

Analyse des déterminants environnementaux de la variabilité du recrutement

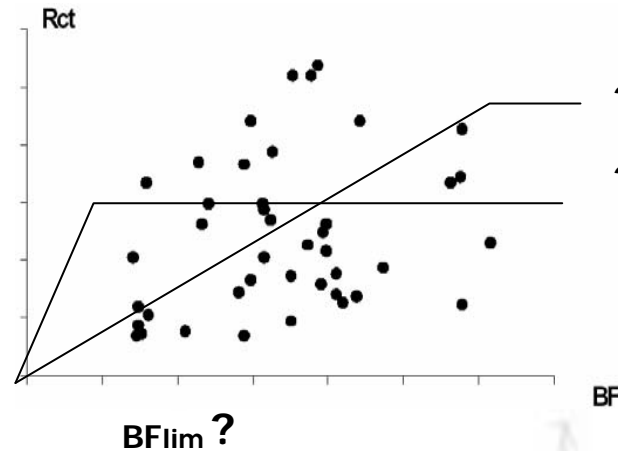
**Approche macroécologique appliquée aux
populations exploitées du Nord-Est Atlantique**

Thèse présentée par Thomas BRUNEL

**Réalisée au
Laboratoire de Biologie Halieutique
Département STH – IFREMER Brest**



La relation stock-recrutement : modèle de référence en halieutique pour la variabilité du recrutement



Fournit rarement une explication satisfaisante de la variabilité du recrutement

Explicitation de l'effet de l'environnement sur le recrutement

- à l'échelle de la population
- réponses dans le cas de certaines populations
- pour la majorité des populations, aucune explication environnementale à la variabilité du recrutement

Pas de réponse généralisée à la question de l'influence de l'environnement sur le recrutement

Nécessité de mettre en évidence les conditions générales d'influence de l'environnement sur le recrutement

Objectifs

- **Mettre en évidence un forçage environnemental du recrutement**
- **Rechercher les facteurs déterminant ce forçage**
- **Analyser l'influence des changements des conditions environnementales sur les variations à long terme du recrutement.**
- **Analyser les effets respectifs de la pêche et de l'environnement sur la variabilité du recrutement**

Approche Macroécologique

- **Principe :**
échelle de travail : non pas la population, mais un ensemble de populations couvrant les aires de répartition des espèces
- **Intérêt :**
élargir la gamme de variation des facteurs testés (environnement, pression de pêche) pour mieux faire apparaître les relations avec la variabilité du recrutement

- **Introduction**
- **État des connaissances**
- **Choix des données utilisées**
- **Analyse des Synchronismes de variation du recrutement**
- **Déterminants de la variabilité du recrutement**
- **Changements à long terme du recrutement**
- **Effets de la pêche**
- **Conclusion**

Introduction

État des connaissances

Choix des données

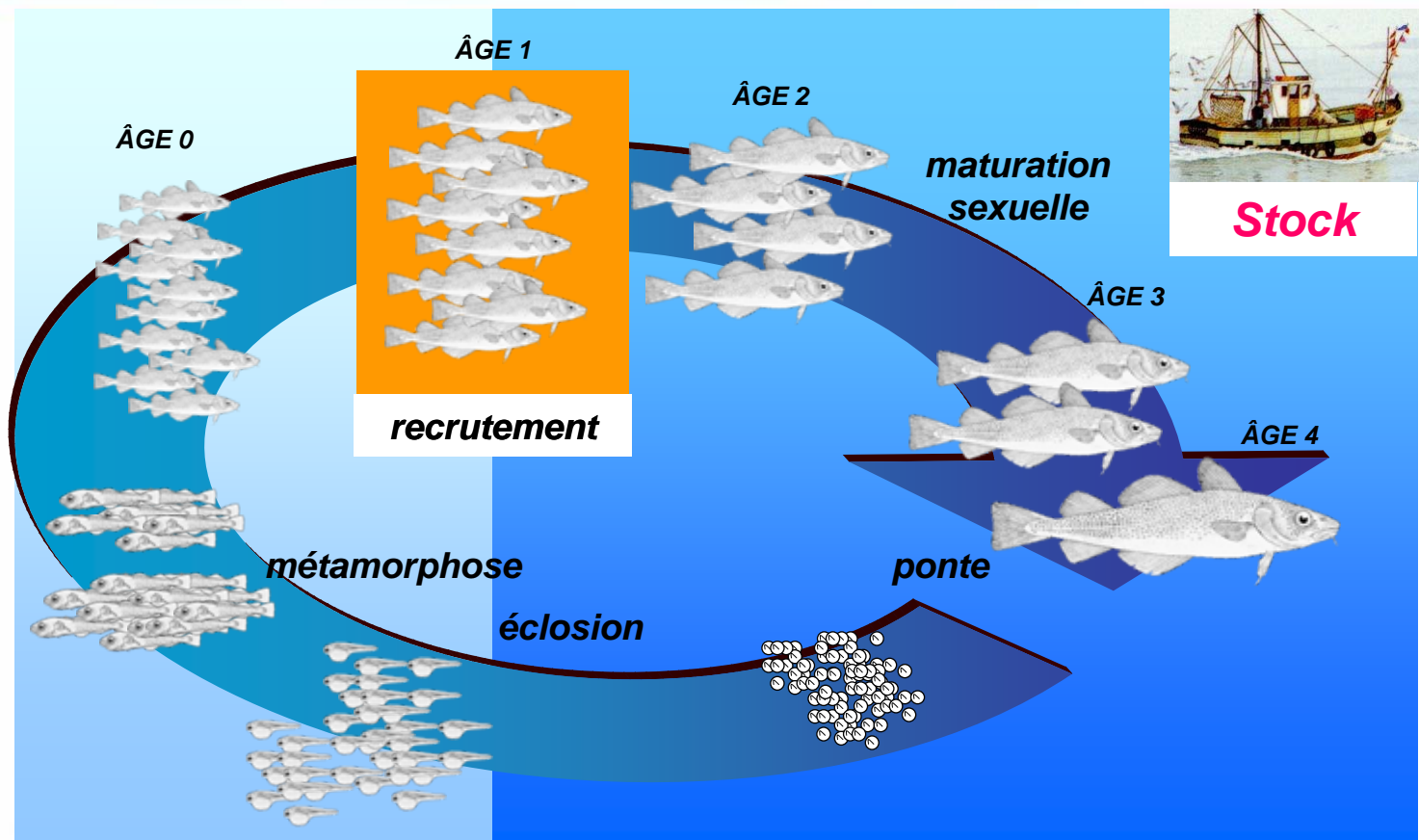
Analyse des
Synchronismes

Déterminants de la
variabilité du recrutement

Changements à long
terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion



RECRUTEMENT :

effectif de la cohorte lors de son incorporation au stock

Dépend de l'historique de la mortalité subie depuis la ponte

capacité de renouvellement → rôle central pour la dynamique des stocks halieutiques et leur gestion

Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion

Variabilité du recrutement

Le recrutement se caractérise par une forte variabilité temporelle

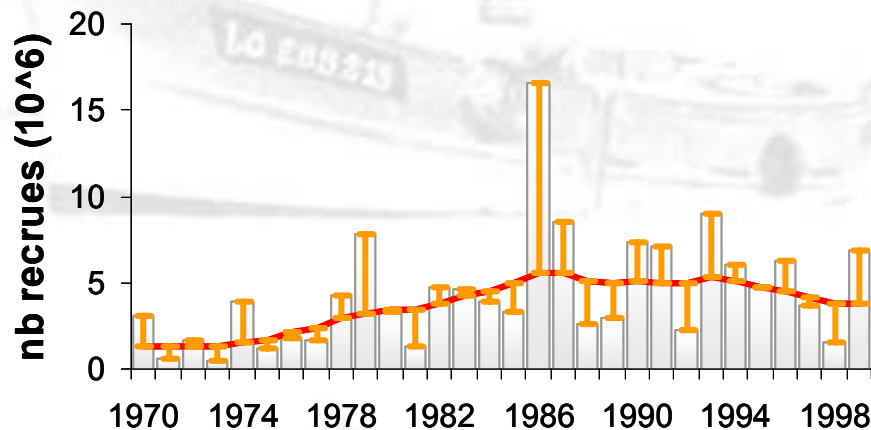
- Ratio $R_{\max}:R_{\min} = 1:33$ (de 1:1.3 à 1:3500 selon les populations)
- Coefficient de variation : 75% (de 20% à 145% selon les populations)

- variabilité basse fréquence : tendances à long terme

- la valeur du recrutement une année donnée dépend des recrutements des années précédentes : autocorrélation du recrutement

- variabilité haute fréquence : variations interannuelles

- distribution asymétrique (lognormale) : présence de quelques très fortes classes d'âge
- représente une proportion variable de la variabilité totale suivant les populations (25% à 100% de la variance du recrutement)



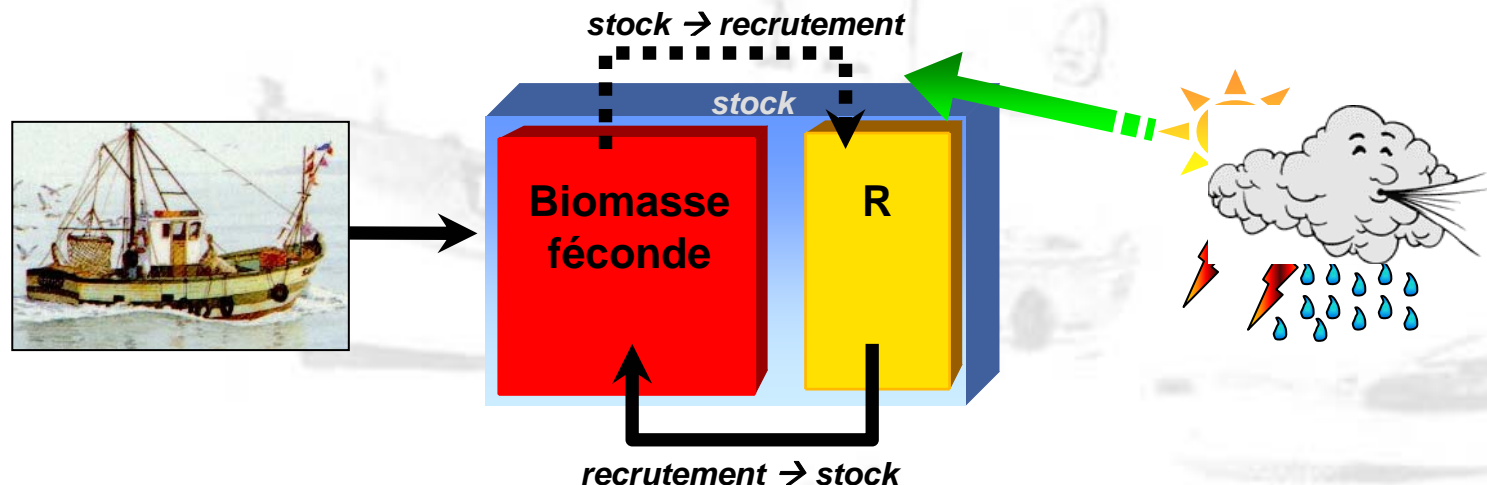
Exemple : morue de mer celtique, données CIEM 2000

Variations de la biomasse féconde sous l'effet de l'exploitation

- Lien de proportionnalité entre recrutement et biomasse féconde
 - montrée empiriquement (Myers et Barrowman 1996)
 - lien double : $BF \rightarrow R$ et $R \rightarrow BF$
- Concerne la variabilité basse fréquence du recrutement (Shepherd, 1984)

