

Thèse présentée en vue d'obtenir le titre de
Docteur de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes
Spécialité : Halieutique

**Approche empirique de la pêche d'espadon (*Xiphias gladius*)
dans l'océan Indien et modélisation des déplacements des
poissons dans le paysage océanique tropical**



par David Guyomard

Soutenue le 29 mars 2005, devant le jury composé de :

Francis Marsac	Rapporteur
Philippe Preux	Rapporteur
Dominique Pelletier	Examinatrice
Michel Petit	Examineur
Didier Gascuel	Examineur

(Version corrigée Juin 2005)

Photo de couverture : un espadon en surface vu du pont d'un navire palangrier réunionnais
(Photo : D.Guyomard)

Remerciements

Je tiens à remercier les membres du jury qui ont accepté de juger ce travail. Je commencerai tout d'abord par remercier ma directrice de thèse Dominique Pelletier, dont les conseils avisés et amicaux ont véritablement permis à ce travail d'être mené à terme. Sans elle, j'aurais sans doute continué à errer dans mes analyses et mes interprétations : elle aura été mon guide, exigeante et enthousiaste, tout en partageant des discussions halieutiques sur moult autres sujets, discussions passionnantes et absolument remotivantes pour un thésard en fin de thèse...Ma gratitude envers elle dépasse largement le cadre de l'encadrement doctoral et j'espère garder sa confiance future entant que collègue et ami.

Je remercierai ensuite Francis Marsac, qui a eu la gentillesse de rapporter ce travail avec beaucoup d'implication et d'attention. Ce n'aura pas été la première fois que sa relecture aura été bénéfique. Sa connaissance de l'océan Indien a été précieuse depuis le début de cette thèse, de même que ses conseils amicaux. Ma gratitude et mon amitié lui sont acquises depuis longtemps et je suis heureux de l'en assurer ici une nouvelle fois.

Philippe Preux n'est pas un spécialiste du domaine mais il a accepté de rapporter ce travail, et je le remercie pour les commentaires qu'il a apportés. Son regard « informatique » aura permis de pointer l'importance du fonctionnement opérationnel du modèle proposé. En espérant lui avoir proposé un agréable voyage au pays de la pêche maritime et des espadons virtuels !

Michel Petit est un peu à l'origine de cette thèse, et maintenant qu'elle s'achève, je ne peux que lui en être reconnaissant ! Sa confiance et son amitié auront toujours été constants, même à des moments difficiles. En espérant que cela continue dans le futur ! Je remercie aussi toute l'équipe de l'US Espace de Montpellier pour leur accueil qui m'a permis de remettre le pied à l'étrier en 2003.

Je remercie enfin Didier Gascuel, qui, malgré l'éloignement, a soutenu ma démarche alors que (à raison vraisemblablement !) certains doutes pouvaient apparaître sur les conditions de travail...Merci à lui pour sa participation au jury. Je remercie aussi Marie-France Gaillard et Jacques Mallard de l'Ecole Doctorale, Catherine Le Penven du département halieutique, pour leur disponibilité et leur soutien sans faille tout au long de ces années.

Je remercie ensuite bien sûr la Région Réunion, qui a financé la bourse de thèse qui a permis à ce travail de se réaliser. J'espère à l'avenir pouvoir apporter quelque intérêt à cette île à laquelle je me suis attaché et envers laquelle je me sens redevable.

Toute ma reconnaissance va ensuite bien sûr à mes alter-ego de souffrance, que sont Jean-Christophe Soulié et Martin Desruisseaux, qui ont mené leur travail doctoral en parallèle du mien...avec plus de rapidité ! Chacun a largement contribué à ce que le modèle MUFINS fonctionne et je les remercie de leur soutien précieux. Ce sont des amis que j'espère continuer à revoir, professionnellement mais pas seulement. Comme on dit à La Réunion, « *sa mem bann dalons !* ». *Nou'artrouv camarades !*

Cette thèse a débuté lors du Programme Palangre Réunionnais avec l'équipe de l'Ifremer de La Réunion : je remercie ainsi François Poisson, mon camarade de travail lors de longs week-end de vérification et analyse des carnets de pêche, François René qui a initié le programme, David Roos (et toute la tite famille !) et Annie Perrine pour leur amitié et leur soutien sans faille. Je remercie aussi Marc Taquet et Dominique Miossec qui ont permis de valoriser mes résultats dans le cadre de la Commission Thonière de l'Océan Indien, et les assure aussi de mon amitié. Je remercie aussi Henri Farrugio d'avoir accepté d'encadrer « officiellement » cette thèse au tout début...et d'avoir passé le relais à Dominique Pelletier en fin de thèse !

L'IRD de La Réunion m'a aussi accueilli lors de cette thèse et je remercie les personnes avec qui j'ai pu travailler pendant cette période, particulièrement Pascal Bach, Michel Slepoukha et Michel Potier, mais aussi toute l'équipe: merci Françoise et Yvette, Pascale (et Jean-François), Mami, Michel Larue, Zoé, Emilie, Jean-Michel Stretta...

Je ne peux oublier de citer dans ces remerciements les professionnels de la pêche à La Réunion, qui, dans leur ensemble, ont largement participé au Programme Palangre Réunionnais et permis la tenue de la plupart des expérimentations et surtout la collecte de données fiables. Je ne peux citer tous les marins, mais mes pensées vont particulièrement à Francis Greval, qui nous a quitté trop tôt, et que j'aurais voulu remercier pour son soutien en début de programme...Je remercie aussi le Comité des Pêches de La Réunion pour son implication, et bien sûr en particulier Emmanuel Tessier, en lui souhaitant tout le meilleur pour la suite !

Je remercie aussi les professeurs et chercheurs de l'Université de La Réunion qui m'ont accueilli en poste d'ATER, et avec qui j'ai pu travailler, particulièrement Chantal et François Conand, Marc Soria, Matthieu Le Corre et généralement tous les enseignants et étudiants thésard du laboratoire d'Ecologie Marine.

L'équipe de l'Ifremer Nantes où j'ai pu terminer ma rédaction a aussi été très accueillante, et je remercie les chercheurs et thésard de (feu) MAERHA et du (nouveau) département EMH pour l'ambiance studieuse mais conviviale qui facilite grandement le travail d'un doctorant en fin de thèse...Un grand merci particulier à Laure Pequerie, sans qui je n'aurais sans doute pas réussi à boucler ma présentation orale dans les temps ! Je remercie aussi Annick Radenac de la Bibliothèque du Centre de Nantes, pour sa disponibilité et sa gentillesse, et ce depuis les tous débuts de thèse !

Je remercie aussi les chercheurs et étudiants de l'IREMIA à l'Université de La Réunion, pour leur aide et leur amitié, ainsi que les personnels de l'Université et du CROUS pour leur gentillesse...je ne peux citer tout le monde ici, mais qu'ils soient assurés de ma reconnaissance !

Je remercie aussi toutes les personnes, *camarade*, amis et *dalons* qui m'ont supporté pendant toutes ces années de labeur, et qui finalement, m'ont toujours soutenu et apporté leur amitié et plus encore : je citerai (dans le désordre !) Didier, Sophie, Elman, Ingrid et sa famille, Manu C., Doro, Perrine, Seb Mo, Jeff, Téo, Seb « Robinson », Khalid, Yannick, Stef et Sergio *linux gourous*, Cécric M., Flora, Marco, Yann LB, Yann LR et Hélène, Yo, Gwenn et Rosenn, Arnaud B, Kuma et Gilou, Manu T., Arno et Fannie et *tout lo bann kamarad Tapok*, Babou BJ, Gotié, Bibasse, Karole, Louis, Elisène, Doris, Wilfried, Agalys, Léo, Etienne, Ricardo, Olivier et Yunn, Milouze, Franck, Pascale et Estelle, Jean-Marc et les alters réunionnais, Sophie L., les cousines Flo, Caro (bravo à la nouvelle maman !), Mina et leurs parents... et tous les autres que j'oublie, excusez moi et merci ! ...Et un merci spécial et tendre pour Sylvie, qui a beaucoup contribué à une certaine sérénité indispensable à l'achèvement final de ce travail...

Je remercie aussi bien sûr mes frères pour leur soutien, Mathieu et particulièrement Benjamin, qui m'a accueilli chez lui à Nantes pendant les longs mois de rédaction finale, et qui m'a véritablement permis de boucler : merci frangin, je te revaudrai ça !

Enfin, je termine par ceux qui m'ont le plus apporté pendant ces années, à la fois par leur patience, leurs encouragements et leur aide morale et matérielle, et à qui je dédie ce travail : mes parents et ma mamie. J'ai aussi une pensée particulière aussi pour ma mémé, qui nous a quitté avant que j'ai pu finir...Malgré les difficultés qui ont jalonné la réalisation de cette thèse, j'espère qu'ils en seront tous tout de même fiers.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	8
1 ANALYSE DE LA PECHERIE A L'ESPADON DE LA REUNION.....	10
1.1 L'EXPLOITATION DE L'ESPADON	10
1.2 LE SUIVI DES CAPTURES ET DE L'EFFORT DE PECHE	18
1.3 LES OBSERVATIONS ENVIRONNEMENTALES PAR SATELLITE DES CONDITIONS DE PECHE.....	23
1.3.1 <i>Rappels sur la télédétection et l'imagerie satellitale</i>	23
1.3.2 <i>Echelles spatio-temporelle et indices retenus dans les variables environnementales</i>	26
1.3.2.1 Quelle correspondance spatiale entre les données de pêche et les données d'environnement ?.....	26
1.3.2.2 Quels indices et analyses pour représenter les systèmes frontaux ?	27
1.3.3 <i>Extractions des données environnementales aux positions de pêche</i>	30
1.4 ANALYSE EXPLORATOIRE DES RELATIONS ENTRE LES CAPTURES DE LA PECHERIE REUNIONNAISE ET LES VARIABLES D'EFFORT ET LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	33
1.4.1 <i>Statistiques descriptives des données de captures, d'effort et d'environnement</i>	33
1.4.2 <i>Méthodes d'analyse</i>	38
1.4.3 <i>Analyses préliminaires et sélections des variables</i>	43
1.4.4 <i>Résultats des ajustements aux modèles</i>	51
1.4.4.1 Modèle complet et modèles simples univariés.....	51
1.4.4.2 Modèles réduits	52
1.4.4.3 Discussion sur les ajustements	53
1.4.5 <i>Représentations graphiques des modèles</i>	57
1.4.5.1 Captures vs. variables d'effort.....	57
1.4.5.2 Captures et CPUE vs. facteurs environnementaux.....	62
2 COMPREHENSION DES CONDITIONS DE CAPTURES DE L'ESPADON ET HYPOTHESES SUR SON COMPORTEMENT ET SES DEPLACEMENTS	68
2.1 COMMENT EST CAPTURE L'ESPADON A LA PALANGRE ? COMPREHENSION DE LA VULNERABILITE.....	68
2.1.1.1 Un comportement actif de chasse au coucher du soleil	68
2.1.1.2 Le risque de perte des captures en fin de virage	72
2.1.1.3 Des interactions probables entre les espadons capturés	73
2.1.1.4 L'influence ambiguë de la luminosité.....	74
2.1.2 <i>Une approche de la vulnérabilité dans la dimension verticale</i>	77
2.2 OU EST CAPTURE L'ESPADON ? COMPREHENSION DE L'ACCESSIBILITE	81
2.2.1 <i>Des a priori très ancrés chez les pêcheurs...et des hypothèses chez les scientifiques</i>	82
2.2.2 <i>Une zone de reproduction ou d'alimentation ?</i>	86
2.2.3 <i>Une pêcherie de gradients ?</i>	89
2.2.3.1 Des indices observables sur les champs thermiques de surface.....	89
2.2.3.2 Des anomalies de hauteur d'eau témoins de la dynamique de la couche homogène	94
2.2.3.3 Des fronts chlorophylliens peu significatifs mais recherchés	97
2.2.4 <i>Une pêcherie associée aux accidents topographiques?</i>	98

