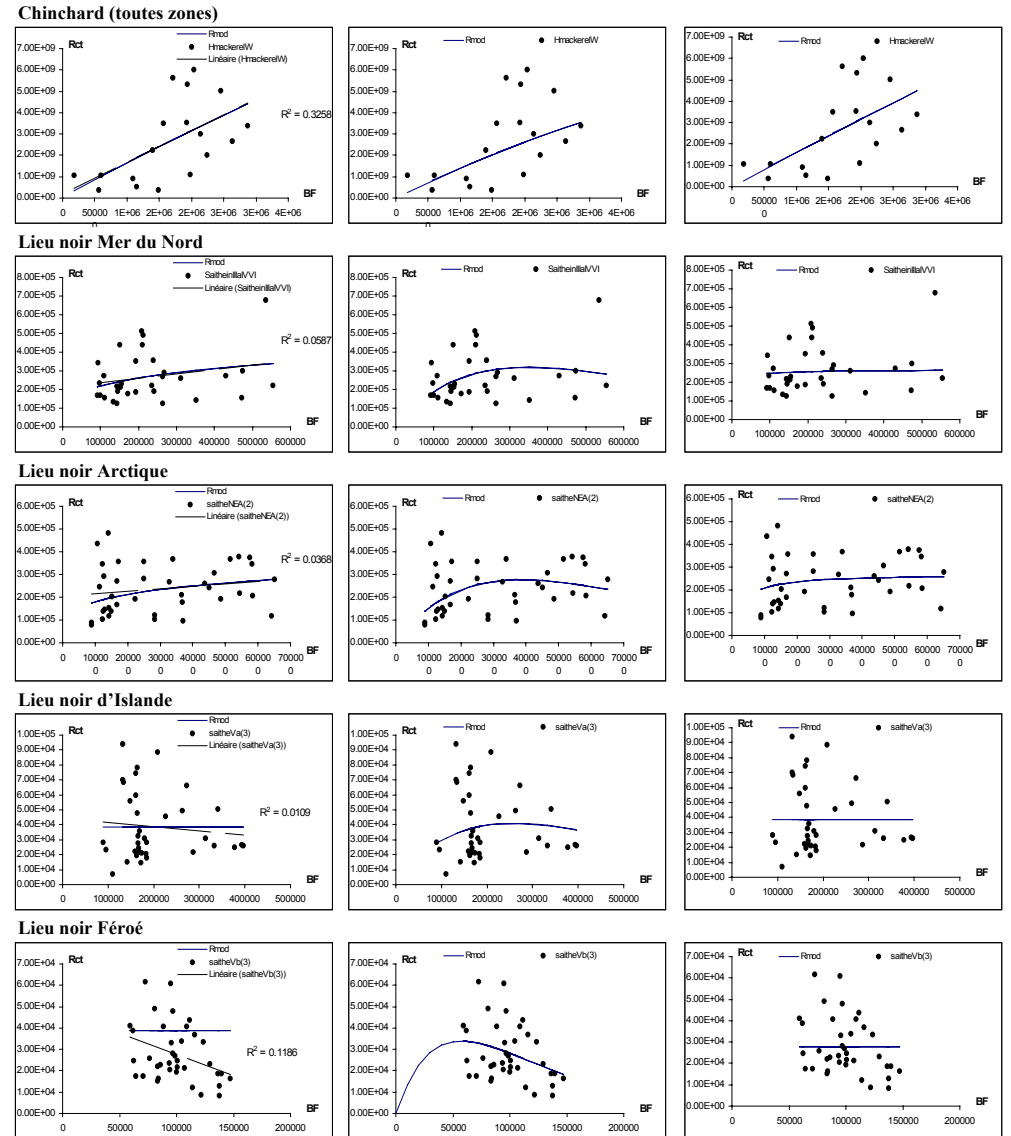
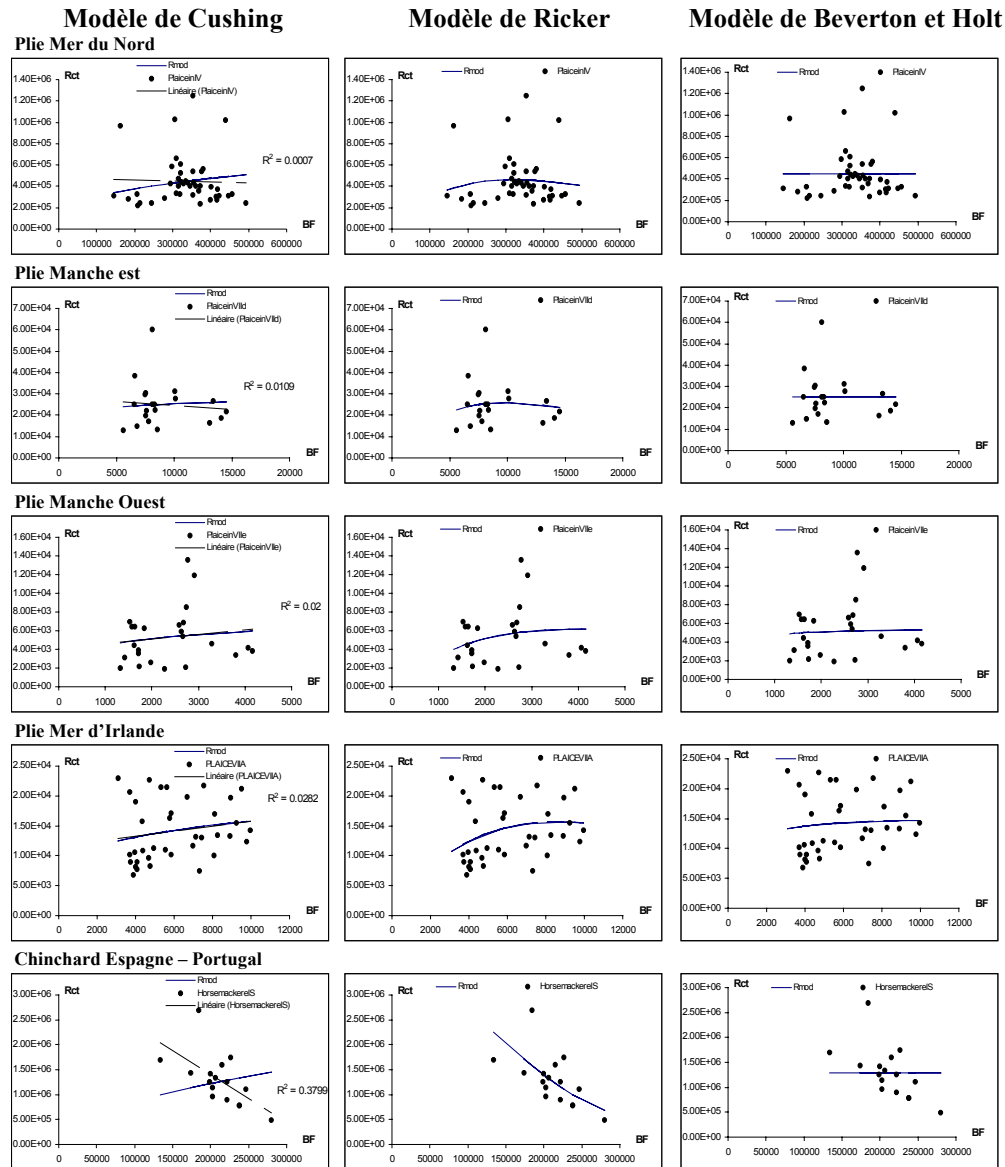