Influence de l'environnement sur les processus du recrutement

- Contrôle de la mortalité lors des premiers stades de vie par des facteurs de l'environnement
- Mécanismes de ce contrôle expliqués par plusieurs grandes hypothèses



● Critères de choix

- Source de données homogène
- Nombre important de populations
- Longueur maximale des séries chronologiques
- Accès à d'autres données que le recrutement (biomasse féconde, mortalité par pêche)

● Données retenues

Résultats des évaluations des stocks par les groupes de travail du CIEM obtenus par des méthodes d'analyse de cohortes (VPA)

● Fiabilité des estimations du recrutement par VPA

Comportent différentes sources d'incertitudes mais fréquemment utilisées pour des études comparatives sur la variabilité du recrutement (Brander, 2005 ; Planque et Frédou, 1999 ; Myers, 2001)

● Autres sources de données

disponibles partielle des campagnes d'évaluation directe, mais limitée car

- :-
- nécessite de connaître la pertinence des campagnes pour les différentes espèces qu'elles échantillonnent
- accessibilité des données

Introduction

État des connaissances

Choix des données

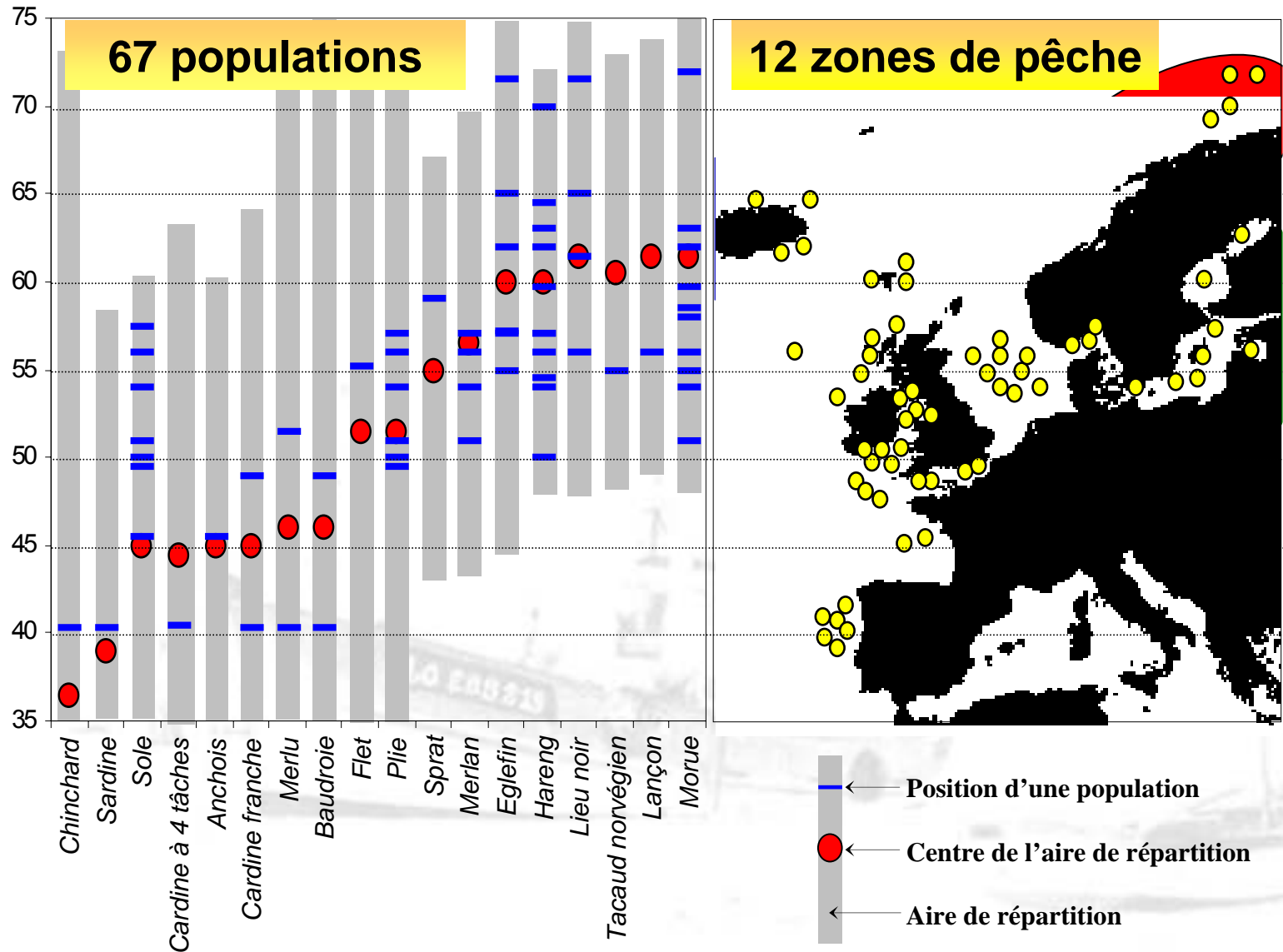
Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion



18 espèces de différentes origines biogéographiques

● Synchronismes :

similitudes fortes dans les variations des abondances de populations différentes

fréquemment observés en milieu terrestre (insectes ravageurs, mammifères au Groenland)

● Trois causes possibles :

- échanges d'individus entre populations
- effet d'interactions spécifiques (prédation, parasitisme)
- influence similaire de facteurs environnementaux communs dont les variations sont cohérentes sur de larges aires géographiques (effet Moran)

● Intérêt de l'analyse des synchronismes du recrutement :

1) mettre en évidence des synchronismes du recrutement



montrer des communautés de réponse des populations aux fluctuations de l'environnement

2) décrire les caractéristiques spatiales des synchronisations du recrutement



permet d'étudier la nature des facteurs environnementaux qui

Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion

Méthode :

Analyse des corrélations entre les séries de recrutement des 67 populations (2211 corrélations testées)

Synchronisme = Corrélation positive significative au seuil de $\alpha = 0.01$

- **ajustement du nombre de degrés de liberté en fonction de l'autocorrélation de chaque série (méthode de Quenouille)**
- **transformation des séries pour diminuer leur autocorrélation (détendantialisation)**
- **transformation logarithmique afin de se rapprocher du critère de normalité requis pour les tests statistiques.**

Résultats :

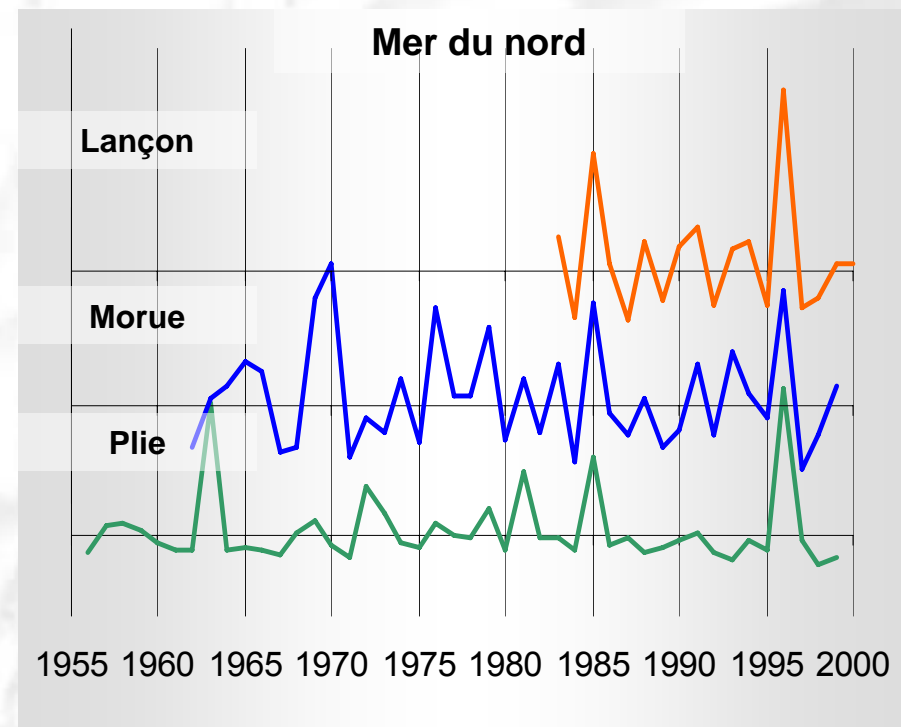
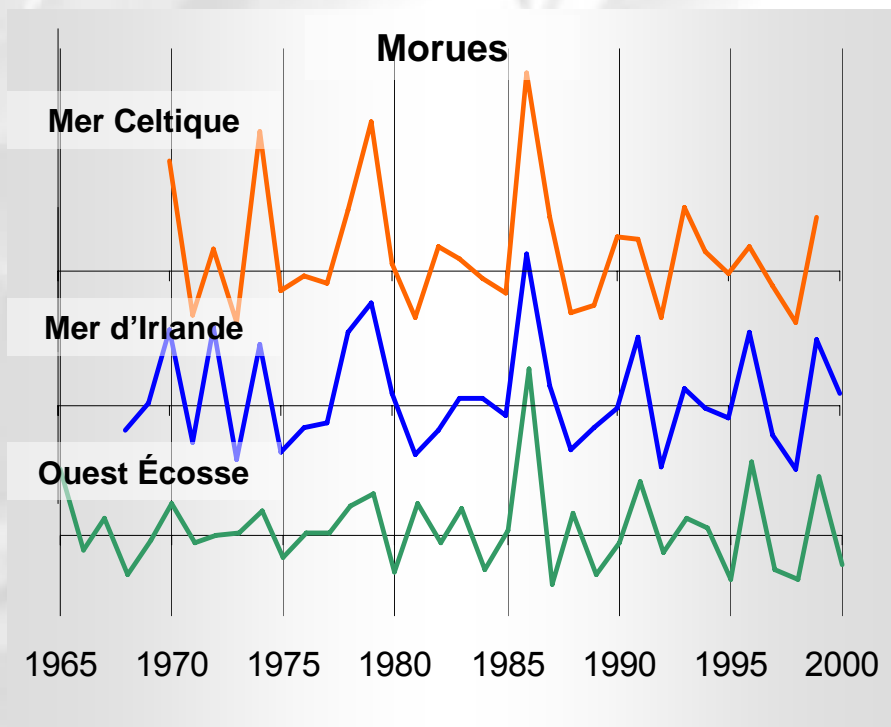
- **115 corrélations significatives au seuil $\alpha = 0.01$ sur les 2211 testées, dont 91 positives correspondant à des synchronismes de variation du recrutement**
- **Touchent une large majorité des populations : 50 sur les 67 dont 33 sont synchrones avec au moins 3 autres populations.**
- **Concernent une large gamme d'espèces et se produisent dans la plupart des zones géographiques**
- **Souvent liées à la présence de pics de recrutement simultanés**

Exemples :

Synchronismes des variations du recrutement

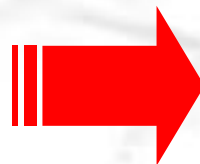
entre trois populations d'une même espèce

entre trois populations d'une même zone



Caractérisation de l'Échelle spatiale des corrélations

- + la distance entre zones géographiques est importante
- les variations des facteurs environnementaux sont cohérentes