3 MODELISATION DU COMPORTEMENTS ET DES DEPLACEMENTS DES GRANDS PELAGIQUES DANS L'OCEAN TROPICAL 104

3.1	ETAT DE L'ART DE LA MODELISATION SPATIALE EN HALIEUTIQUE	106
3.1.1	<i>Un formalisme « physique » : les modèles de diffusion-advection</i>	<i>108</i>
3.1.2	<i>L'approche « constructiviste » : les modèles individus-centrés</i>	<i>113</i>
3.1.2.1	Modèles individus-centrés génériques et questions « théoriques ».....	114
3.1.2.2	Modèles individus-centrés à environnement réaliste	117
3.1.3	<i>Des éléments de réflexion pour la modélisation des déplacements de l'espadon dans le sud-ouest de l'Océan Indien</i>	<i>120</i>
3.2	LE MODELE MUFINS- MULTI FISH INDIAN OCEAN SIMULATOR	121
3.2.1	<i>Le cahier des charges du modèle</i>	<i>121</i>
3.2.2	<i>Avant-propos logiciel.....</i>	<i>123</i>
3.2.2.1	JAVA, le langage de développement du modèle	123
3.2.2.2	MySQL, le système de gestion des données	125
3.2.3	<i>Les fondements « théoriques » de MUFINS.....</i>	<i>126</i>
3.2.3.1	Du modèle d'agent... ..	126
3.2.3.2	...au modèle multi environnemental	127
3.2.4	<i>Les solutions « techniques » de MUFINS</i>	<i>130</i>
3.2.4.1	L'accès aux données.....	130
	Accès aux données satellitales	130
	Accès aux données de positions des agents	131
3.2.4.2	Le maintien de l'intégrité des données et la gestion des conflits.....	132
3.2.4.3	La gestion du temps.....	134
3.2.5	<i>Le système conatif, la mise en œuvre des comportements.....</i>	<i>135</i>
3.2.5.1	Animats et comportements.....	135
3.2.5.2	Lignes de pêche et capture virtuelle.....	136
3.2.6	<i>L'utilisation du modèle MUFINS.....</i>	<i>138</i>
3.2.6.1	Les entrées du modèle	138
3.2.6.2	Les sorties du modèle.....	141
3.2.6.3	L'interface graphique	142

4 SIMULATIONS DE DEPLACEMENTS D'ESPADON DANS LE PAYSAGE OCEANIQUE TROPICAL DU SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN..... 145

4.1	ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES MOUVEMENTS INDIVIDUELS DE L'ESPADON	145
4.1.1	<i>Déplacements verticaux</i>	<i>146</i>
4.1.2	<i>Déplacements horizontaux</i>	<i>148</i>
4.2	SPECIFICATION DES COMPORTEMENTS: CHOIX METHODOLOGIQUES ET CODAGE PAR LA LOGIQUE FLOUE.....	153
4.2.1	<i>Séries, variables, termes et valeurs floues</i>	<i>154</i>
4.2.2	<i>Principes de déclenchement des règles selon la logique floue : le système d'inférence.....</i>	<i>156</i>
4.2.3	<i>Spécification des termes flous des variables antécédentes environnementales.....</i>	<i>161</i>
4.2.4	<i>Spécification des valeurs floues associées aux variables conclusion de trajectométrie</i>	<i>163</i>
4.2.4.1	Vitesse (orthokinésie).....	163
4.2.4.2	Changements de direction (klinokinesie).....	164
4.2.5	<i>La base des règles de comportement.....</i>	<i>165</i>

4.3	QUELQUES SIMULATIONS AVEC MUFINS	167
4.3.1	<i>Hypothèses comportementales et spécification des simulations</i>	167
4.3.2	<i>Paramètres de suivi et éléments de validation des simulations</i>	170
4.4	LES RESULTATS DE SIMULATIONS.....	174
4.4.1	<i>Simulations à échelle océanique</i>	174
4.4.2	<i>Simulations à méso-échelle</i>	182
4.5	QUELQUES ELEMENTS DE DISCUSSION.....	188
	CONCLUSION GENERALE	191
	ANALYSE EMPIRIQUE DE LA PECHERIE PAR L'UTILISATION DES DONNEES DE PECHE COMMERCIALES.....	191
	SYNTHESES ET HYPOTHESES SUR L'ECOLOGIE DE L'ESPADON	192
	MUFINS, UN SIMULATEUR INFORMATIQUE DES DEPLACEMENTS DES GRANDS PELAGIQUES	192
	VERS UN OUTIL DE DIALOGUE PECHEURS/SCIENTIFIQUES	193
	ANNEXE A : TABLEAUX RECAPITULATIFS DES STATISTIQUES D'AJUSTEMENT DES MODELES GAM	194
	ANNEXE B : LE REGIME DE MOUSSON DE L'OCEAN INDIEN ET SA ZONATION BIO- GEOGRAPHIQUE.....	200
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	204

Introduction

A La Réunion, la pêche maritime constitue une des principales ressources économiques après le tourisme et la culture de la canne à sucre. Le développement d'une pêcherie palangrière a permis depuis une quinzaine d'années de faire évoluer la profession vers une véritable activité créatrice de richesses à l'exportation, alors que la pêche était auparavant essentiellement artisanale et proposait des produits surtout destinés au marché local. Depuis 1991, une flottille constituée d'une trentaine de navires exploite ainsi les eaux du sud-ouest de l'océan Indien. En plus des améliorations techniques qui ont progressivement permis aux patrons pêcheurs réunionnais de mieux cibler l'espadon (*Xiphias gladius*), ces derniers bénéficient depuis plusieurs années de la possibilité d'utiliser des cartes satellitaires décrivant les paramètres océanographiques de la zone de pêche : des températures de surface essentiellement, mais aussi des anomalies de hauteur d'eau, des courants géostrophiques, de la couleur de l'eau et de la bathymétrie. Les pêcheurs utilisent cet outil satellital de manière empirique et après plusieurs années d'exploitation, il est désormais possible d'établir un bilan de ces évolutions technologiques pour la pêche réunionnaise.

A cet effet, il est important de pouvoir déterminer la part de la variabilité des pêches qui résulte des pratiques opérationnelles des pêcheurs de celle qui résulte des mouvements des poissons en rapport avec l'environnement, particulièrement l'environnement de surface décrit par les cartes satellitaires dont disposent les pêcheurs. L'espadon est une espèce dont nombre de caractéristiques sont encore très peu connues dans l'océan Indien : structure des stocks (existe-t'il une ou plusieurs sous-populations ? comment se distribuent les individus saisonnièrement ?), comportement et migrations influence de l'environnement et des facteurs d'effort de pêche sur les captures (quels éléments pour standardiser l'effort selon les techniques de pêche et la répartition spatio-temporelle de l'exploitation ?)... C'est grâce à des expériences de marquages¹ et marquages/recaptures de grande envergure, éventuellement associées à des études génétiques, que les traits d'histoire de vie de l'espèce dans l'océan Indien peuvent être mieux compris et que des éléments de réponse peuvent être apportés à ces questions. Malheureusement, aucune opération de ce type n'a encore pu être couronnée de succès dans la région...

Cette thèse propose une contribution à la compréhension de ces différents aspects de l'exploitation palangrière de l'espadon. A partir des seules données disponibles sur l'espèce, à savoir les données de captures, nous dégagerons de manière empirique les principaux effets des facteurs liés à l'exploitation et écologiques qui influent sur les abondances locales apparentes de l'espadon. Puis nous synthétisons les connaissances générales sur l'espèce afin de dégager plusieurs hypothèses cohérentes sur son comportement, en relation avec les problématiques exposées précédemment. Nous terminons enfin par une approche de modélisation de ces hypothèses, afin de simuler de manière la plus réaliste possible les déplacements individuels d'espadons artificiels dans le paysage océanique tropical décrit par les cartes satellitaires et exploité par les pêcheurs réunionnais.

La première partie du document présente une analyse empirique de la pêcherie réunionnaise, à partir des données récoltées lors du programme de recherche finalisé mené de 1998 à 2000. Après un bref historique de l'évolution de l'exploitation de l'espadon à La Réunion, nous proposons une liste de variables d'effort et de variables environnementales susceptibles de

1 Par des marques de type « archive » ou « intelligentes », qui enregistrent pendant une longue période les paramètres physiques (température, pression, voire orientation) du trajet du poisson sous l'eau

bien décrire les conditions de capture de l'espadon pour les 3602 opérations de pêche décrites dans la base de données de l'Ifremer. Les variables d'environnement sont principalement issues des cartes satellitaires mises à disposition par la station de réception SEAS² de l'IRD à La Réunion. Après une analyse préliminaire des variables, celles-ci sont confrontées aux résultats de pêche grâce à une modélisation statistique par GAM. Les objectifs des modèles testés sont de pouvoir proposer une hiérarchisation des influences respectives des facteurs opérationnels d'effort de pêche et des facteurs liés à l'environnement océanique sur la capturabilité de l'espadon par les palangres réunionnaises. Les résultats synthétiques de ces modèles et les représentations graphiques des principales relations significatives mises en évidence sont présentés et discutés.

La deuxième partie du document établit une synthèse des connaissances sur l'espadon et son exploitation à la palangre de surface. Les résultats des analyses GAM et une revue de la littérature nous permettent de discuter de la variabilité des résultats de pêche en comparant la situation de la pêcherie réunionnaise et l'océanographie de la zone Réunion par rapport aux autres pêcheries mondiales (Atlantique et Pacifique). Afin de mieux comprendre les déterminants de la capturabilité de l'espadon à la palangre, on analyse distinctement les facteurs liés aux pratiques des pêcheurs (vulnérabilité) de ceux liés à la répartition spatio-temporelle de l'espadon vis-à-vis de l'environnement océanique (accessibilité). En conclusion de cette partie, on établit une série d'hypothèses sur la structuration de la population d'espadon dans l'ouest de l'océan Indien, sur le comportement des individus qui la composent et sur leurs déplacements. A chaque hypothèse sont associés les paramètres satellitaires qui sont le plus susceptibles d'être impliqués et que nous utiliserons pour calibrer les comportements modélisés dans les parties suivantes.

La troisième partie propose d'abord une synthèse des modèles de comportement et de déplacement des grands pélagiques dans l'océan tropical hauturier. Les avantages et inconvénients des différentes approches sont synthétisés. Nous décrivons particulièrement les approches à formalisme physique et les approches « individus-centrées », qui proposent chacune de modéliser des systèmes de contrôle du comportement des grands pélagiques très différents. Il s'agit avant tout de dégager les caractéristiques que nous pourrions utiliser pour répondre aux questions posées en préambule de ce travail et d'envisager à quelle échelle spatio-temporelle peuvent être modélisés les comportements de l'espadon. Les principes de modélisation choisis sont ensuite exposés, d'après le cahier des charges établi en fonction des questions posées et des données disponibles. L'architecture informatique du modèle MUFINS développé dans le cadre de ce travail (**MU**lti **F**ish **I**ndian ocean **S**imulator) est alors détaillée, en distinguant les apports plus théoriques des choix méthodologiques qui gouvernent au codage informatique du logiciel.

La quatrième et dernière partie présente les résultats des simulations entreprises avec le modèle MUFINS pour explorer les hypothèses sur l'espadon et son exploitation dans l'océan Indien telles qu'elles ont pu être en partie formulées en conclusion de la deuxième partie.

Nous concluons enfin ce document par une synthèse générale de nos résultats de simulations. La pertinence de nos choix est discutée, ainsi que les perspectives d'utilisation de l'outil dans d'autres cadres d'analyse. Les apports de notre outil de simulation dans une possible meilleure gestion de l'exploitation palangrière sont enfin exposés.

² Surveillance de l'Environnement Assistée par Satellite

1 Analyse de la pêche à l'espadon de La Réunion

Afin de disposer d'éléments objectifs de discussion sur le comportement de l'espèce et les déterminants de sa capture, nous avons entrepris de confronter les résultats de pêche à l'espadon de la pêche réunionnaise aux données d'effort et d'environnement collectées à la même échelle spatio-temporelle pendant la période d'étude. Cette partie reprend ainsi la description générale de la pêche, des données disponibles et des analyses menées dans ce sens. Elle se termine par une discussion sur les déterminants opérationnels (effort de pêche) et environnementaux des captures.

1.1 L'exploitation de l'espadon

L'espadon (*Xiphias gladius*, Linnaeus, 1758 ; Figure 1.1) est une espèce d'intérêt halieutique ancien. Son exploitation est connue depuis au moins l'Antiquité en Méditerranée, depuis 2000 ans dans le Pacifique près des côtes nord-américaines, au Japon depuis plusieurs siècles et depuis les années 1600 en Amérique du Sud (Ward et Elscot, 2000). L'espèce a surtout été étudiée dans les zones où elle a été exploitée intensivement: Méditerranée (9% des captures mondiales en 1995, en chute depuis plusieurs décennies, d'après Folsom *et al.*, 1997), Atlantique Ouest le long des côtes nord-américaines, caraïbes et sud-américaines, Atlantique Est (toutes zones couvertes par l'ICCAT³ ; l'Atlantique représentant 41% des captures mondiales d'espadon en 1995, d'après Folsom *et al.*, 1997) et Pacifique (autour des grands systèmes de courant du Kuroshio, du Courant Est-Australien, du Courant Sud-Equatorial, du Contre-Courant Equatorial et du Courant de Californie, pour des captures atteignant 35% des captures mondiales en 1995).