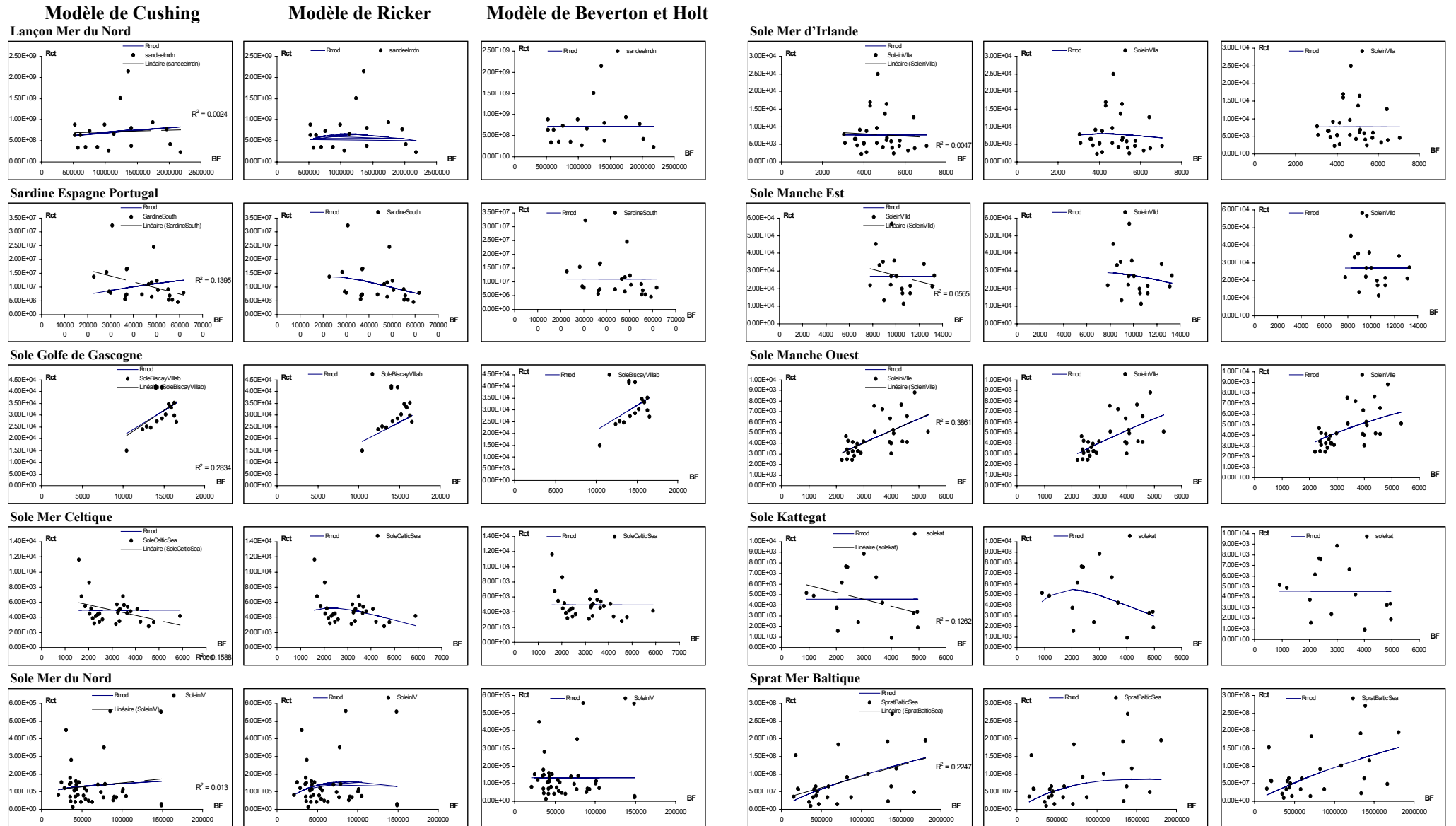
Cardine franche (Espagne – Portugal)