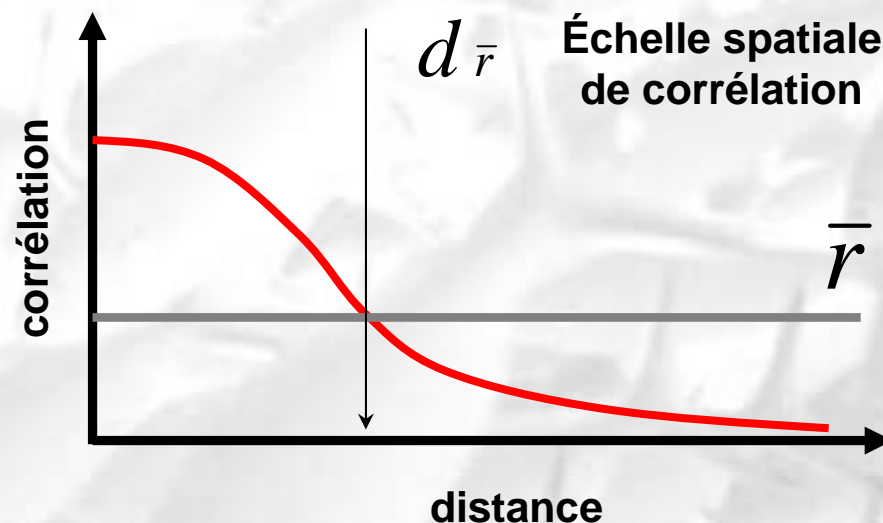


Baisse de la corrélation du recrutement avec la distance entre les populations

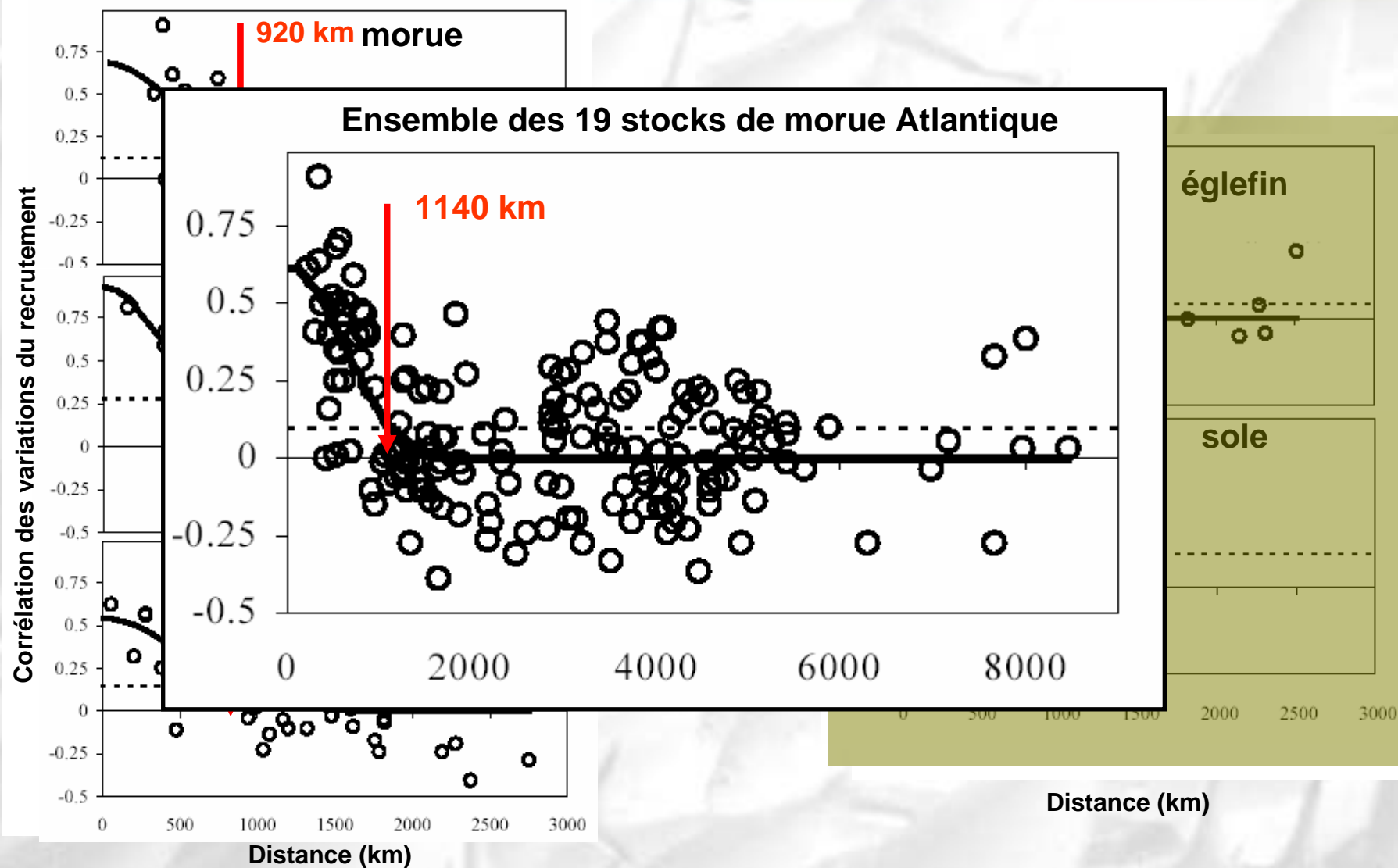
Déterminer l'échelle spatiale de la corrélation du recrutement
 → Fournir des indications sur l'échelle spatiale de variation des facteurs environnementaux à l'origine des synchronismes
 → Formuler hypothèses sur leur nature

Modèle de décroissance de la corrélation en fonction de la distance :
 corrélogramme semi-gaussien (Myers 1997) :

$$r(d) = r_0 e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{d}{\bar{r}} \right)^2}$$



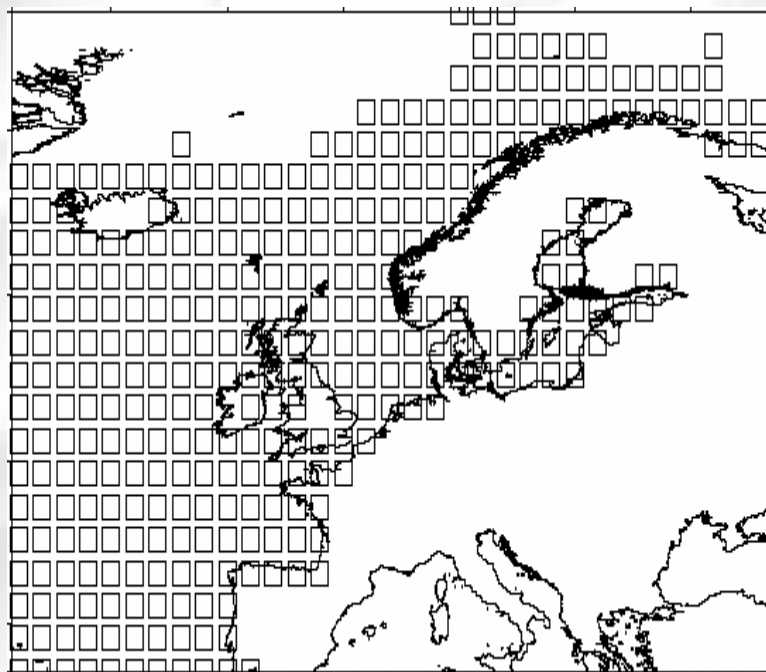
Échelle spatiale des corrélations du recrutement



L'échelle spatiale de corrélation du recrutement, lorsqu'elle est mesurable, est de l'ordre de 670 à 1140 km.

Échelle spatiale des corrélations de la température

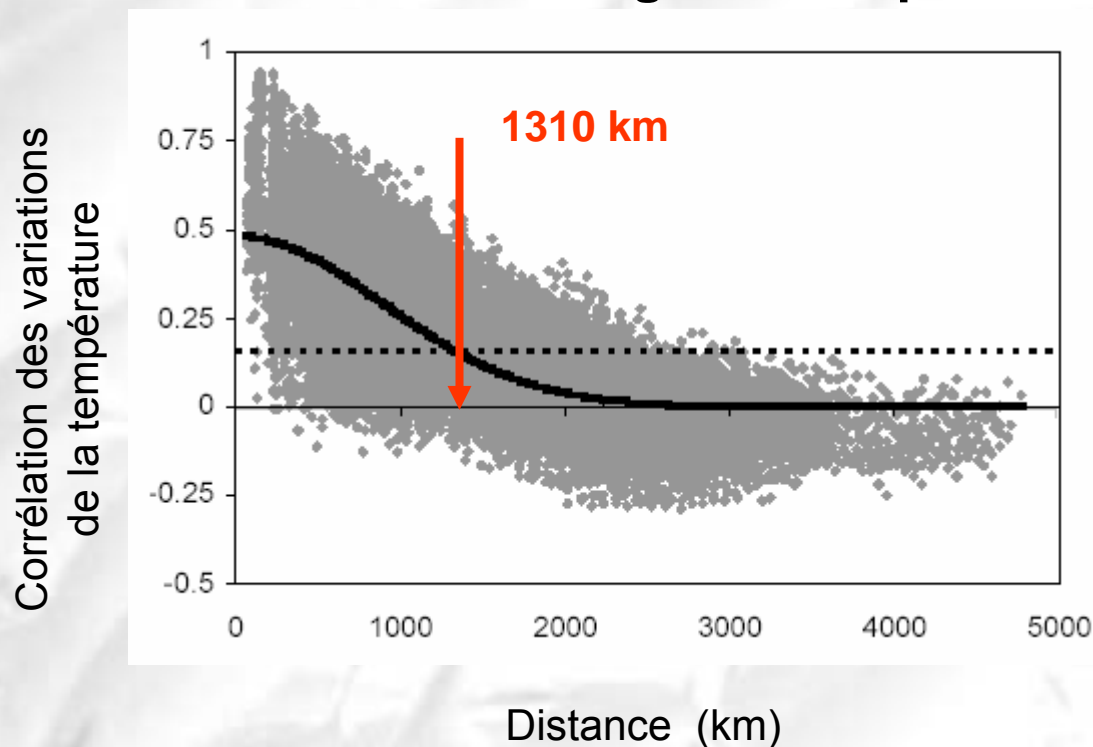
- **Extraction base de données COADS (NOAA) : moyennes mensuelles de SST par carrés de 2° lat X 2° long de 1950 à 1997**
- **Élimination des carrés avec données mensuelles manquantes**
- **Conserve 343 carrés dans lesquels on calcule les moyennes annuelles de la SST**



- **Calcul des corrélations des variations de la température entre carrés et ajustement d'un corrélogramme semi-gaussien**

Échelle spatiale des corrélations de la température

Échelle spatiale de corrélation de la température de surface de la mer supérieure mais du même ordre de grandeur que celle du recrutement



La température est un facteur contrôlé par le climat

L'échelle spatiale de variation de la température est donc caractéristique de l'échelle de l'influence du climat sur les conditions océaniques

La cohérence des échelles de corrélation du recrutement et de la température suggère donc un forçage du recrutement par des facteurs physiques dépendants