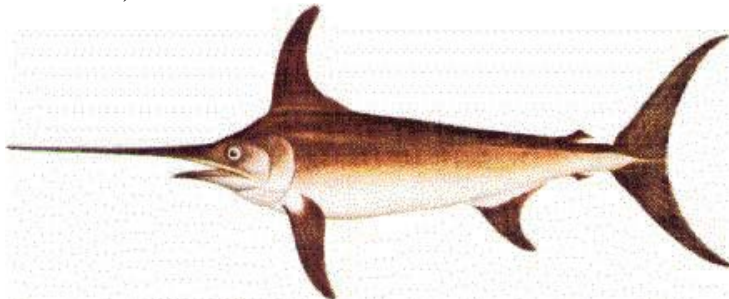


Figure 1.1 : L' espadon (*Xiphias gladius*)

Bien que 15% seulement des captures totales d'espadon provenaient de l'océan Indien en 1995 (soit un peu plus de 13 000 tonnes), cette région a ensuite constitué une des principales zones de développement de ce type de pêche au niveau mondial (de 2000 à 2004, la CTOI⁴ a estimé les captures d'espadon aux environs de 30 000 tonnes annuelles ; Figure 1.2).

³ International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas

⁴ Commission Thonière de l'Océan Indien (en anglais : Indian Ocean Tuna Commission)

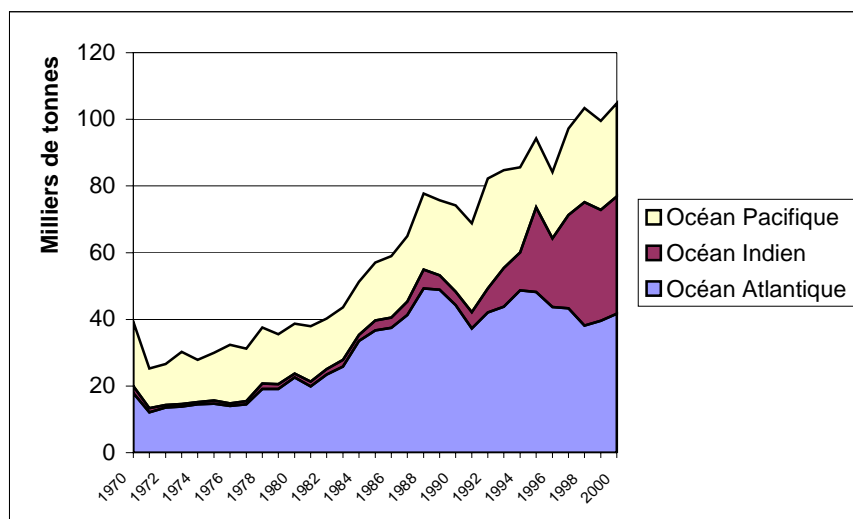


Figure 1.2 : Evolution des captures mondiales d'espadon par océan (source : FishStat Plus, FAO, 2003)

Initiée en 1991, la pêche palangrière réunionnaise est une pêche récente dans l'histoire de l'exploitation de l'espadon. Elle s'est spécialisée dans cette espèce très recherchée sur les marchés européen, japonais et américain. Ce dernier marché a de plus été rendu particulièrement attractif du fait des appels au boycott sur le territoire des Etats-Unis des espadons pêchés le long de la côte est-américaine, qui ont abouti en 1998 avec la campagne « *Give Swordfish A Break* »⁵. L'intérêt économique a donc motivé le ciblage de cette espèce par les opérateurs réunionnais, qui espéraient constituer ainsi une alternative commerciale aux pêcheries déjà en place qui commençaient à décliner, notamment en Atlantique Nord, où une baisse de la ressource était constatée depuis plusieurs années (Porter, 1999)...

Le lancement de la pêche réunionnaise a opportunément bénéficié des mesures de défiscalisation sur la construction de navires neufs dans les Départements d'Outre-Mer, mais aussi de la dynamique générale du secteur halieutique à La Réunion pendant les années 90 (Roos *et al.*, 1998). Depuis 1988, la mise en place d'un réseau de Dispositifs Concentrateurs de Poissons (DCP) autour de l'île avait incité à la professionnalisation d'un secteur traditionnellement marginal et mal considéré sur l'île (Ah-Nième, 1997). La meilleure maîtrise des techniques de pêche hauturière a ensuite incité les armateurs locaux à se lancer dans la « longline » (Encadré 1), à la suite de l'installation sur l'île d'un grand armement métropolitain.

⁵ "Laissez reposer l'espadon", Historique de la campagne sur : <http://www.seaweb.org/programs/swordfish/archive.html>

Encadré 1 : La longline, technique de pêche à l'espadon utilisée à La Réunion

La technique employée est la même pour tous les navires: la *palangre horizontale dérivante de surface* ou *longline*⁶. La palangre est constituée d'une ligne de nylon de 5 mm de diamètre (la « ligne mère »), déroulée en surface sur plusieurs dizaines de milles à partir d'une bobine dont le déroulement/enroulement est géré par un dispositif hydraulique (le « stockeur »). Sur cette ligne mère, des orins (ou « leaders ») de nylon d'un diamètre plus petit et de quelques brasses⁷ de longueur (entre 5 et 25 brasses maximum) sont attachées par les marins au cours de l'opération de déroulement de la ligne mère (ou « filage »⁸), grâce à des agrafes manuelles (les « snaps »). A l'extrémité de chaque orin est gréé soit une bouée assurant la flottaison de l'engin, soit un hameçon appâté, lesté si nécessaire.

Le schéma de la Figure 1.5 illustre la manière dont sont alternés avançons de bouées et d'hameçons. Un segment relie deux bouées successives (flotteurs intermédiaires), tandis qu'une section regroupe plusieurs segments (selon les pratiques propres à chaque patron). Cette technique de pêche nécessite de disposer sur le navire, outre de la grosse bobine de stockage de la ligne mère, d'enrouleurs de stockage des orins de bouées et de caisses d'orins d'hameçons sur le pont du navire. Elle est relativement simple à mettre en œuvre, et l'utilisation des agrafes manuelles la fait parfois qualifier de palangre « semi-automatique ».

Initialement ciblée sur les thonidés, la technique s'est rapidement adaptée à la capture des espadons par l'adoption de l'encornet comme appât, de filages réalisés le soir au coucher du soleil pour laisser la ligne dériver de nuit à faible profondeur, et l'utilisation des cyalumes (leurres luminescents attirant les proies de l'espadon⁹). Ces adaptations techniques vers un ciblage précis de l'espadon ont été entreprises dès les premières années de l'exploitation à La Réunion (1991-1994 ; Poisson *et al.*, 1998).

Les lignes de pêche sont gréées avec un nombre d'hameçons dépendant de la longueur de la ligne mère stockée, mais aussi de la place disponible sur le pont du navire pour accueillir les caisses d'avançons d'hameçons, et bien sûr des choix du patron pêcheur. Les filages les plus courts ne comportent que quelques centaines d'hameçons, mais les plus longs peuvent atteindre plus de 2000 hameçons. Les lignes de pêche ont une longueur comprise entre 10 et 50 milles nautiques, soit environ de 20 à 80 km de longueur en surface (Poisson et Guyomard, 2001).

Très rares sont les navires réunionnais utilisant un lanceur de ligne hydraulique (« shooter ») pour « projeter » la ligne hors de sa bobine de stockage en cours de filage, et permettre de lui donner du « mou » et de la faire couler en profondeur. La ligne mère est entraînée dans l'eau par la seule vitesse du bateau et la rotation de la bobine, ce qui la rend généralement très tendue en sub-surface, atteignant généralement des faibles profondeurs. La longueur de ligne déroulée du « stockeur » et la longueur de filage sont ainsi sensiblement identiques.

L'opération de remontée de la ligne à bord des navires (le « virage ») a lieu dès les premières heures du jour, et les captures sont traitées par les marins au fur et à mesure qu'elles se présentent le long de la ligne. Le temps de remontée à bord d'un espadon ou d'un thon dépend de l'état physique du poisson et de sa combativité, et c'est cette opération qui détermine le temps de virage.

⁶ Dans la suite du texte, le terme anglais sera employé par souci de concision.

⁷ Une brasses représente environ 1.80 m.

⁸ Le terme « filage » désigne par extension l'opération de pêche dans son ensemble (ex : « un filage a rapporté X espadons »).

⁹ Les encornets et petits poissons pélagiques qui migrent la nuit vers la surface au sein de la couche diffusante (cf. Encadré 3, p. 70)



Figure 1.3 : Un navire de la flottille réunionnaise (le « stockeur » est bien visible à l'arrière ; photo Ifremer Réunion)



Figure 1.4 : Remontée à bord d'un espadon à l'aide d'une gaffe ; une caisse d'avancions d'hameçons est visible au second plan (photo Ifremer Réunion)

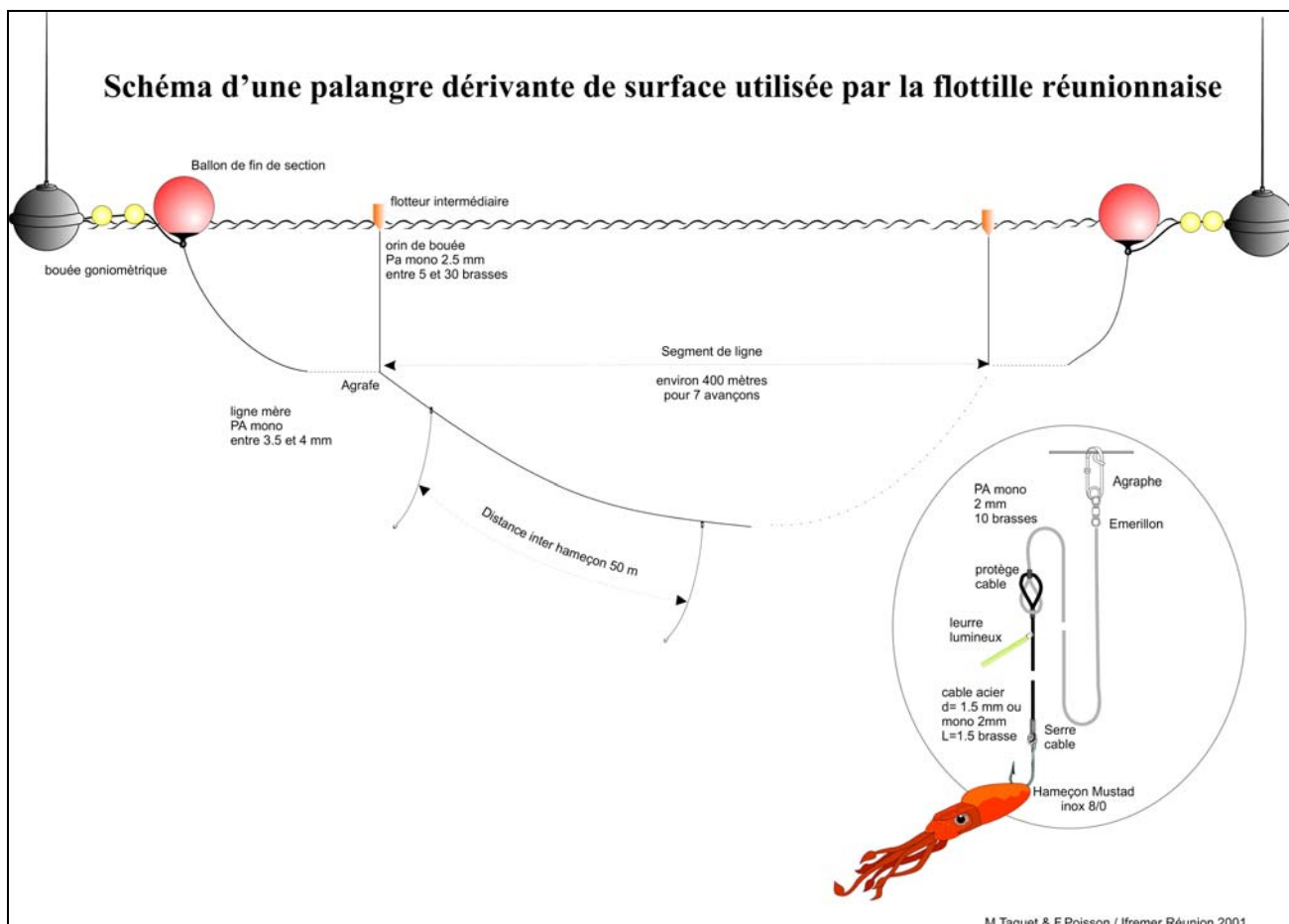


Figure 1.5 : Schéma du gréement d'une palangre horizontale dérivante de surface (" longline ") tel que pratiqué à La Réunion (source : M.Taquet/F.Poisson, Ifremer Réunion 2001)

Le matériel moderne a grandement facilité l'adoption de la technique par les marins réunionnais, des navires les plus petits jusqu'aux plus grands. Les navires de la flottille sont longs de 9 à 25 m. Les petites unités ne peuvent effectuer de marées de plus de 15 jours et débarquent leurs captures en frais, tandis que les plus grosses peuvent exploiter de plus vastes zones de pêche en congelant le produit de leurs captures.