Plie du Kattegat

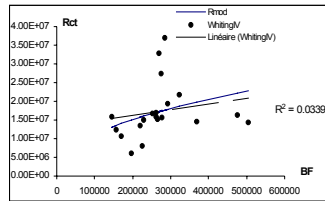




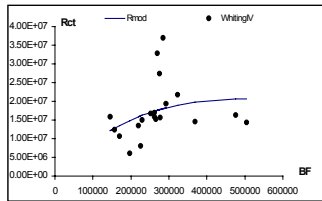


Modèle de Cushing

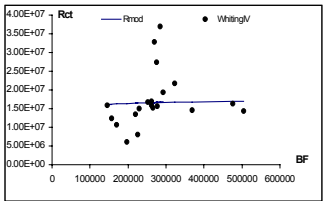
Merlan Mer du Nord



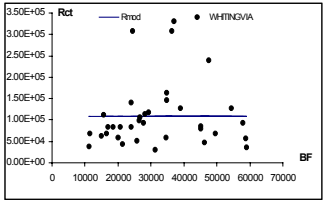
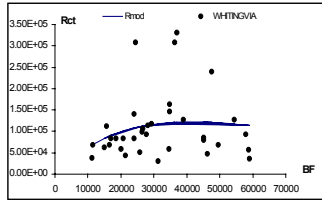
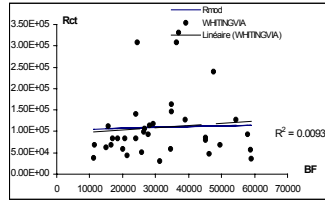
Modèle de Ricker



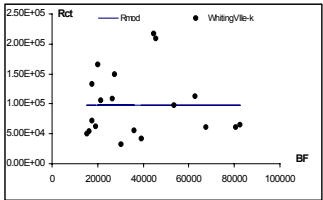
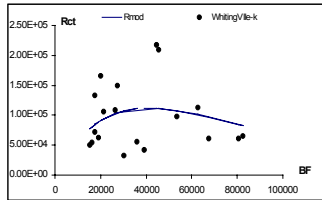
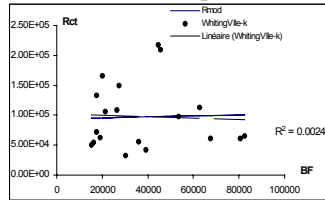
Modèle de Beverton et Holt