Conclusions

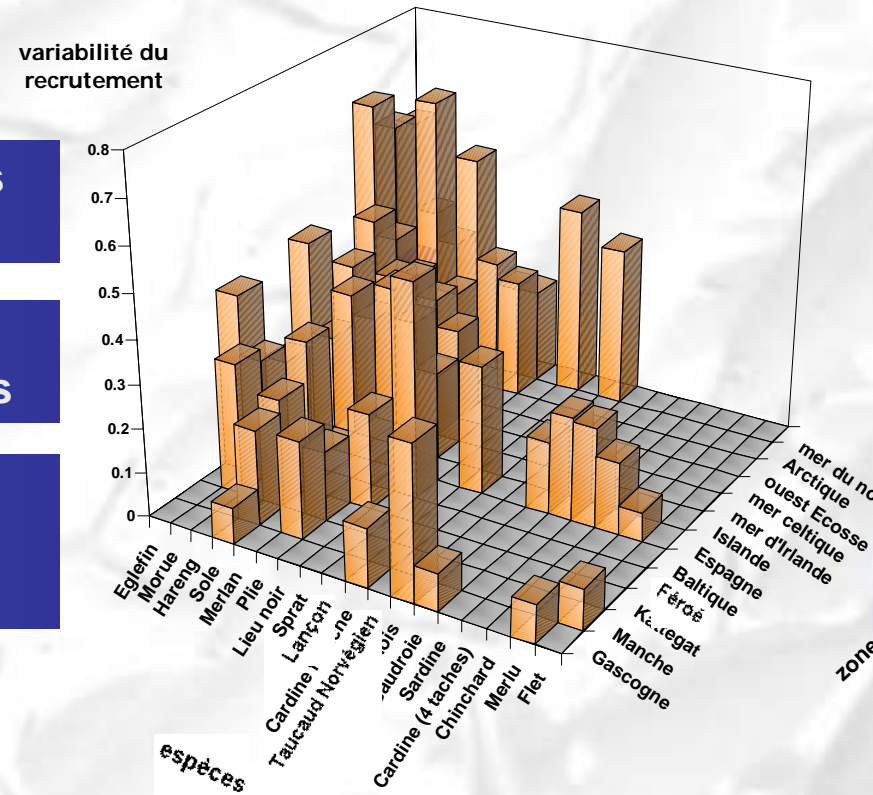
- nombreux cas de synchronisme entre espèces différentes, ou entre populations de zones isolées
 - l'effet Moran est la cause probable de la majorité des synchronismes
- met donc en évidence des communautés de réponse des populations à un forçage environnemental
 - témoigne de l'influence de l'environnement sur le recrutement
- correspondance entre les échelles de variation du recrutement de certaines espèces et celle de la température
 - révèle l'influence ultime du climat

Différences de variabilité du recrutement entre les populations :

- Différences de variabilité des conditions environnementales

- Différences de stratégie de reproduction selon les espèces

- Différences d'influence de l'environnement sur le recrutement



Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

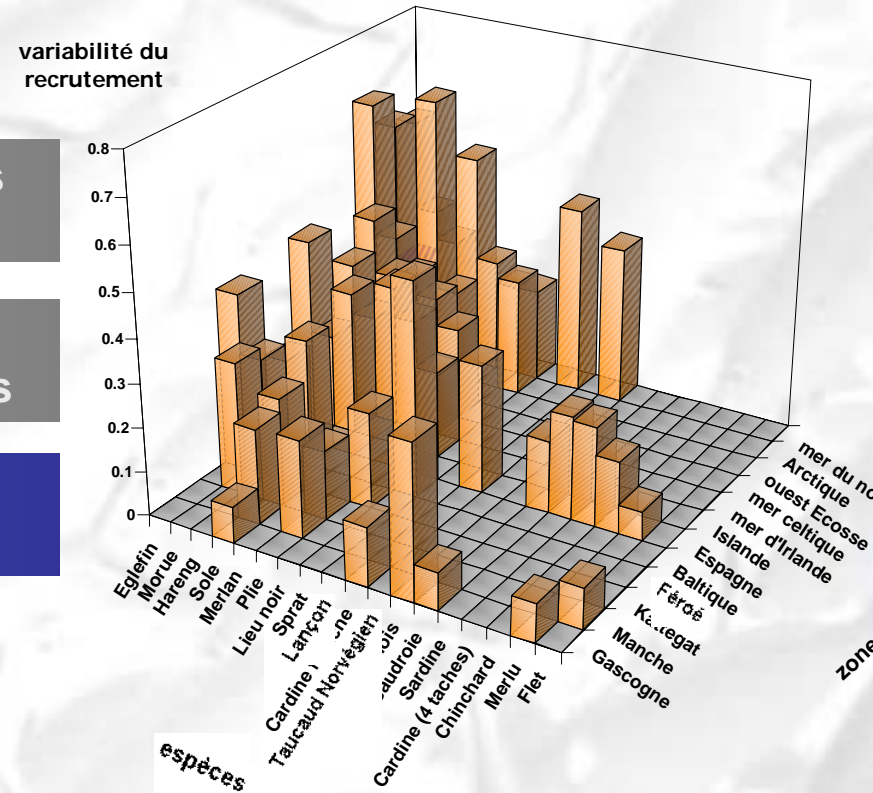
Conclusion

Différences de variabilité du recrutement entre les populations :

- Différences de variabilité des conditions environnementales

- Différences de stratégie de reproduction selon les espèces

- Différences d'influence de l'environnement sur le



Hypothèse biogéographique

Théorie des enveloppes bioclimatiques :

- répartition d'une espèce couplée à des gradients de facteurs physiques du milieu,
- limites de répartition correspondent aux limites de tolérance physiologique de l'espèce

Biogéographie des espèces de poissons liée au gradient de température décroissant de l'équateur vers les pôles (Briggs, 1974).

Hypothèse

- **près des limites de répartition :**

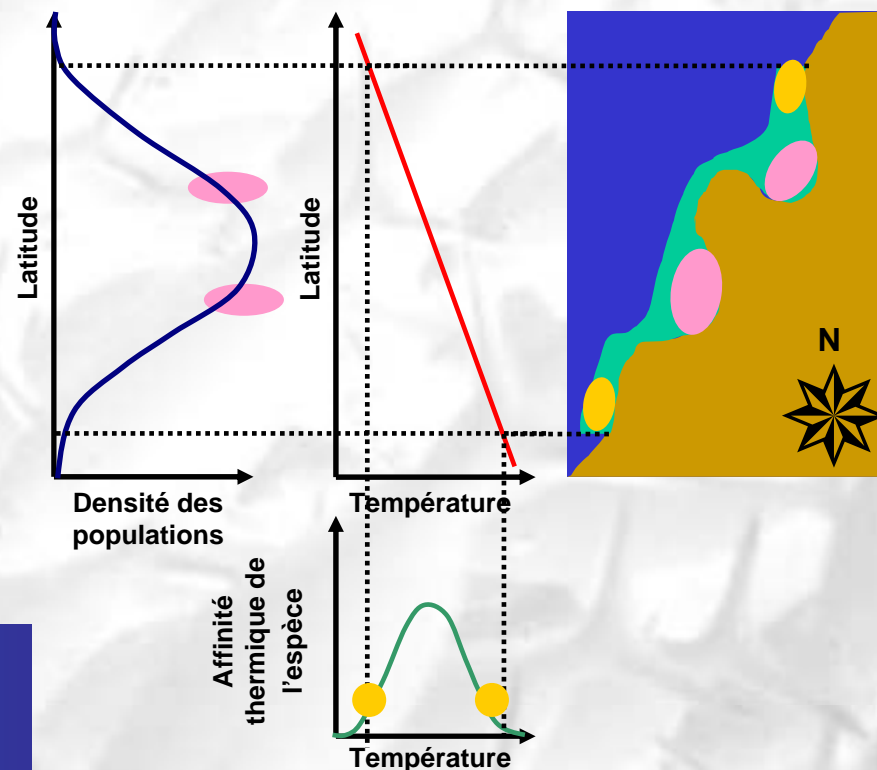
- populations moins adaptées à leur milieu
- fortement influencées par les variations des conditions environnementales

- **près du centre**

- environnement optimal pour l'espèce
- facteurs densité-dépendants plus forts



augmentation de la variabilité des populations du centre vers les bords (Gaston, 1990).



Test de l'hypothèse biogéographique - méthode

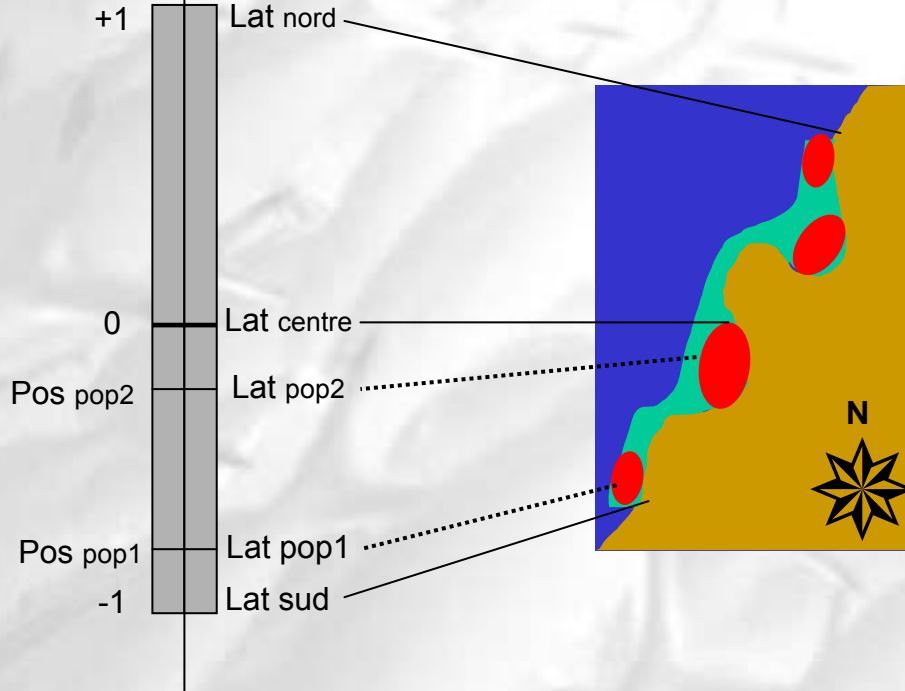
Brunel et Boucher (sous presse) *J. Sea Res.*

Définition d'un indice de la position standardisé

Disposer d'une mesure homogène pour toutes les espèces, quelles que soient la latitude du centre et la taille de l'aire de répartition.