La flottille réunionnaise a connu deux phases de développement depuis 1991. Une première phase a été caractérisée par l'arrivée de grands navires de plus de 16 mètres (catégorie appelée « segment 2 » de la flottille), capables d'effectuer des marées de plus de 15 jours et disposant de capacités de stockage en frais et congelé des captures. En parallèle, la politique volontariste des collectivités locales a aidé au développement du segment des petits navires (« segment 1 », navires de moins de 16 mètres). En 1998, la flottille se composait d'une trentaine d'unités, pour moitié du segment 1 et du segment 2. Depuis 1999, les plus grandes unités se sont progressivement délocalisées vers d'autres zones de pêche, dans le Pacifique notamment, et le segment 1 devient majoritaire, avec une augmentation du nombre de navires neufs (Figure 1.7).

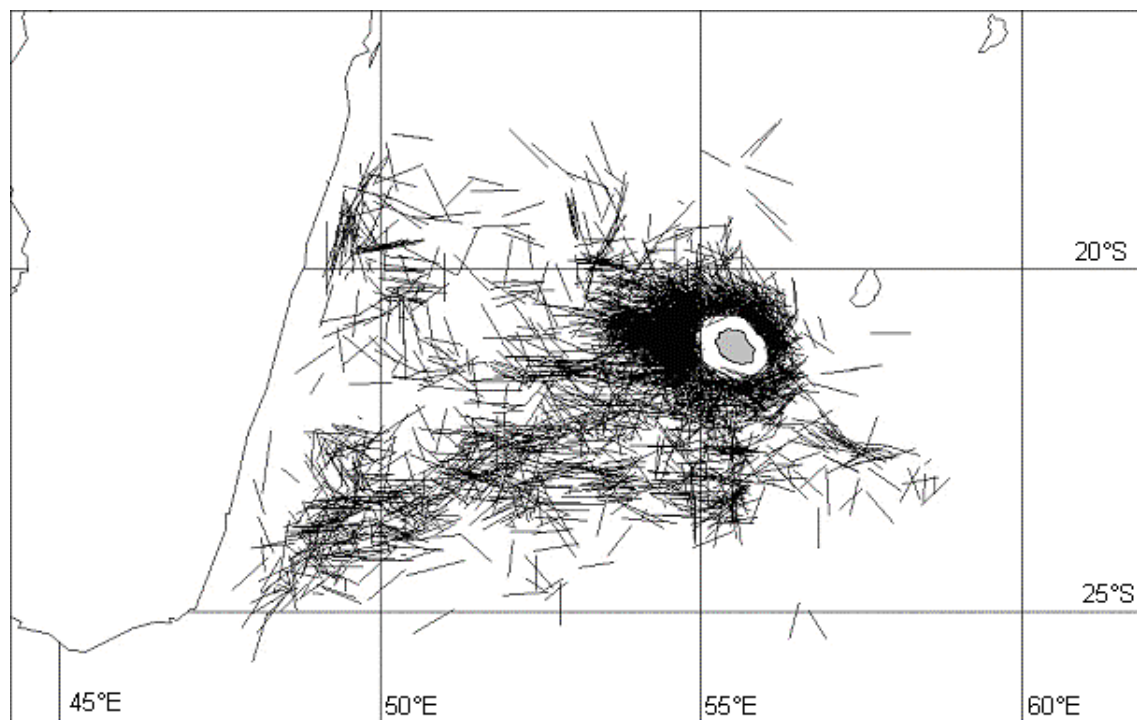


Figure 1.6 : Représentation des filages de la base de données palangrière de l'Ifremer situés dans notre zone d'étude, entre 1998 et 2000

En 2000, le segment artisanal était composé d'environ 23 navires (contre moins de 10 navires du segment 2), ce qui a eu pour conséquence de concentrer l'effort de pêche autour de La Réunion. Entre 1998 et 2000, environ 4 millions d'hameçons ont été ainsi mis à l'eau annuellement par la flottille (Poisson, 2001), essentiellement autour de La Réunion (Figure 1.6), c'est à dire dans un milieu océanique pélagique strict. Volcan émergé issu d'un point chaud perçant le plancher océanique profond, l'île de La Réunion, est en effet caractérisée par l'absence totale de plateau insulaire.

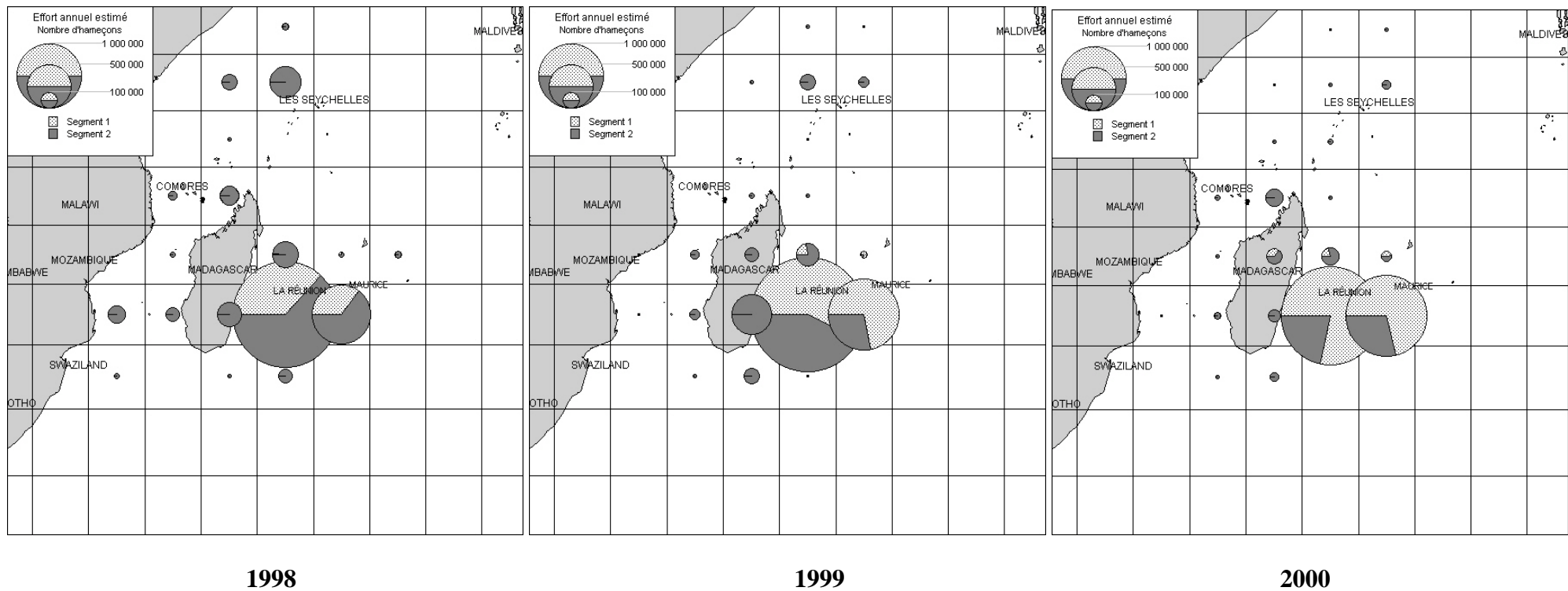


Figure 1.7 : Extension géographique de la pêche réunionnaise ciblant l'espadon et nombre d'hameçons filés ; le segment 1 décrit les navires les plus petits de la pêche (moins de 16 mètres), le segment 2 les plus gros (plus de 16 mètres ; source : F. Poisson, Ifremer Réunion)

Le développement de la palangre réunionnaise ciblée sur l'espadon s'est inscrit dans une phase de croissance soutenue des débarquements d'espadon dans l'océan Indien depuis le début des années 1990 (Folsom *et al.*, 1997). Des opérateurs se sont installés aux Seychelles, aux Comores et à Madagascar, bénéficiant notamment de l'expérience et de la technicité acquises à La Réunion. Concomitamment à ce développement régional, les flottilles palangrières asiatiques (Taiwan, Japon surtout) exploitant le sud-ouest de l'océan Indien depuis les années 1970, se sont mises à cibler de plus en plus l'espadon, en utilisant des leurres lumineux et en pratiquant des filages nocturnes. En plus de cet accroissement d'effort ciblé sur l'espadon, déjà préoccupant pour une ressource encore très peu étudiée dans l'océan Indien, il existe des captures non reportées officiellement par les flottilles asiatiques et certaines flottilles des états riverains, estimées non négligeables par la CTOI (Figure 1.8). L'espèce est ainsi passée d'une situation de stock quasi vierge dans les années 1980 à une forte exploitation actuelle dans l'océan Indien, ce qui ne manque pas d'inquiéter les scientifiques en charge de la gestion des populations d'espadon dans l'océan Indien (IOTC, 2002).

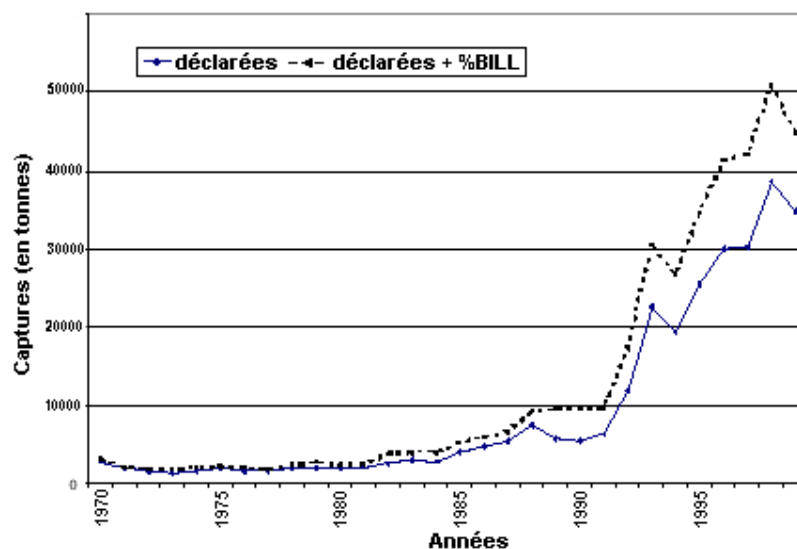


Figure 1.8 : Evolution des captures d'espadon estimée par la CTOI (les captures totales – courbe noire- sont estimées à partir des captures déclarées –courbe bleu- et du pourcentage de poissons porte-épées -%BILL- , majoritairement des espadons, observés dans les captures globales déclarées, toutes espèces confondues)

Du fait du développement de l'effort de pêche, les captures réunionnaises d'espadon ont augmenté de manière rapide entre 1993 (278 tonnes) et 1998 (2076 tonnes), puis chuté significativement en 1999 (1926 tonnes) et 2000 (1741 tonnes ; Poisson, 2001). Outre l'inquiétude légitime des acteurs économiques réunionnais, la tendance générale d'augmentation de l'exploitation dans l'océan Indien n'est pas non plus pour rassurer les gestionnaires de la ressource.

Dans ce contexte de développement rapide de la pêche et de tendances globales inquiétantes (les débarquements réunionnais apparaissent décroissants alors que les captures dans l'océan Indien augmentent toujours), le Programme Palangre Réunionnais (PPR) a été mis en œuvre dans le but de récolter de meilleures connaissances sur les caractéristiques biologiques de l'espèce ciblée et d'apporter des éléments d'aide à la gestion de cette ressource par l'établissement et le suivi d'indicateurs pertinents.

1.2 Le suivi des captures et de l'effort de pêche

Plusieurs actions de recherche/développement ont ainsi été menées de 1998 à 2000 afin d'assurer le suivi scientifique et technique de l'exploitation palangrière (Poisson et Taquet, 2001). Les informations halieutiques recueillies en routine par l'administration des pêches ont été complétées par la collecte régulière des carnets de pêche auprès des patrons pêcheurs (Poisson, 2001) et par l'estimation de plusieurs paramètres techniques (profondeur des lignes, heures des captures) grâce à des expérimentations embarquées (Poisson et Reynaud, 2001).

Localisées dans la zone de pêche privilégiée des opérateurs réunionnais, là où se sont concentrés les navires depuis 1998, les opérations de pêche situées entre les latitudes 18 et 25°S, et les longitudes 47 et 59°E (qu'on appellera par la suite « zone Réunion ») constituent l'échantillon privilégié pour nos travaux (Figure 1.6). Seules ces opérations ont en effet pu bénéficier d'une collecte régulière de carnets de pêche auprès des patrons pêcheurs réunionnais. Les données de pêche de la flottille espagnole ayant opéré à la même période dans les eaux du Canal du Mozambique et celles de la flottille seychelloise qui complètent la base de l'Ifremer (Poisson, 2001) ne comprenaient que les positions des lignes et les captures. Ces données provenaient des groupes de travail de la CTOI, constituant ainsi un jeu de données étendu par rapport aux seules données réunionnaises. La distribution et la collecte régulière de carnets de pêche auprès des patrons réunionnais a par contre permis de constituer une base plus détaillée et précise, dont le protocole d'échantillonnage et de suivi a été présenté en détail par Poisson (2001). La collecte de ces données a été entreprise grâce à une relation de confiance entre les chercheurs de l'Ifremer et les professionnels de la pêche (patrons et armateurs), ce qui est un gage de fiabilité des informations recueillies. Celles-ci ont fait l'objet d'un effort de collecte soutenu de 1998 à 2000, complété par une phase de vérification, de mise en forme et d'analyse. Chaque carnet de pêche remis par les patrons pêcheurs contient les informations de une ou plusieurs marées (sorties en mer de 1 à plus de 15 jours). Au cours de chaque marée, les navires effectuent un filage tous les soirs. Généralement à la fin du filage, les patrons pêcheurs reportent les données concernant l'effort de pêche: positions et heures de début et fin de filage, nombre d'hameçons filés, nombre de cyalumes utilisés, longueur des orins de bouées. Cette variable a été établie à partir d'une moyenne des longueurs d'avançons utilisés par les marins à chaque section de palangre (quelques centaines d'hameçons, entre deux bouées/ballons dites « de section »; Encadré 1), établie sur la longueur totale de la ligne de pêche. Le lendemain, à la fin du virage de la ligne, les patrons pêcheurs reportent les heures et positions de virage, puis les captures en nombre total de poissons. Les captures ne sont ni sexées ni mesurées.