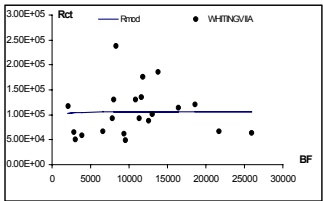
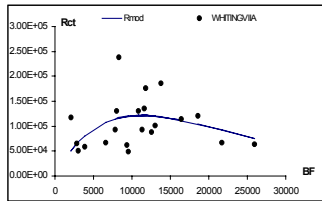
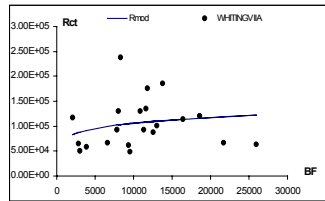
Merlan Ouest Ecosse



Merlan Mer Celtique



Merlan Ouest Ecosse



Annexe 6: coïncidence d'apparition des classes d'âge extrêmes

Le nombre de populations qui présentent des pics du recrutement est très variable selon les années. Pour certaines années, moins d'une population sur 10 présente un pic de recrutement. Pour d'autres années, au contraire, les recrutements extrêmes concernent un nombre élevé de populations. C'est le cas des années 1970, 1974, 1979, 1983, 1986, 1991, 1996 et 1999 où plus d'un quart des populations ont connu un recrutement exceptionnellement fort (figure A.2). Les classes d'âge très faibles sont moins fréquentes que les très fortes classes d'âge. Cependant, il existe également certaines années pour lesquelles plus d'une population sur cinq a connu un très faible recrutement, comme en 1987.

Pour les huit années où les pics apparaissent pour un grand nombre de populations, il existe une certaine cohérence spatiale et/ou spécifique dans l'apparition de ces classes d'âge (figure A.3). L'année 1970 est particulière surtout pour les populations de morues et d'églefins, pour différentes zones de l'Atlantique Nord-est, sans structure géographique apparentes. L'année 1974, les fortes classes d'âge n'apparaissent pas de façon préférentielle pour des espèces particulières, et apparaissent dans toutes les zones. L'année 1979, les pics concernent les morues et églefin des zones du Sud et des populations de harengs de certaines zones du Nord. L'année 1983, les pics concernent les populations d'églefin et de lieu noir dans toutes les zones et les populations de harengs des zones du Nord. En 1986, les pics de recrutement concernent les harengs, églefins et morues des zones du Sud et dans une moindre mesure les plies de ces mêmes zones. Presque toutes les populations de l'Ouest Ecosse et de la mer Celtique ont des pics. En 1996, l'apparition des pics est peu structurée par espèce ou par zone. En 1999, les pics de recrutement concernent les populations de gadidés des zones du Sud certains populations de harengs.

Pour l'année 1987, les faibles classes d'âge concernent les populations de pélagiques de la Mer du Nord et de la mer Baltique (sprat, lançon, tacaud Norvégien et hareng) ainsi que les populations d'églefin.

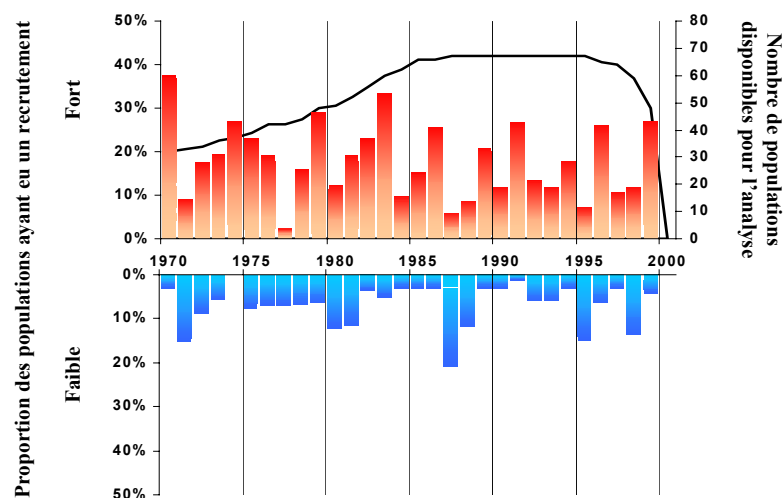


Figure A.2: Pourcentage des populations ayant une classes d'âge particulièrement forte ou faible.