Indice de position standard

Latitude



Test de l'augmentation de varR du centre vers les bords

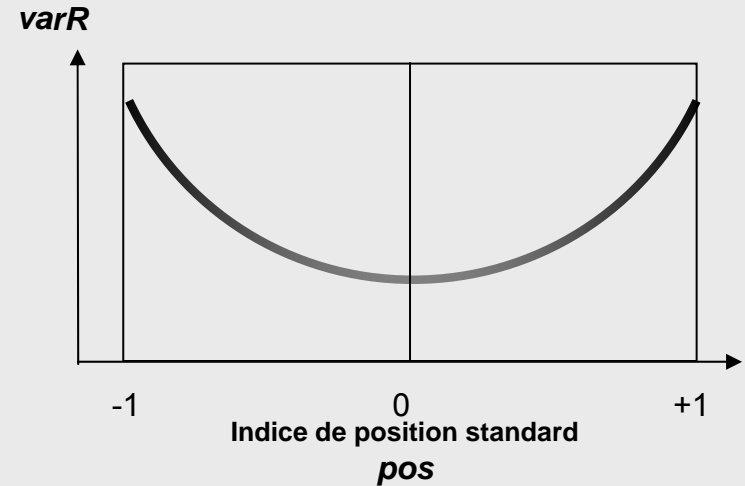
1) Test paramétrique : Modèle quadratique

$$\text{varR} = \beta_1 \text{pos}^2 + \beta_2 \text{pos} + \gamma$$

varR: variabilité haute fréquence du recrutement

Validation de l'hypothèse :

- parabole concave : $\beta_1 > 0$
- parabole centrée sur 0 : $-\beta_2 / 2\beta_1 = 0$



2) Test non paramétrique : corrélation de rang de Spearman : $r_s(\text{varR} ; |\text{pos}|)$

Teste un lien monotone entre la variabilité du recrutement et l'éloignement au centre de l'aire de répartition

Test de l'hypothèse biogéographique - résultats

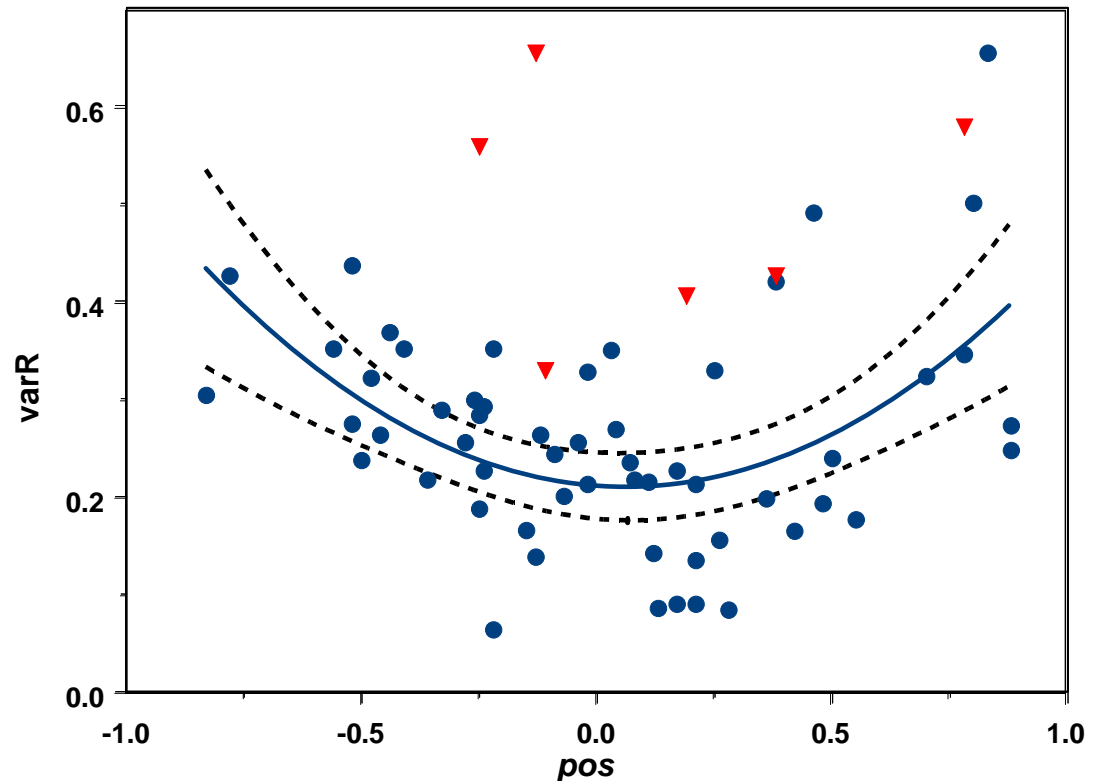
1) Modèle quadratique

Ajustement significatif

Concavité (β_1) significative

Centrée sur zéro

Ajustement plus précis lorsque les populations d'églefin sont retirées (▼)



2) Corrélation de Spearman

Significatif: $r_s=0.35$

(et $r_s=0.42$ sans l'églefin)

Les deux tests confirment l'augmentation de la variabilité du recrutement du centre des aires de répartition vers les bords

Influence de la température et position des populations

D'après Shepherd (1984) et Myers (1998) :

Au centre :

influence de l'environnement peu marquée

→ absence de relation entre les variations du recrutement et les facteurs de l'environnement

Près des bords :

forte influence de l'environnement

→ relation entre recrutement et facteurs environnementaux décelable

→ *Exemple de l'effet de la température :*

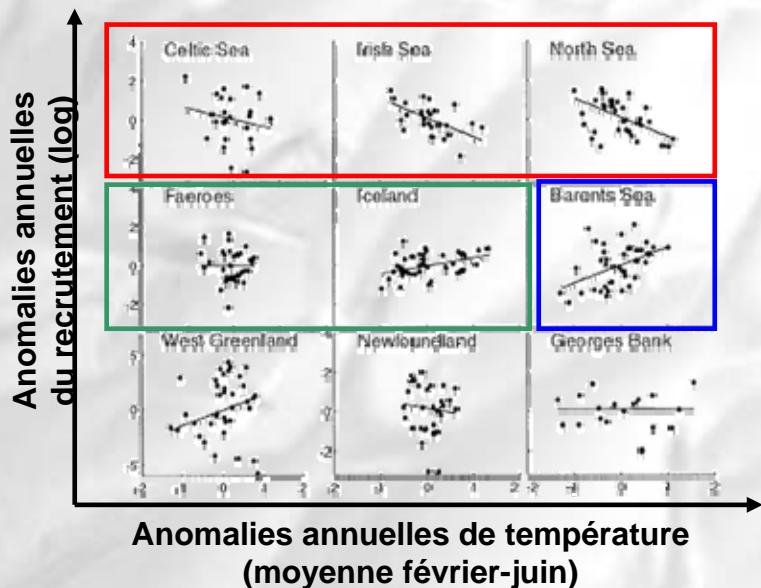
Lien entre la corrélation recrutement - température et la position biogéographique des populations?

Influence de la température et position des populations

Un cas documenté : la morue

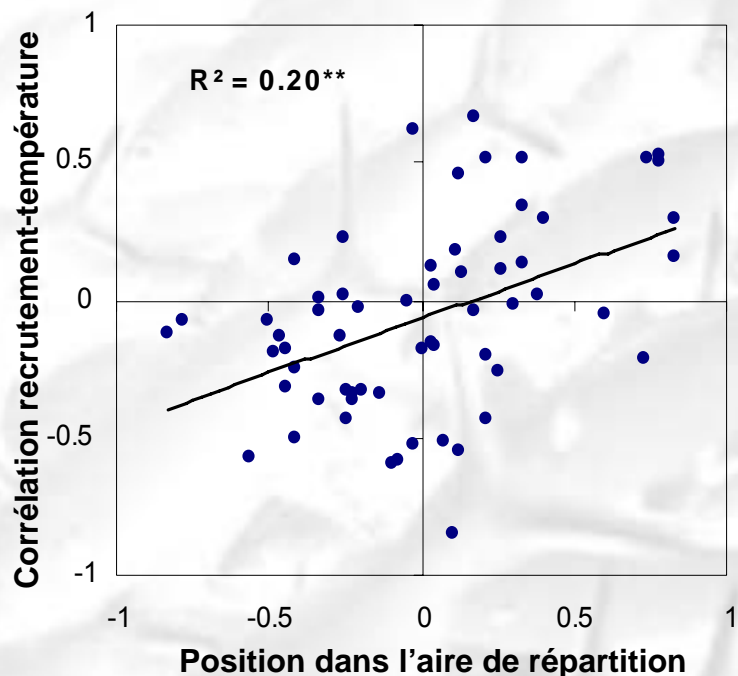
D'après Planque et Frédou (1999) C.J.F.A.S

- **Corrélations négatives pour les populations des eaux chaudes (limite sud)**
- **Corrélations positives pour les populations des eaux froides (limite nord)**
- **Corrélations nulles pour les populations des eaux de température intermédiaire (centre)**



Généralisation à toutes les espèces ?

- **Calcul des corrélations recrutement-température pour les 67 populations**
- **Relation entre corrélation et position des populations dans l'aire de répartition**



Relation faible mais significative

Conclusions

- **les populations en limite de répartition ont un recrutement plus fortement influencé par les fluctuations des conditions environnementales que les populations situées près du centre**
 - schéma de variabilité du recrutement croissant du centre vers les bords
- **Valeur des corrélations recrutement-température**
 - plus forte pour les populations en limite de répartition qu'au centre
 - de signe opposé entre les parties nord et sud des aires de répartition
- **Confirme l'influence plus marquée des facteurs environnementaux près des limites de répartition**

• Une part substantielle de la variabilité du recrutement se produit sous forme de tendances de variations à long terme.

• Ces tendances peuvent être liées :

- aux changements de la biomasse féconde des populations dus à l'influence de la pêche.

- à des modifications durables des conditions environnementales rencontrées liées à des changements du climat.

-1) présenter la variabilité climatique et montrer les changements survenus lors des dernières décennies

-2) Identifier les grandes directions de changement du recrutement des populations de poissons exploitées de l'Atlantique Nord-Est.

-3) Rechercher l'existence de liens entre ces tendances du recrutement et les variations du climat

Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

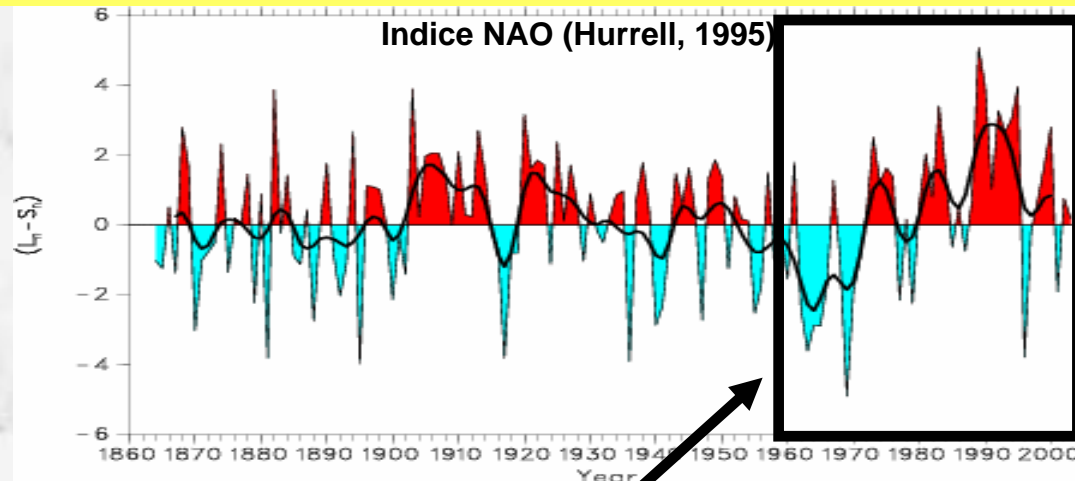
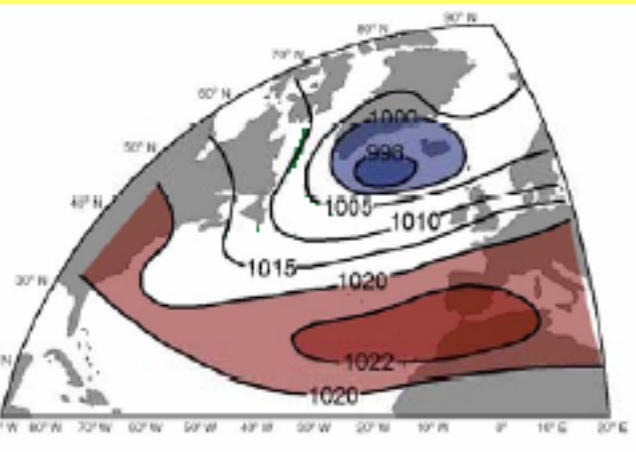
Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion

Les changements du climat dans l'Atlantique NE

Oscillation Nord Atlantique : mode dominant de la variabilité climatique dans l'Atlantique Nord

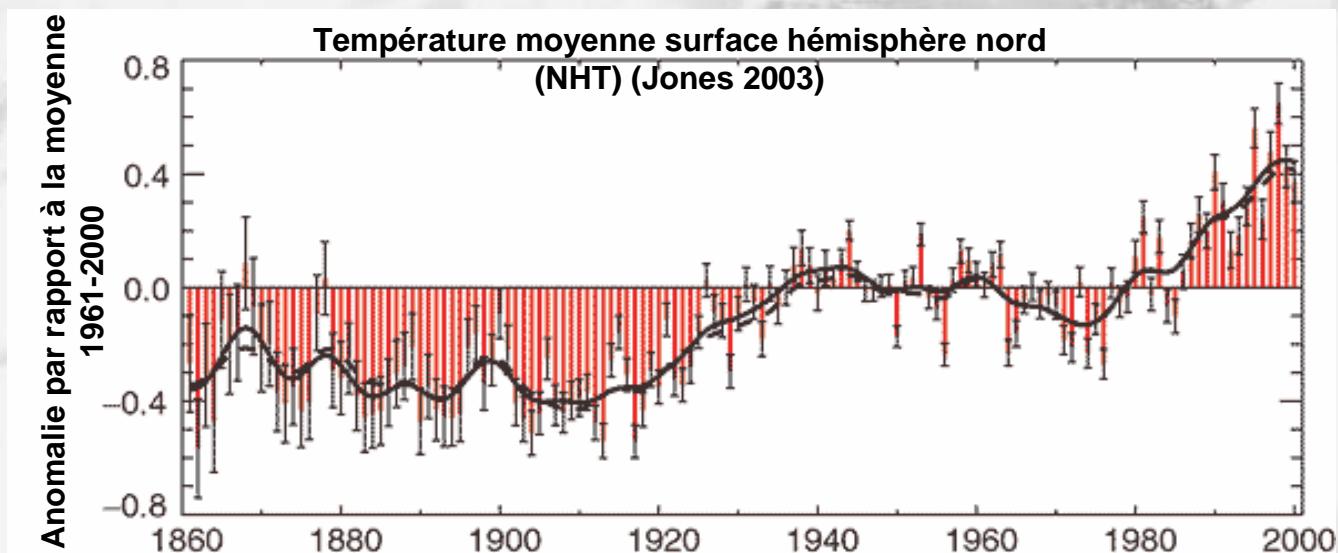


Les conditions atmosphériques liées à la NAO influencent le milieu océanique :

- température de surface
- turbulence liée au vent
- circulation océanique
- extension des banquises
- intensité des upwelling du Portugal et du Maroc

Changements de la NAO durant les dernières décennies liés au changement climatique global accompagnant le réchauffement (Hurrell, 1997 ; Gillet & al., 2003)

Réchauffement de la planète lié à l'accumulation des gaz à effet de serre



Se produit via une altération des modes de variabilité climatique naturelle (Atlantique : NAO, Pacifique : PDO, NPI...)

Impact de ces changements sur le recrutement des poissons?

Analyse des tendances à long terme du recrutement : méthode

Brunel et Boucher (en révision) *Fisheries Oceanography*

1 : déterminer quels sont les grands signaux dans les variations du recrutement

Variables de l'ACP :
séries temporelles du recrutement
pour 41 populations

Individus :
années de
1970 à 1998

année	Rct Pop1	Rct Pop 2	...	Rct Pop 41
1970				
1971				
1972				
....				
....				
1997				
1998				



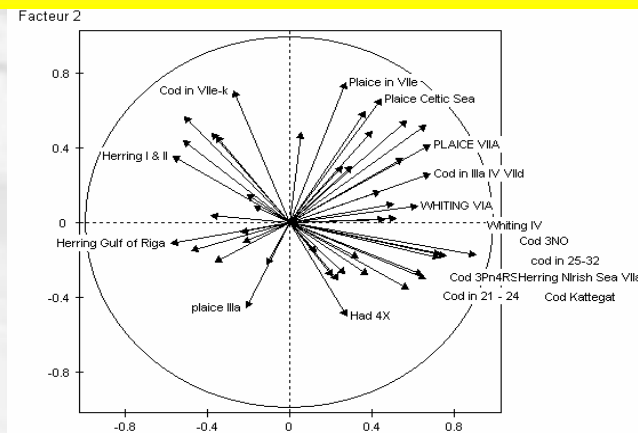
Composantes principales :
combinaisons linéaires des séries qui
expliquent au mieux la variabilité du
recrutement

année	Axe 1	Axe 2	...
1970			
1971			
1972			
....			
....			
1997			
1998			

Modes dominants des
variations du recrutement

2 : regrouper les populations ayant connu des variations similaires

Utiliser les corrélations des séries de recrutement
avec les premières composantes principales (i.e.
leur position dans le premier plan de l'ACP) pour
classer les populations



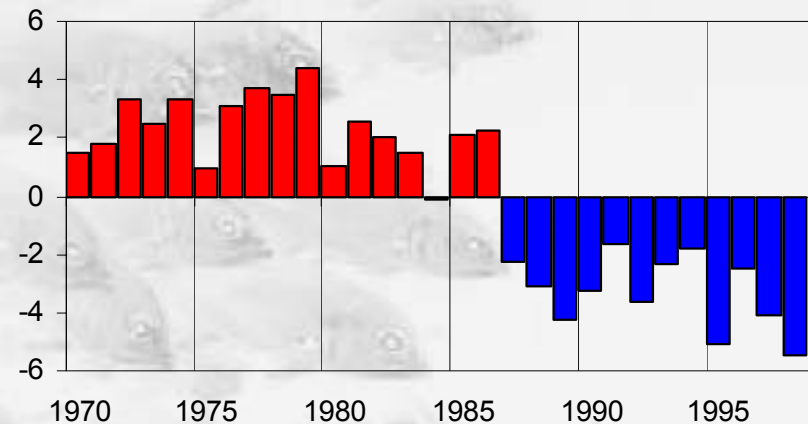
Analyse des tendances à long terme du recrutement : résultats

Le premier plan principal de l'ACP explique 36% de la variabilité totale des 41 séries de recrutement.

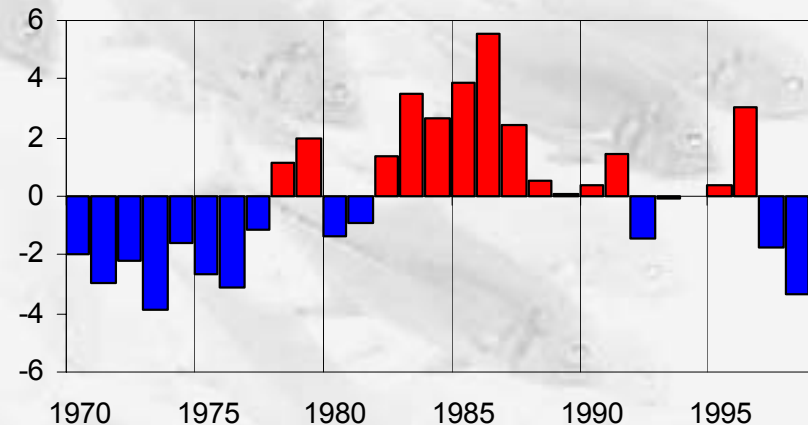
Premier axe (22 %) :
Une décroissance à long terme avec un saut en 1987,

Second axe (14%) :
Une oscillation décennale

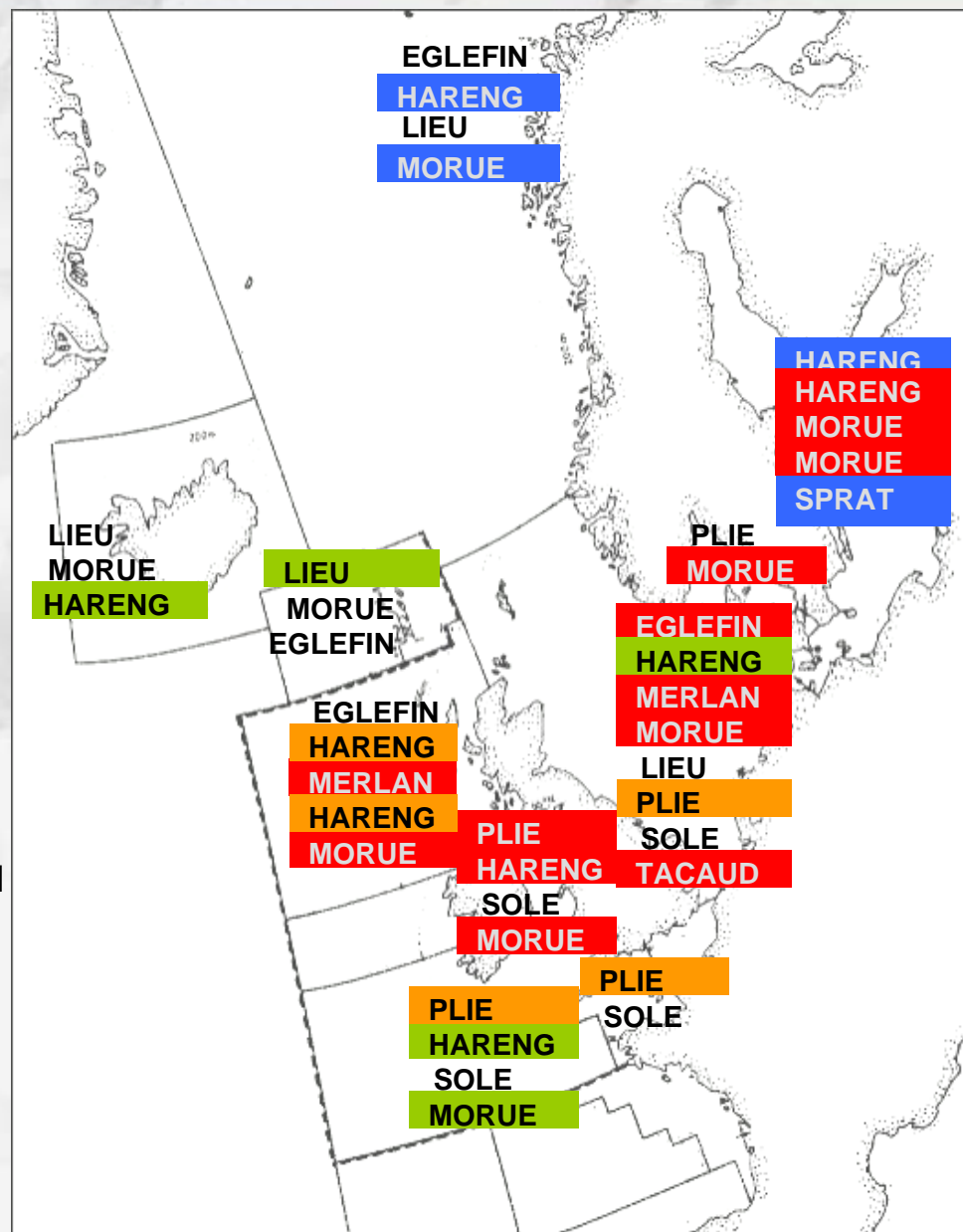
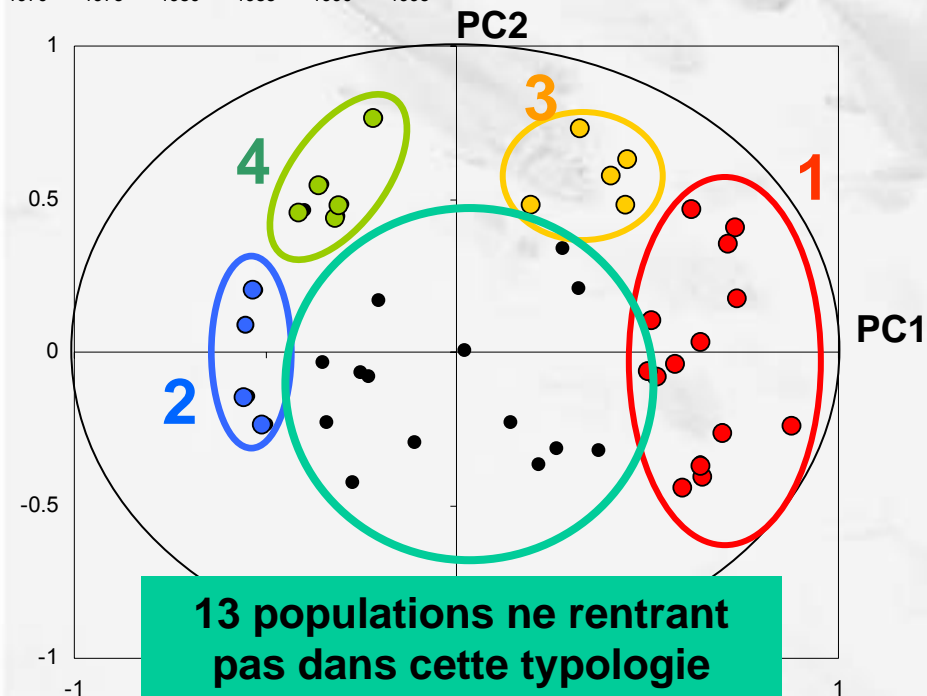
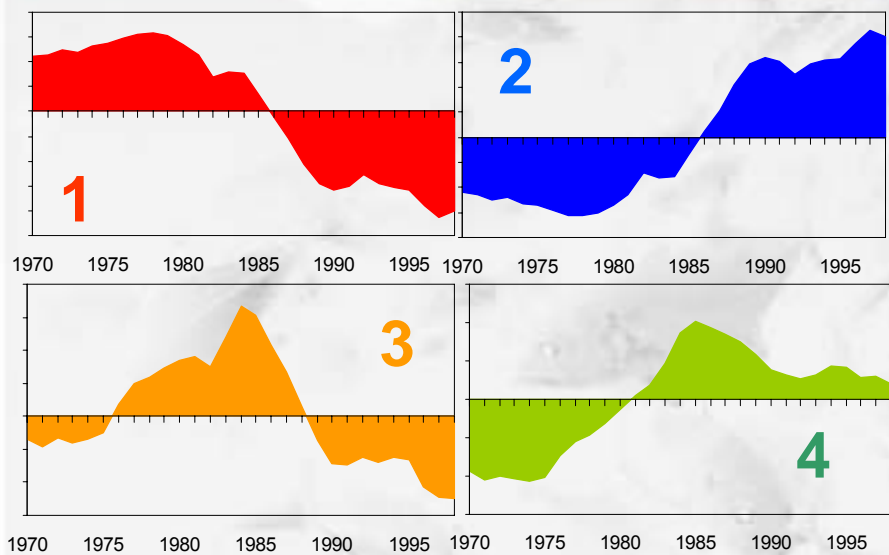
Axe 1 : 22 %