Aucun plan d'échantillonnage formel n'a été établi pendant la période 1998-2000: il s'agissait de récupérer le maximum de carnets de pêche possible auprès des pêcheurs, en allant tous les jours au débarquement des navires rencontrer les marins (recensement le plus exhaustif possible). La base de données de l'Ifremer a ainsi reporté 56% en 1998, 57% en 1999 et 36% en 2000 de l'ensemble des marées effectuées par la flottille réunionnaise (Poisson, 2001), soit une moyenne de 39,5% sur les années. 3602 filages ont été comptabilisés dans la zone Réunion entre le début 1998 et la fin 2000, soit 79% de l'ensemble des filages répertoriés (Poisson et Guyomard, 2001). Seuls quelques filages (cf. 2.2.2,p. 86) ont pu bénéficier des mesures biométriques systématiques des espadons capturés.

Les carnets de pêche remplis par les patrons pêcheurs dans la zone Réunion comportent systématiquement les valeurs des captures de l'ensemble des espèces pêchées. Ces espèces sont constituées principalement d'espadon (42% des captures totales, soit 34874 individus entre 1998 et 2000), mais aussi de thons (thon germon *Thunnus alalunga*– captures saisonnières-, thon albacore *Thunnus albacares* et thon obèse ou patudo *Thunnus obesus*,

représentant respectivement 22%, 7% et 7% des captures totales) et d'une vingtaine d'autres espèces (Poisson, 2001 ; dorades coryphènes *Corypheana hippurus*, requins dont peau bleu *Prionace glauca* et pointe blanche du large *Carcharinus longimanus*, marlins dont marlin bleu *Makaira mazara*, etc, représentant 22% des captures totales). A titre de comparaison, Young et al. (2000) ont mené une analyse similaire auprès de 139 opérations de pêche sur la côte est-australienne dans le Pacifique Ouest, entre mai 1997 et mars 1999. A la latitude de la région de Mooloolaba (vers 28°S, en limite australe de la zone Réunion), ils avaient recensé 1021 poissons, répartis entre 33 espèces (espadon 28%, albacore 22%, thon obèse 12%, germon 9%, soit au total 70% des captures, le reste étant constitué de requins et autres). Encore plus sud vers 35°S, les auteurs avaient recensé 297 poissons, constitués de 23 espèces (albacore 73%, germon 7%, thon obèse 2%, le reste comprenant des requins et d'autres espèces dont et seulement 3 espadons). Ces deux régions sont situées sensiblement plus sud que la zone de pêche réunionnaise et la composition des captures est comparable, mais la comparaison tend à montrer que la pêcherie réunionnaise est plus ciblée sur l'espadon.

En l'absence de mesures télémétriques d'estimation directe (aériennes ou acoustiques : Josse *et al.*, 2000 ; Marchal *et al.*, 1998), les captures constituent le seul échantillon de la population totale d'espadons disponible pour en estimer l'abondance. Le nombre d'hameçons constitue l'indice d'effort nominal le plus couramment employé pour la palangre dérivante de surface. Les CPUE sont alors exprimées en nombre d'individus capturés pour 1000 hameçons. Les rendements annuels moyens en espadons ainsi exprimés montrent une baisse significative (près de 50%) dans les premières années d'exploitation (processus de recherche de zones riches), puis une stabilisation relative (autour de 8 espadons/1000 hameçons) au cours des trois dernières années concernées par notre étude, correspondant à une phase de pleine exploitation, voire de surexploitation locale en fin de période (Poisson, 2001 ; Figure 1.9). Cette évolution suit le profil typique d'une pêcherie naissante à la palangre pélagique. De plus, les mêmes auteurs ont montré que le nombre d'hameçons moyen par filage a convergé vers des valeurs comprises entre 1000 et 1500 hameçons, et ce, pour tous les types de navires de la flottille, illustrant l'homogénéisation des techniques employées par les marins.

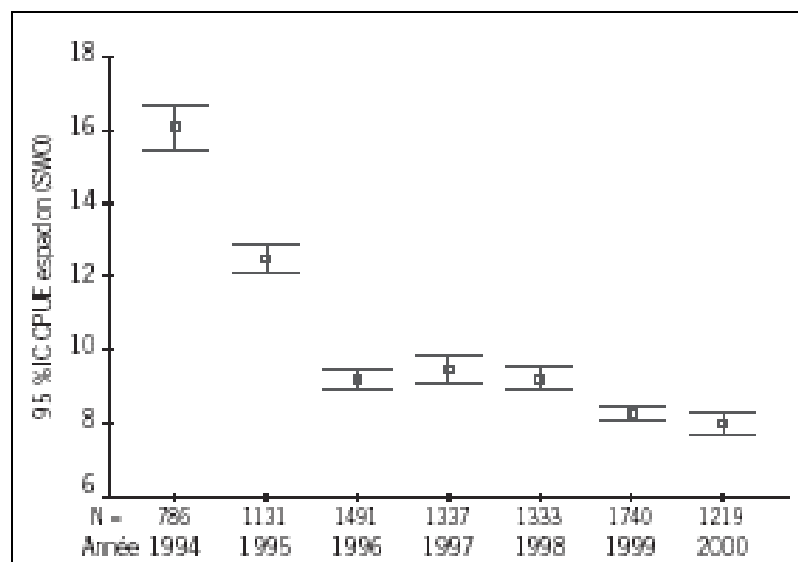


Figure 1.9 : Evolution annuelle des rendements moyens (en nombre d'espadons capturés pour 1000 hameçons) entre 1994 et 2000 (Poisson, 2001)

Ces derniers calculent en effet souvent les rendements de pêche à partir des captures par kilomètre de ligne mise à l'eau, le nombre d'hameçons restant quasi invariant entre chaque filage mais la longueur de ligne pouvant varier selon les conditions, et donc vraisemblablement l'intervalle entre hameçons. La longueur de ligne et la vitesse de filage ne sont malheureusement pas reportées en routine sur les carnets de pêche. La longueur de ligne filée peut alors être estimée à partir des données disponibles de deux manières : soit la distance géographique entre les positions de début et de fin de filage (la ligne étant très tendue en sub-surface –Encadré 1-), soit la longueur déduite des heures de début et de fin de filage et d'une estimation extérieure des vitesses de filage pratiquées. A la suite d'une expertise des conditions pratiques de pêche (Bach, *comm. pers.*), c'est la distance géographique entre les points de début et de fin de filage qui a été retenue par Poisson et Guyomard (2001). Des abaques reliant la vitesse de filage théorique avec la longueur de la ligne filée et le nombre d'hameçons utilisé ont alors pu être proposés aux pêcheurs (Figure 1.10 et Figure 1.11). L'intervalle de distance moyen entre deux hameçons a été aussi calculé d'après cette méthode (longueur de ligne filée / nombre d'hameçons).

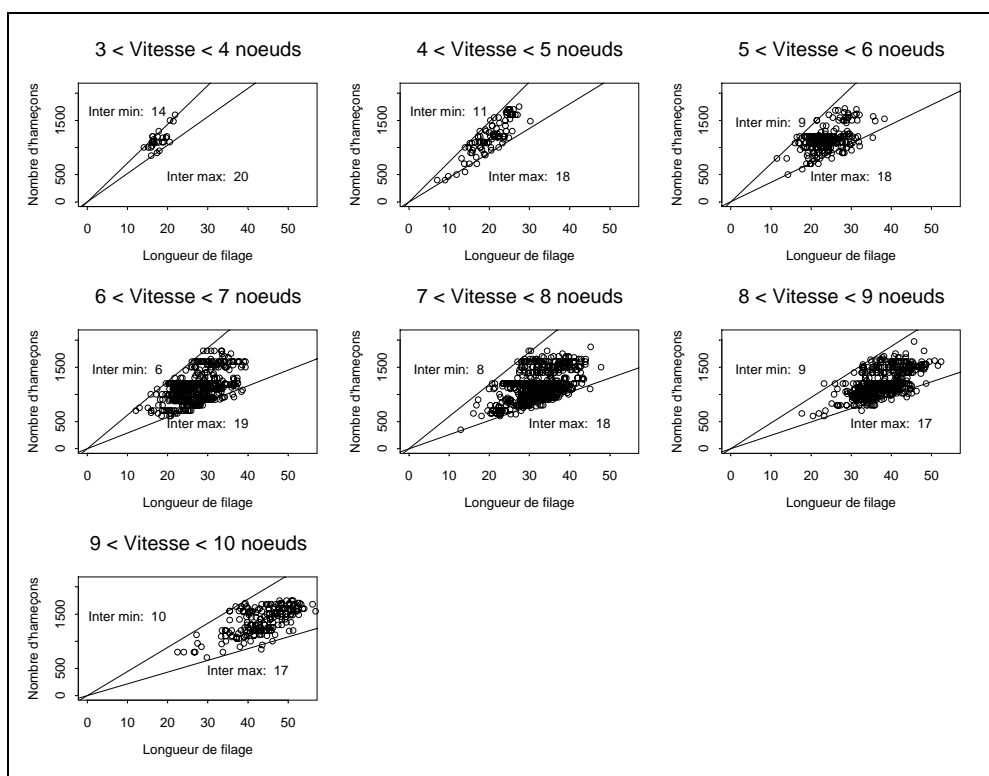


Figure 1.10 : Abaques empiriques reliant la longueur de ligne au nombre d'hameçons filés par les navires réunionnais, selon la vitesse de filage

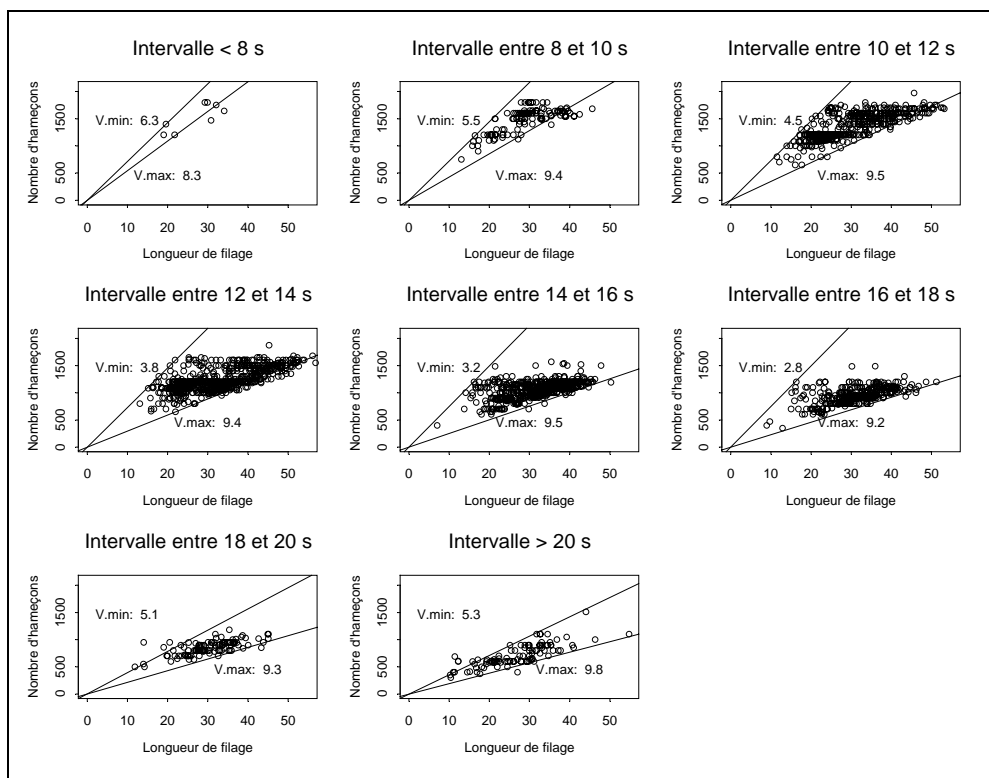


Figure 1.11 : Abaques empiriques reliant la longueur de ligne au nombre d'hameçons filés par les navires réunionnais, selon l'intervalle de temps entre deux hameçons

Outre les paramètres directement retenus par les pêcheurs et l'administration des pêches, plusieurs autres éléments mis en œuvre par les pêcheurs lors du déploiement de l'engin influencent l'efficacité de la pêche et donc les indices d'abondance (Polacheck, 1991; Boggs, 1992). Cette composante de la capturabilité (ou puissance de pêche locale selon Gascuel, 1995) peut être expliquée à partir de facteurs mesurables de la technique palangrière, reportés en routine dans les carnets de pêche, pour chaque opération de pêche : nombres d'hameçons et longueur de ligne, mais aussi heures de filage, durées de filage et de virage, intervalle inter-hameçons, longueur des orins de bouées¹⁰, nombre d'hameçons déployés entre deux leurres lumineux successifs (Poisson et Guyomard, 2001).