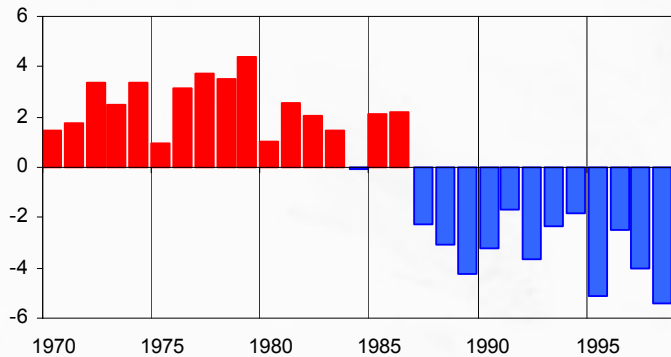
Axe 2 : 14 %



Groupes des populations de tendances similaires

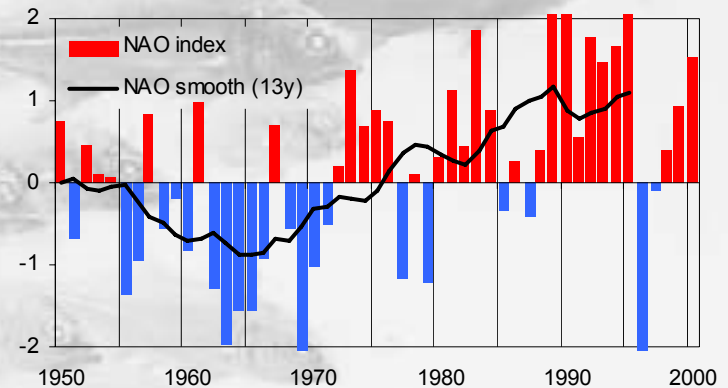


Recrutement (axe 1)

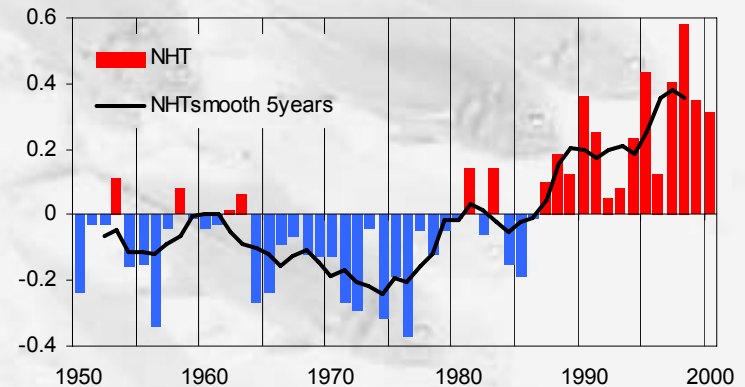


$r = -0.37$
N.S.

Oscillation Nord Atlantique



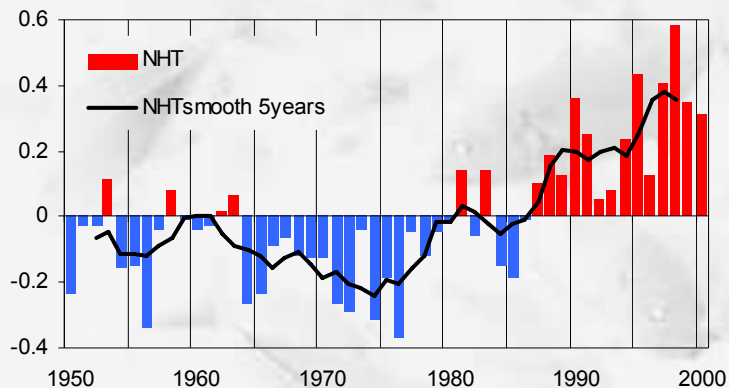
Température moy hémisphère nord



$r = -0.79$
 $p < 0.01$

Environnement physique

Climat



changements dans conditions physiques de l'environnement

- Température
- Stratification et turbulence
- Circulation océanique
- ...

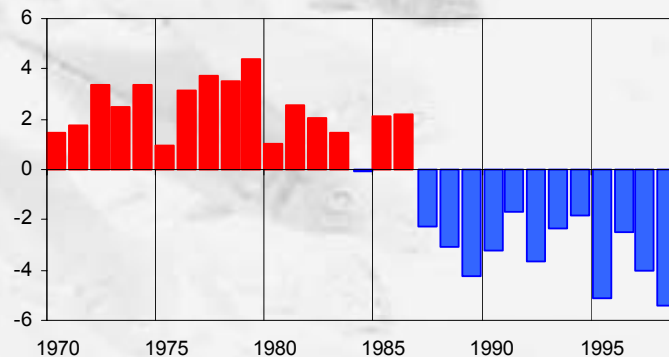
Communautés biologiques

Changements dans les autres compartiments biologiques des écosystèmes

les changements dans l'environnement physique affectent :

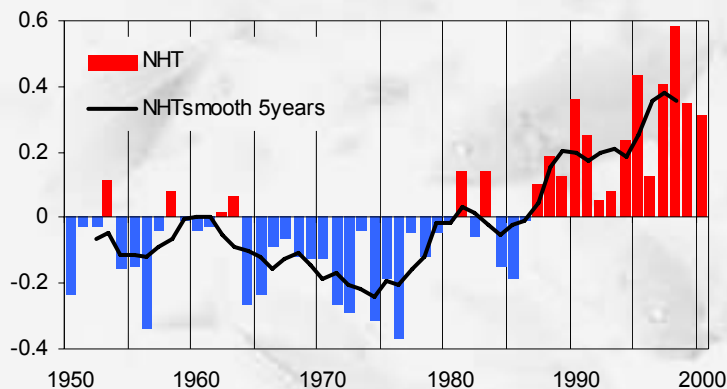
- l'abondance et la composition spécifique du plancton
- les peuplements benthiques