Indépendamment des paramètres d'effort de pêche, les horaires de lever et de coucher de soleil et de lune doivent aussi être pris en compte, le calendrier lunaire ayant été souligné par plusieurs auteurs comme déterminant pour les captures d'espadon (Carey et Robison, 1981; Draganik et Cholyst, 1986). Ces données sont issues des calculs du logiciel EPROC 2.4 du site Internet de l'IMCCE¹¹ à la position du Port de la Pointe des Galets à La Réunion. L'intervalle de temps entre le début de chaque filage et les heures de coucher du soleil et de lever de la lune (à partir du lever de lune le plus proche de l'heure de filage) a été calculé.

¹⁰ Cette longueur a toutefois été estimée de manière très approximative comme la moyenne des différentes longueurs employées par les marins pour chacune des sections de leur ligne de pêche (Figure 1.5), celles-ci pouvant être très variables d'une section à l'autre...

¹¹ Institut de Mécanique Céleste et de Calcul des Éphémérides (URL : <http://www.imcce.fr/>)

Un indice de luminosité lunaire a aussi été proposé, qui tient compte de la surface de la lune éclairée et de l'évolution du cycle lunaire aux dates de pêche considérées (Tableau 1.1): on a décidé de décaler les indices d'une durée correspondante à un demi-quartier, afin de considérer des périodes lunaires centrées sur la nouvelle lune (surface éclairée nulle), les quartiers (premier et dernier : 50% de la surface éclairée) et la pleine lune (100% de la surface éclairée). Cet indice qualitatif suit donc l'évolution des jours lunaires mais regroupe des périodes d'une durée d'environ une semaine plus homogènes d'un point de vue de l'intensité lumineuse transmise par l'astre lunaire. Les indices 2 et 4 (lune croissante autour du 1^{er} quartier et lune décroissante autour du 3^{ème} quartier), de même intensité lumineuse, n'ont pas été regroupés afin de conserver l'effet de croissance/décroissance dans les interprétations.

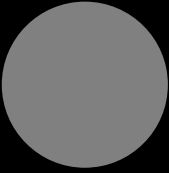

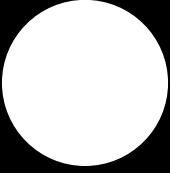

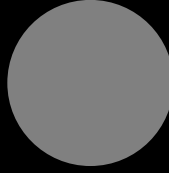
					
Nouvelle lune jour lunaire 1	Premier quartier jour lunaire 8	Pleine lune jour lunaire 15	Dernier quartier jour lunaire 22	Nouvelle lune jour lunaire 1	
4 ^{ème} qu.	1 ^{er} quartier	2 ^{ème} quartier	3 ^{ème} quartier	4 ^{ème} quartier	1 ^{er} qu..
Indice = 1 jour lunaire 27...	Indice = 2 jour lunaire 5...	Indice = 3 jour lunaire 12...	Indice = 4 jour lunaire 20...	Indice = 1 jour lunaire 26...	

Tableau 1.1 : Indices de luminosité établis à partir des jours lunaires et correspondance avec les quartiers lunaires

Même si la plupart des 3602 filages de la base Ifremer sont renseignés pour tous ces paramètres liés à l'effort de pêche, certaines données sont manquantes pour diverses raisons (imprécision ou incohérence des valeurs reportées par les marins, erreur de saisie dans la base de données, etc...). Le Tableau 1.3 récapitule le nombre de filages pour lesquels chaque variable est effectivement renseignée.

1.3 Les observations environnementales par satellite des conditions de pêche

Parallèlement au travail de suivi des opérations de pêche, l'IRD (ex-ORSTOM) a participé au PPR pour ce qui est de la collecte, la mise en forme et la restitution de données satellitales décrivant l'environnement océanographique de surface de la zone de pêche palangrière. Cette information se base sur la réception de données issues de la télédétection satellitale en océanographie. Ces données ont permis d'étudier l'influence de cet environnement de surface sur les pêches réunionnaises.

1.3.1 Rappels sur la télédétection et l'imagerie satellitale

Les capteurs et observations océanographiques satellitaires (leur précision, les sources d'erreurs afférentes éventuelles) utilisés dans le cadre du PPR ont été décrits par Desruisseaux *et al.* (2001a). Des cartes à renouvellement périodique ont ainsi pu être produites et mises à disposition des chercheurs dans le cadre du PPR. Ces cartes sont caractérisées par une résolution spatiale et une périodicité de renouvellement propre à chaque paramètre. Le format de ces cartes est en général un format *raster*, c'est à dire qu'elles sont constituées de pixels (d'une dimension géographique définissant justement la résolution spatiale du paramètre), lesquels sont renseignés par la valeur du paramètre à sa position longitude/latitude.

Les observations satellitaires concernent les paramètres océanographiques suivants :

- La température de surface (*Sea Surface Temperature* ou SST) ;
- Les anomalies de hauteur d'eau (*Sea Level Anomalies* ou SLA) ;
- Les courants géostrophiques, dérivés de la SLA (composantes méridienne -nord-sud- et zonale -est-ouest-) ;
- Le contenu chlorophyllien (chlorophylle de type « a »), ou couleur de l'eau ;
- La bathymétrie (issue de l'analyse gravimétrique globale de Smith et Sandwell, 1997).

Le Tableau 1.2 récapitule les principales caractéristiques des observations océanographiques utilisées dans notre étude.

Paramètre	Unité	Périodicité (en jours)	Résolution spatiale (en minutes d'angle et kilomètres à 20°S)	Disponibilité ⁽¹⁾ Nombre de filages renseignés	Qualité des données ⁽²⁾
SST	°C	1 / 5*	1 minute 1.84 km	1998-1999	< 50%
SLA / courants géostrophiques	cm / cm.s ⁻¹	10 / 10**	15 minutes 27.52 km	Janvier 1998-Août 2000	100 %
Chlorophylle-a	mg.m ⁻³	8 / 8***	5 minutes 9.18 km	1998-2000	100 %
Bathymétrie Sandwell	m	-	2 minutes 3.67 km	-	100%

⁽¹⁾ Période effective de collecte et de traitement des données satellitaires

⁽²⁾ Pourcentage estimé des cartes effectivement exploitables

* les cartes sont renouvelées tous les jours, à partir des images satellitaires collectées sur les 5 derniers jours

** les données ne sont effectivement disponibles que tous les 10 jours, et la valeur correspondante à un filage sera choisie à partir de la carte disponible la plus proche du jour de pêche.

*** idem, tous les 8 jours

Tableau 1.2 : Les données satellitaires disponibles

L'utilisation du paramètre de vorticité (ou de pompage d'Ekman) pour repérer les zones de tourbillon à petite échelle (<10 km), est une piste qui a été envisagée dans notre étude mais abandonnée du fait des imprécisions dans le calcul de ce paramètre.

Les paramètres océanographiques définis par télédétection satellitale permettent de décrire une océanographie de surface à grande échelle et de suivre sa dynamique temporelle dans la dimension horizontale : c'est de le cas de la SST pour les champs thermiques de surface, de la couleur de l'eau pour les champs de chlorophylle, etc... La SLA permet par contre de disposer aussi d'une description de la dynamique verticale. La SLA est en effet liée à la dynamique de la couche de mélange superficielle dans son ensemble, et pas seulement à celle de la surface : les valeurs positives de SLA indiquent la présence d'une « bosse » à la surface mais consécutivement un approfondissement de la thermocline, lié à l'existence d'un courant tourbillonnaire descendant (« downwelling »), alors que les valeurs négatives de SLA témoignent à l'inverse d'un « creux » à la surface océanique et d'une remontée de la thermocline (« upwelling », d'après Bakun, 1996).

Outre les valeurs locales observées, les cartes satellitales permettent de disposer d'une information complémentaire sur la structure spatiale des champs de surface des différents paramètres. Lorsque ces variations spatiales sont intenses, c'est à dire lorsque une zone relativement restreinte de l'espace géographique décrit par la carte (un ensemble de pixels proches) est caractérisée par des gradients élevés, les océanographes ont coutume de définir une « zone frontale » (Percy, 1991). Elles séparent souvent des masses d'eau de caractéristiques différentes qui se mélangent difficilement. Selon que le paramètre satellital est la SST ou le contenu chlorophyllien par exemple, on parle de « front thermique » ou de « front de chlorophylle ». Certaines zones de l'océan sont caractérisées par la présence pérenne de telles structures frontales, tandis que d'autres sont beaucoup plus fugaces. L'imagerie satellitale permet de pouvoir détecter ces fronts de surface à partir des cartes à renouvellement périodique, et d'en suivre l'évolution dans le temps et l'espace (Petit *et al.*, 1994). Depuis très longtemps et de manière empirique, les pêcheurs associent fortement la productivité halieutique d'une région océanique à la présence de ces structures contrastées. Des réponses biologiques très fortes sont associées à ces processus de circulation et de mélange (Yoder *et al.*, 1994), particulièrement pour les thons tropicaux (Fiedler et Bernard, 1987 ; Power et May, 1991) et les écosystèmes pélagiques en général (Olson *et al.*, 1994).

Afin de disposer d'un outil d'analyse objective des gradients de surface, nous avons appliqué un opérateur (ou filtre) d'analyse d'image sur l'ensemble des cartes disponibles. L'opérateur classiquement employé pour les cartes satellitales océanographiques, particulièrement sur la SST (Herron *et al.*, 1989), est un opérateur dit de convolution, l'opérateur de Sobel, spécialisé dans la détection de frontières (« *edge detection* », Encadré 2).

Encadré 2 – L'opérateur de Sobel de définition de gradients

Le filtrage spatial d'une image consiste à appliquer une opération au niveau du pixel élémentaire en tenant compte de son environnement (pixels voisins). Les filtres linéaires remplacent chaque pixel par une valeur égale à une somme pondérée de ses voisins (*convolution*). Les *noyaux* (ou *masques*) de convolution sont des matrices dont la taille dépend du voisinage (3 x 3, 5 x 5, 7 x 7). Ce sont donc toujours des matrices carrées et ayant un nombre de lignes et de colonnes impair.

L'opérateur de Sobel (Herron *et al.*, 1989) calcule l'intensité du vecteur de gradient de l'image dans deux directions orthogonales. Pour cela :

1. Il effectue deux opérations de convolution sur l'image source. Une convolution détecte les frontières dans une direction, l'autre dans la direction orthogonale (les deux masques appliqués sont présentés à la Figure 1.12) ; ces deux convolutions aboutissent à deux images intermédiaires.
2. Il élève au carré les valeurs des pixels des deux images intermédiaires, pour aboutir à deux images intermédiaires supplémentaires.
3. Il calcule alors la racine carrée des deux dernières images formant ainsi l'image finale.

-1.0	-2.0	-1.0
0.0	0.0	0.0
1.0	2.0	1.0

Masque vertical

1.0	0.0	-1.0
2.0	0.0	2.0
1.0	0.0	-1.0

Masque horizontal

Figure 1.12 : Les valeurs des masques de gradient de l'opérateur de Sobel 3 x3 non linéaire

En prenant comme exemple la configuration de la Figure 1.13, on peut ainsi donner comme approximation de la valeur du gradient à la cellule z₅ le résultat de l'opération suivante :

$$\text{Gradient } z_5 \approx | (z_1+2z_3+z_9) - (z_1+2z_2+z_3) | + | (z_3+2z_6+z_9) - (z_1+2z_4+z_7) |$$

où les z_i sont les valeurs des paramètres dans les pixels voisins du pixel considéré.

z ₁	z ₂	z ₃
z ₄	z ₅	z ₆
z ₇	z ₈	z ₉

Figure 1.13 : Configuration des pixels z₁ à z₉

L'opérateur de Sobel non linéaire consiste ainsi à remplacer chaque pixel par une valeur égale à une fonction non-linéaire de ses voisins, ce qui permet de ne privilégier aucune direction particulière. L'opérateur de Sobel non linéaire est un filtre de type « passe-haut » (qui applique en fait une opération dérivée sur l'image) permettant de faire du contourage extérieur par transitions verticale et horizontale.

Tout changement brutal dans la fréquence d'une image sur une surface relativement petite est défini comme une frontière. Les deux masques assurent en fait une amplification des frontières. L'opérateur de Sobel extrait toutes les frontières d'une image, dans toutes les directions, de manière robuste et relativement objective. L'image résultante apparaît comme le contour omnidirectionnel des objets de l'image originale (Figure 1.14).

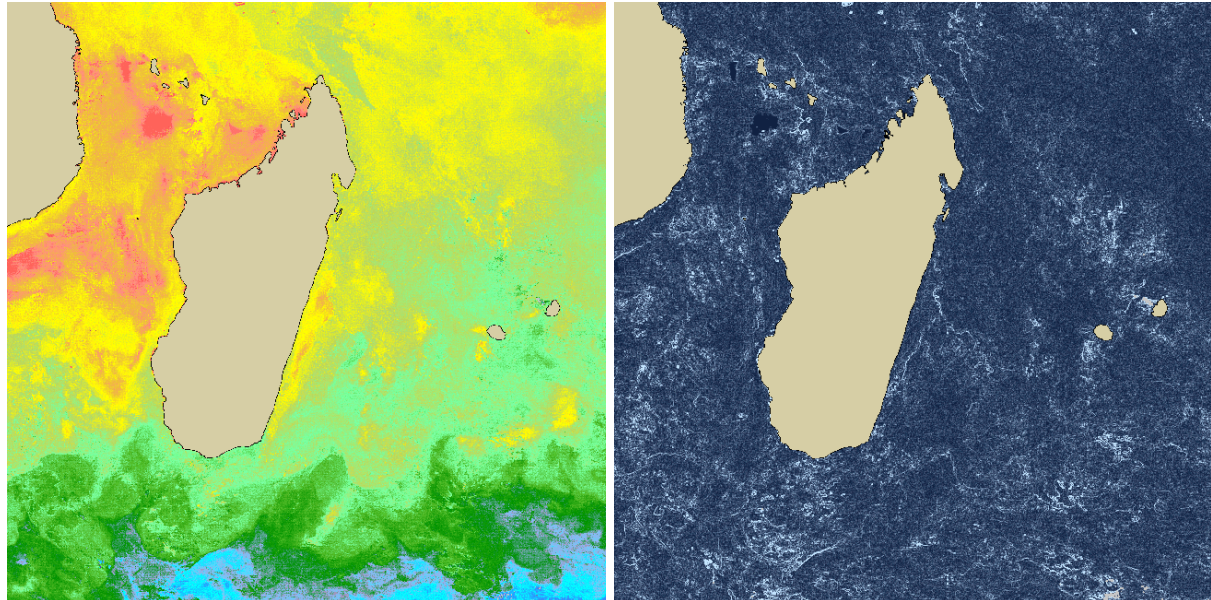


Figure 1.14 : Illustration de la transformation d'une carte de SST (à gauche) par l'opérateur de Sobel (à droite ; les couleurs claires correspondent aux valeurs de gradient élevé)

Les études portant sur les associations entre pêches d'espadon et structures frontales utilisent toutes l'opérateur de Sobel pour traiter les données satellitales (Podesta *et al.*, 1989 ; Bigelow *et al.*, 1999 ; Young *et al.*, 2000). Certains auteurs ont en plus proposé des traitements complémentaires, qui sont discutés ci-après.

1.3.2 Echelles spatio-temporelle et indices retenus dans les variables environnementales

Ces choix sont importants notamment vis à vis de la précision des données de pêche. Nous nous sommes appuyés sur la littérature existante pour les déterminer.

1.3.2.1 Quelle correspondance spatiale entre les données de pêche et les données d'environnement ?

Podesta *et al.* (1993) ont été les premiers auteurs à étudier l'association entre les températures de surface issues de la télédétection satellitale et les captures d'espadon, dans le cas de la flottille palangrière est-américaine qui utilise aussi la longline. Leur zone d'étude était l'Atlantique Nord-Est, au niveau du talus continental, une zone exploitée pour l'espadon par des pêcheries américaine et canadienne depuis au moins 1840, et extrêmement bien suivie par satellite. Le problème principal des études de corrélations statistiques entre la distribution du poisson et les conditions environnementale est le manque de données physiques et biologiques collectées simultanément et à l'échelle spatio-temporelle appropriée. Dans l'étude de Podesta *et al.* (1993), les données de pêche utilisées avaient été reportées à partir de carnets de pêche de navires américains et étaient donc précises, et seuls les filages ciblés sur l'espadon (plus de 50% de captures en espadon avec plus de 50% des hameçons équipés de

cyalumes) avaient été conservés dans les analyses. Toutefois, l'imprécision liée à la longueur de la ligne mère (30-40 km) et à sa dérive pendant la nuit avaient été soulignée par les auteurs comme un inconvénient pour l'interprétation des résultats.

De la même manière, Bigelow *et al.* (1999) ont étudié les effets de différents paramètres environnementaux obtenus par satellite sur les taux de capture de l'espadon et du requin peau bleue (*Prionace glauca*), dans le cas de la pêcherie américaine à la longline autour de Hawaïi. Les auteurs ont ainsi soulevé le problème de la localisation des données de captures : eux aussi ne disposaient que d'un point de localisation au début de filage et d'un point au virage. L'ordre de précision des données était alors celui de la longueur moyenne de ligne, soit environ 60 km, ce qui a influé sur la qualité de leurs interprétations.

Young *et al.* (2000) ont pu les premiers s'affranchir de ces problèmes de correspondance d'échelle spatiale, grâce à une expérimentation embarquée spécialement dédiée à l'étude des relations entre captures et environnement, le long de la côte est-australienne. D'après les auteurs, les précédentes études d'association pêche/environnement, du même type que celles menées par Laurs *et al.* (1984), Fiedler et Bernard (1987), Power et May (1991), ou plus particulièrement pour l'espadon capturé à la palangre par Podesta *et al.* (1993) et Bigelow *et al.* (1999), ont démontré l'existence d'effets significatifs mais ont toutes été confrontées à des problèmes liés à la résolution spatiale des données. En effet, le rayon d'action des lignes de pêche est généralement de l'ordre de 50 km, parfois jusqu'à 100 km. Les facteurs environnementaux à grande échelle (phase lunaire, vitesse du vent...) ne posent que peu de problèmes, mais d'autres facteurs environnementaux peuvent varier à une échelle plus locale: température, salinité, couleur de l'eau... A cet effet, Young *et al.* (2000) ont utilisé une sonde de fluorescence afin de calibrer les données satellitales par des prélèvements *in situ*. Température, salinité et fluorescence (couleur de l'eau) ont ainsi pu être mesurées et suivies, à la fois par les prélèvements et à partir de cartes satellitales. Deux navires avaient ainsi été équipés et les caractéristiques de l'eau lors des captures individuelles de poissons avaient été relevées. Young *et al.* (2000) avaient fait l'hypothèse que chaque filage était relativement stable horizontalement sur la base du fait que même si la ligne bouge, elle bouge dans la direction des courants principaux en restant dans la même masse d'eau. Seules les données océanographiques issues de la sonde pendant la période de virage avaient été utilisées. Chaque ligne avait été divisée en segments d'environ 200 hameçons et les taux de capture par segment avaient été analysés.

1.3.2.2 Quels indices et analyses pour représenter les systèmes frontaux ?

Pour tenir compte de l'importance de la structuration spatio-temporelle des champs de surface, Podesta *et al.* (1993) avaient défini trois variables liées aux SST, dont la valeur de la température absolue, la valeur du gradient horizontal et la distance au « front » le plus proche pour chaque ligne de pêche. Les auteurs ont en effet décidé d'identifier de manière subjective les structures océaniques frontales, à partir de leur propre expertise: ils ont pour ce faire rehaussé à la main les pixels alignés caractérisés par de fortes valeurs de gradients, re-dessinant ainsi des structures qu'ils ont définies comme étant des « fronts thermiques de surface ». Ces auteurs avaient d'ailleurs souligné que le choix d'un intervalle spatio-temporel inadapté était aussi une importante source d'incertitude dans la définition d'un front, et qu'elle était elle-même de fait très sujette à caution... Young *et al.* (2000) avaient aussi introduit la définition de fronts établis d'après les cartes obtenues par l'opérateur de Sobel sur les cartes de SST mais rehaussés « à la main » après expertise des auteurs. Ils avaient enfin défini un indice de distance à ces fronts dans leur analyse. La définition de ces fronts est toutefois très subjective. Afin de disposer d'une description la plus objective des gradients, les cartes obtenues par l'opérateur de Sobel ont été utilisées sans modification.

Bigelow *et al.* (1999) avaient noté que, du fait de la non-linéarité du calcul de l'opérateur de Sobel (Herron *et al.*, 1989), il n'était pas possible de l'interpréter comme une variation spatiale des champs de SST. Ainsi, plutôt que de parler de gradient spatial de SST, les auteurs avaient défini l'«*énergie frontale*» comme la norme des vecteurs composés par les composantes zonale et méridienne des valeurs de l'opérateur de Sobel, valeur que les cartes de convolution permettent de restituer directement (Figure 1.14). Puisque nous avons souhaité utiliser l'opérateur de Sobel dans nos analyses pour la SST, mais aussi la SLA, les courants géostrophiques, la bathymétrie et la chlorophylle, nous ne reprendrons pas ce terme «*d'énergie frontale*» mais lui préférons celui de «*gradient*».

En plus des indices sur la distance au front le plus proche ou liés à l'intensité et au nombre de phénomènes frontaux (la «*fronticité*»), il a aussi été envisagé d'introduire des considérations temporelles dans la définition d'indices environnementaux. Il est en effet fréquent qu'en milieu tropical hauturier, les effets de maturation des masses d'eau (Stretta, 1990), notamment le décalage entre les pics de production primaire et le développement des réseaux trophiques, puissent prendre de plusieurs jours à plusieurs semaines (Longhurst, 1998). Dans ce cas, ce ne sont pas les valeurs des paramètres environnementaux au jour de pêche qui sont décisives, mais vraisemblablement les valeurs des jours, voire des semaines précédentes. Podesta *et al.* (1993) avaient ainsi défini un indice de persistance frontale correspondant à la durée de vie du front en nombre de jours. Toutefois, l'identification du moment où un front était considéré comme disparu est tout autant subjective que l'identification initiale des fronts évoqués plus haut. Bigelow *et al.* (1999) avaient introduit les variations temporelles de SST pour décrire le mouvement des isothermes à l'endroit donné d'un filage et celles de l'énergie frontale comme la tendance de l'évolution du front. Si Podesta *et al.* (1993) n'avaient pas obtenu de résultats très probants avec leur indice de persistance frontale, Bigelow *et al.* (1999) avaient notamment pu distinguer dans leurs résultats des différences entre les deux espèces étudiées (espadons et requins), selon leurs affinités respectives¹² pour les systèmes frontaux : là où les requins semblaient privilégier les fronts en dynamique d'établissement, les espadons étaient plus présents dans les captures de filages établis dans des zones de fronts se désagrégant. Ces résultats tendent à montrer que la maturation des masses d'eau, particulièrement en zone frontale, a vraisemblablement un effet positif sur la présence ou la capturabilité de l'espadon.

Pour aller au delà des indices descriptifs «*statiques*», Constantin de Magny *et al.* (2001a) ont analysé les données de pêche des pêcheries espagnole (Canal du Mozambique), seychelloise (autour de l'archipel des Seychelles) et réunionnaise (zone Réunion) durant la période 1998-2000 et les effets décalés dans le temps des variables environnementales caractérisant les positions de pêche. Le nombre d'hameçons utilisés étant le seul paramètre d'effort disponible, l'analyse consistait à croiser les valeurs de captures et de CPUE avec les valeurs de différentes observations environnementales extraites de cartes satellitales (Figure 1.15). Les extractions étaient faites au jour de pêche (jour J), mais aussi aux jours précédent et suivant la pêche (J-20, J-15, J-10, J-5, J+5, J+10, J+15, J+20), et toujours au milieu des positions de filages. Ces observations environnementales considérées avec des décalages temporels étaient extrêmement corrélées entre elles : en un point de l'océan, la valeur de SST par exemple au jour J était en effet très dépendante des valeurs aux jours, voire aux semaines précédentes. Cette inertie des observations ne

Les effets de ces paramètres étaient ainsi très similaires sur les captures et les corrélations statistiques très peu probantes (Constantin de Magny *et al.*, 2001b). Plusieurs éléments permettent d'interpréter ce manque de significativité. Le fait d'abord que la dimension des

¹² en termes de meilleures captures et CPUE

captures et CPUE (associées à une ligne de pêche) ne correspondait pas à la dimension des extractions environnementales (en un point) a vraisemblablement occulté l'existence de relations entre l'abondance relative des espadons et la configuration environnementale. De plus, les auteurs ont considéré des modèles linéaires, ce qui n'est peut-être pas le plus approprié du fait de la complexité des phénomènes en jeu. Ensuite, du fait du grand nombre de paramètres (SST, SLA, gradients géostrophiques, chlorophylle et tous les décalages temporels...), les termes d'interaction étaient trop nombreux, rendant l'interprétation difficile et les résultats peu significatifs. Enfin, la définition des décalages temporels était vraisemblablement trop limitée: un décalage de 20 jours par rapport à la pêche ne permet pas de vraiment intégrer l'historique de la maturation des masses d'eau, surtout dans la zone Réunion, où la réponse biologique aux phénomènes physiques prend plusieurs semaines (Longhurst, 1998 ; cf. Annexe B, p. 200). De plus, pendant cette période de plusieurs semaines, les frontières des masses d'eau évoluent beaucoup et l'extraction environnementale à la position de pêche peut alors ne plus avoir aucune signification puisque la pêche aura pu se faire dans une masse d'eau aux caractéristiques complètement différentes. Les relations statistiques observées n'ont alors plus de signification écologique.