Recrutement des poissons



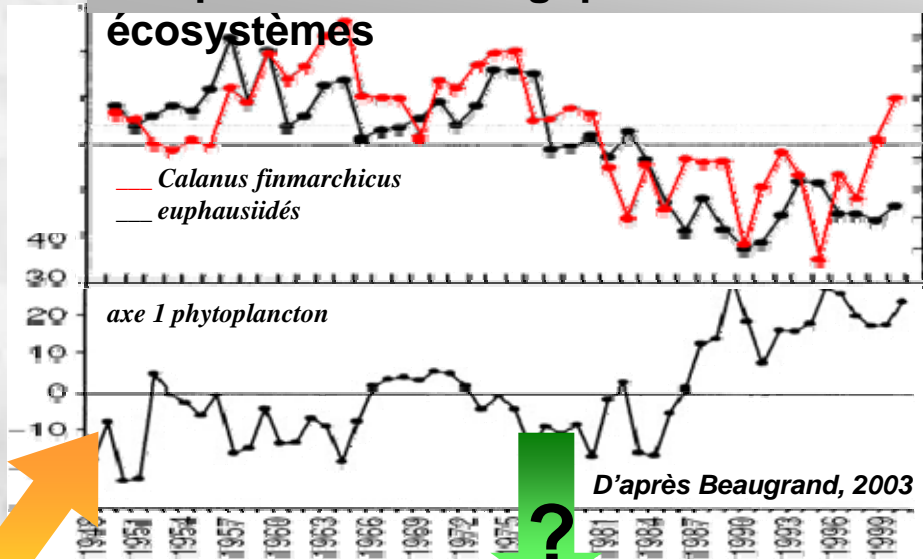
Environnement physique

Climat



Communautés biologiques

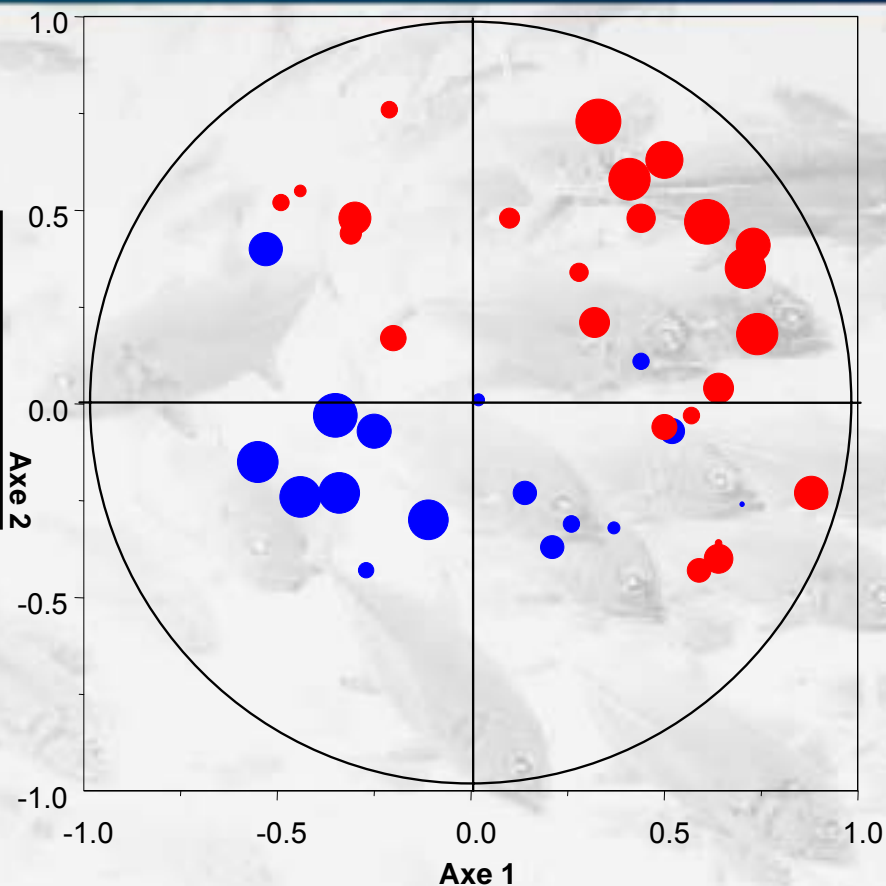
Changements dans les autres compartiments biologiques des écosystèmes



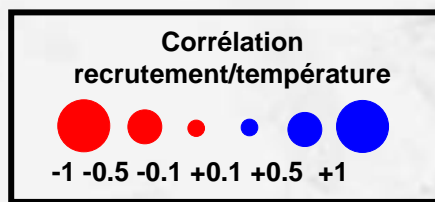
Concordance temporelle dans les changements récents

- Du climat
- De l'environnement physique
- Des communautés planctoniques
- Du recrutement des populations de poissons

Populations favorisées par le réchauffement
tendance du recrutement croissante
(Axe1 < 0)



Populations défavorisées par le réchauffement
tendance décroissante du recrutement
(Axe1 > 0)



- **Existence de grandes tendances de variation du recrutement à l'échelle de l'Atlantique Nord Est**
- **La tendance principale de variation du recrutement coïncide avec les changements du climat, et leur effet sur les conditions physiques océaniques et sur les communautés planctoniques**
- **Lien à macro-échelle entre les tendances dominantes du recrutement et de la température cohérent avec les corrélations recrutement - température observées à l'échelle des populations**

Effets de la pêche

Sur la taille du stock de géniteurs

Diminue la biomasse féconde de la population

diminution du potentiel reproducteur de la population

Diminue le niveau du recrutement

Sur la structure démographique du stock de géniteurs

Diminue l'âge des géniteurs

diminution de la viabilité des œufs (Marteinsdottir et Steinarsson, 1998).

diminution des phénomènes densités-dépendants (Myers, 2001)

Diminue la diversité des classes d'âge des géniteurs

contraction la période et de la zone de ponte (Lambert, 1990; Begg, 2002).

Augmente l'influence des facteurs environnementaux (Brander 2005)

Augmente la variabilité du recrutement (Myers 2001)

Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion

Sur la variabilité du recrutement

Effet visible à long terme :

Variabilité du recrutement plus forte pour les populations les plus exploitées

Test d'une relation entre la variabilité du recrutement des populations et leur taux d'exploitation (E):

$$(1) \quad varR = \alpha E + \gamma$$

$$(2) \quad varR = \alpha E + \beta_1 pos^2 + \beta_2 pos + \gamma$$

Résultats :

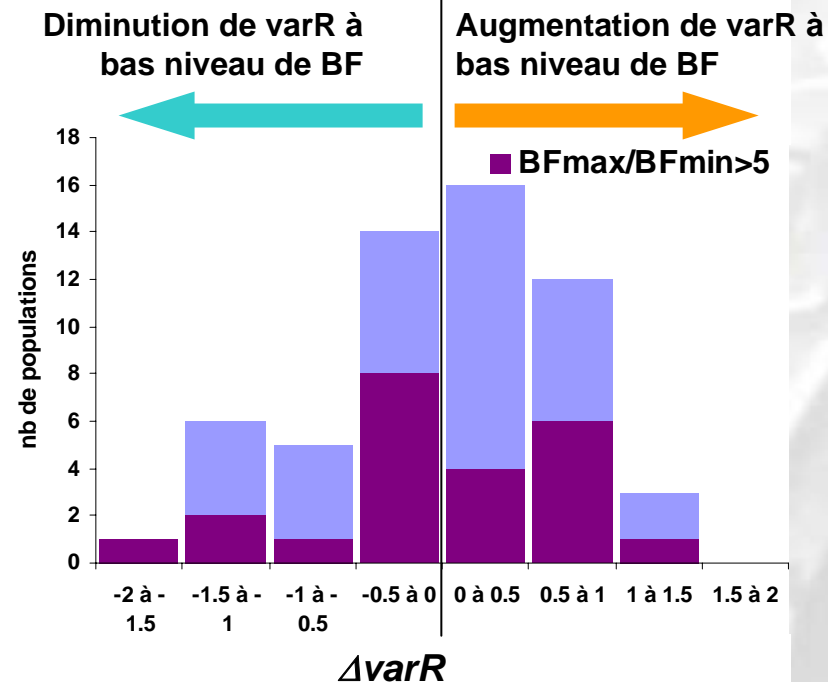
(1) et (2) rejettent l'hypothèse

Pas de lien entre variabilité du recrutement et taux exploitation

Effet visible à moyen terme :

Les changements de niveau de biomasse observés dans les séries s'accompagnent de changements de variabilité du recrutement

re



Résultat :

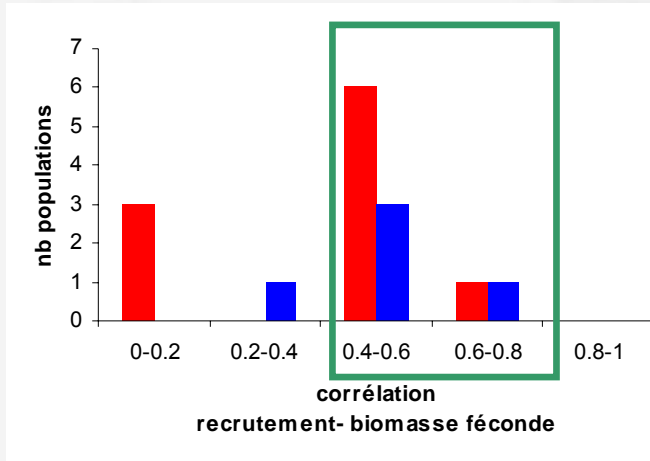
pas d'augmentation systématique de varR à bas niveau de biomasse des stocks

Exemple : morue ouest Ecosse

L'effet possible de la pêche sur le niveau du recrutement, via la diminution de la biomasse féconde, peut-il être la cause des grandes tendances du recrutement observées?

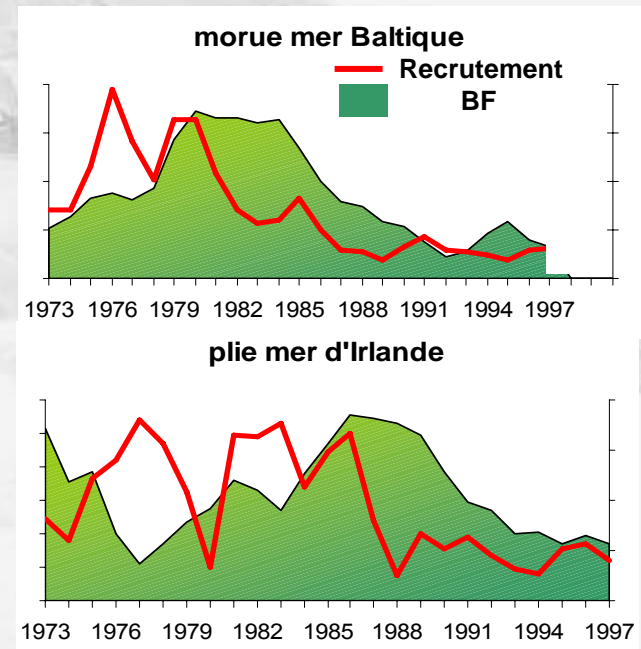
Corrélations recrutement/biomasse féconde pour les 15 populations les plus corrélées à l'axe 1 (10 positivement, 5

Dans la moitié des cas, les changements du recrutement précèdent ceux de la biomasse féconde



Pour une majorité des populations : les changements du recrutement sont corrélés à des changements de la taille du stock

- effet R → BF
- effet BF → R ?



Changements du recrutement initiés par une cause autre que le changement de biomasse

● pas d'effet de la pêche sur la variabilité du recrutement

→ l'exploitation ne modifie pas la capacité de réponse des populations aux fluctuations de leur environnement

● effet de la pêche sur les tendances du recrutement possible, mais non démontré

n'explique pas à lui seul les tendances du recrutement observées

Données

Résultats des VPA : source de données suffisamment fiable pour analyser la variabilité du recrutement à l'échelle macroécologique

Méthode

Intérêt de l'approche macroécologique : permis de répondre à un certain nombre de questions générales concernant l'influence de l'environnement sur le recrutement

Résultats

- **généralisation de l'influence de l'environnement sur le recrutement**
 - **l'influence de l'environnement sur le recrutement dépend de la position biogéographique des populations**
 - **concordance temporelle dans les changements : du recrutement des poissons, du plancton, des conditions physiques dans l'océan, du climat**
- **suggère une influence des changements du climat sur le recrutement**
- **l'effet de la pêche ne modifie pas l'influence de l'environnement sur le recrutement, mais peut contribuer, avec l'effet des changements de l'environnement, à expliquer les tendances du recrutement**

Introduction

État des connaissances

Choix des données

Analyse des Synchronismes

Déterminants de la variabilité du recrutement

Changements à long terme du recrutement

Effets de la pêche

Conclusion

Perspectives

- Revenir à l'échelle d'étude régionale afin mettre en évidence les mécanismes de l'effet du changement climatique sur les stocks de poissons

Application des résultats pour la gestion des populations

- Prendre en compte les effets de l'environnement sur le recrutement pour réinterpréter les variations passées des stocks
- Proposer des prévisions d'évolution de la production de recrues tenant compte des changements de l'environnement pour remplacer l'hypothèse de recrutement constant
- Nécessité de revoir les points de référence
- Estimer le risque d'apparition d'accidents du recrutement

Merci de votre attention