A la suite de ces résultats à l'échelle de l'océan Indien occidental, et en tirant les enseignements des précédentes études menées sur la pêche palangrière exploitant l'espadon, nous avons décidé de proposer un schéma différent pour les extractions environnementales que nous avons utilisées dans la suite de nos analyses.

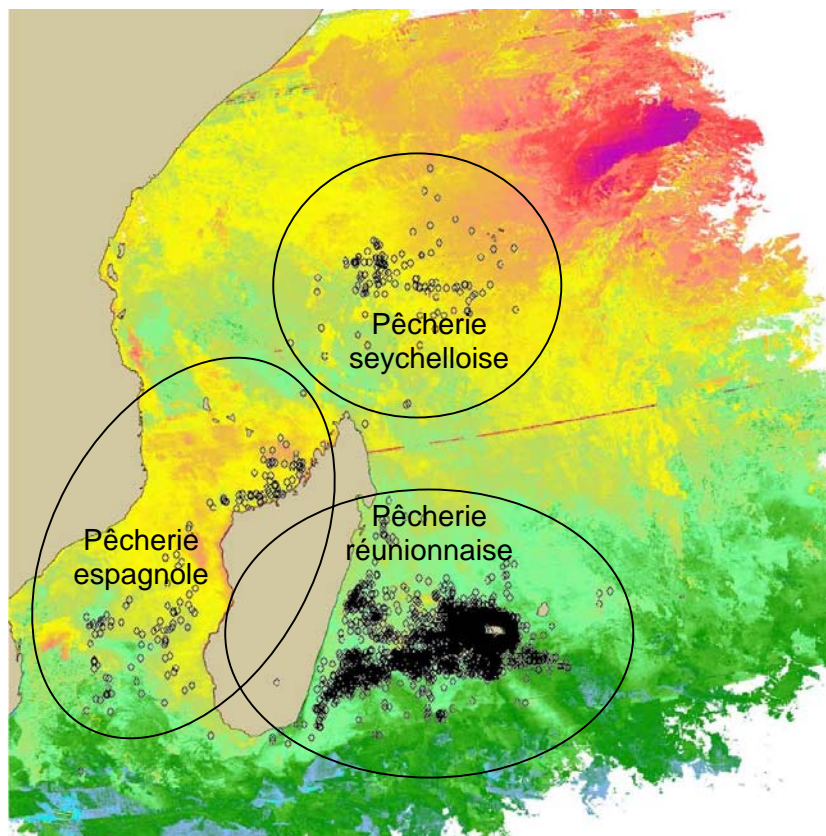


Figure 1.15 : Distribution des positions de filages du jeu de données régional exploité par Constantin de Magny et al. (2001a et b)

1.3.3 Extractions des données environnementales aux positions de pêche

Afin de disposer d'informations environnementales que l'on puisse associer aux positions des palangres, nous utilisons les extractions des cartes satellitales de l'IRD réalisées par Desruisseaux *et al.* (2001b). Pour chaque jour de pêche, ont été utilisées les cartes de paramètres « bruts » (ex : SST, SLA, composante zonale du courant géostrophique, composante méridienne....) et les cartes issues du filtre de convolution. Pour chaque ligne de pêche, cinq valeurs ont été extraites des cartes satellitales aux positions de début de filage, de fin de filage, de milieu de ligne, de premier et de dernier quart de ligne (Figure 1.16). Les valeurs intermédiaires ne sont évidemment pas pertinentes dans le cas de filages curvilignes, et ces extractions ont ainsi été uniquement conservées pour les 2915 filages considérés comme rectilignes par l'approche experte proposée par Poisson et Guyomard (2001) (Figure 1.10 et Figure 1.11). Pour décrire le contexte environnemental de chaque ligne pour chaque paramètre « brut » (sans considérer la configuration spatiale des champs de surface pour chacun d'entre eux), on a décidé arbitrairement de ne conserver que la valeur extraite en milieu de ligne, par souci de limiter le nombre de variables introduites et de ne pas utiliser de moyenne géographique (sans signification physique) des valeurs extraites.

Par contre, de ces cinq valeurs, plusieurs indices ont été établis, afin de rendre compte le mieux possible de la présence ou non de discontinuités environnementales *aux alentours* et *le long* de chaque ligne de pêche. Deux indices a priori complémentaires et indépendants rendent compte de ces variations spatiales des valeurs de surface :

1. la valeur maximale des cinq valeurs de gradients le long de la ligne : on extrait ainsi de la carte issues du filtre de convolution la composante maximale des gradients qui entourent la ligne de pêche (*aux alentours*); c'est une information intégrée géographiquement dans les deux dimensions, qui permet de vraiment de la présence de structures frontales; concernant la SST par exemple, on dénommera cet indice « *Mgr.SST* » (pour « Maximum de Gradient de SST »); ainsi, selon l'exemple de la Figure 1.16 :

$$Mgr.SST = \max(grSST_i)_{i=1}^5$$

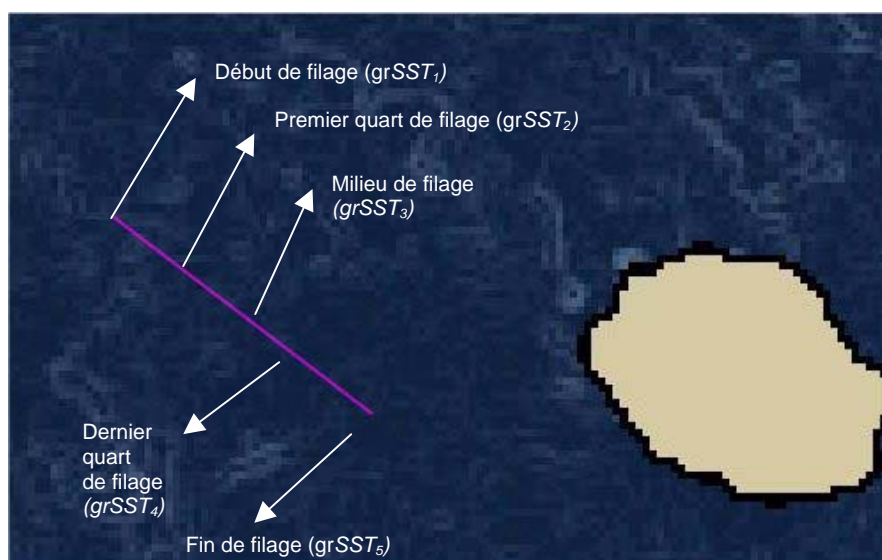


Figure 1.16 : Illustration des extractions environnementales des lignes de pêche (les valeurs *grSST_i* sont les 5 valeurs extraites de la carte de convolution de SST correspondante)

2. la différence absolue (ou amplitude) maximale entre les cinq valeurs des paramètres « bruts » : les différences entre les cinq valeurs extraites sont calculées deux à deux et on ne conserve que la valeur absolue maximale de ces dix valeurs (parfois moins, si les cinq positions ne sont pas renseignées, ce qui est possible du fait des « trous » de données existant dans les cartes satellitaires) ; on obtient ainsi un indice sur les discontinuités que traversent la ligne de pêche (*le long* de la ligne), intégrant l'information le long du filage ; ainsi, si une ligne de pêche est filée en travers d'une telle discontinuité environnementale, l'indice calculé sera proportionnel à la variation de la valeur du paramètre le long de la ligne ; concernant la SST par exemple, on dénommera cet indice « *DSST* » (pour « Différence maximale des valeurs de SST ») ; ainsi, selon l'exemple de la Figure 1.17 :

$$DSST = \max_{i \in [1;5], j \in [1;5]} |SST_i - SST_j|$$

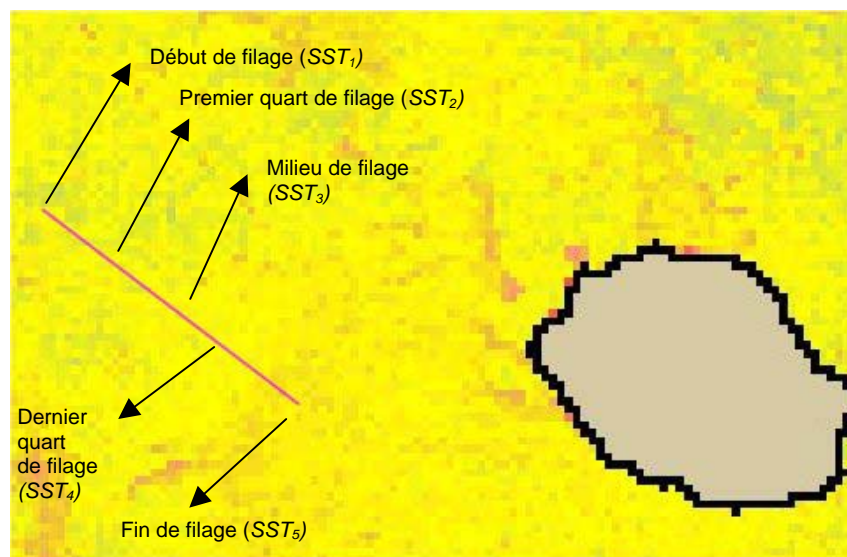


Figure 1.17 : Illustration des extractions environnementales des lignes de pêche (les valeurs SST_i sont les 5 valeurs extraites de la carte de SST correspondante)

Les variables d'effort (dites « opérationnelles ») et d'environnement que nous avons ainsi calculées pour les 3602 filages étudiés sont rassemblées dans le Tableau 1.3. On remarquera que tous les filages ne sont pas intégralement renseignés concernant toutes les variables définies. La longueur de filage et l'intervalle de distance moyen entre hameçons sont les variables d'effort les moins renseignées (2915 filages), du fait du filtrage des conditions pratiques de pêche. Les extractions des données environnementales n'ayant été réalisées que pour ces filages définis « en ligne », les variables environnementales issues de ces extractions sont moins nombreuses. Les variables issues de la SST et de la chlorophylle sont les moins bien renseignées (jusqu'à 1877 filages pour la SST ou 1775 filages pour le maximum de gradient de chlorophylle), du fait de l'absence de cartes de SST en 2000 et la présence de larges zones sans données (à cause des nuages) sur les cartes de chlorophylle.

Variables		Définition	Nb filages	Unité	Moyenne	Minimum	Maximum
Descripteurs de l'activité de pêche	SWO	Captures d'espardon	3602	-	9.68	0	82
	ALB	Captures de thon germon	3602	-	5.08	0	101
	YFT	Captures de thon albacore	3602	-	1.64	0	23
	BET	Captures de thon patudo	3602	-	1.55	0	35
	CAPTOT	Captures totales	3602	-	22.89	0	136
	nbham	Nombre d'hameçons filés	3602	-	1210	300	2610
	lstick	Nombre d'hameçons entre 2 leurres lumineux successifs	3080	-	3.05	2	8
	longlead	Longueur moyenne des leaders de bouées	3449	brasses	13.6	5	30
	filage	Longueur de ligne filée	2915	km	56.14	14.05	117.94
	interham	Intervalle de distance moyen entre deux hameçons successifs	2915	m	48.51	25.01	96.74
	dt1	Durée du filage	3552	jour	4.34	1.67	10
	dt2	Durée de dérive	3445	jour	8.05	1.41	15.25
	dt3	Durée de virage	3273	jour	7.92	1.42	17.17
	dtot	Durée totale de l'opération	3124	jour	20.37	9	32.43
	hdebfil	Heure de début de filage (0 = minuit, 0.99=23h59)	3595	-	0.74	0	0.99
diffSoleil	Intervalle de temps entre l'heure de début de filage et le coucher du soleil	3595	jour	29.13	-345	515	
diffLune	Intervalle de temps entre l'heure de début de filage et le lever de lune le plus proche	3595	jour	-303.66	-1337	504	
Variables environnementales	jourlun	Jour lunaire du filage	3602	-	-	1	30
	lune	Indice lunaire	3602	-	-	1	4
	profondeur	Bathymétrie au milieu du filage	2904	m	-4018	-5464.52	-1489.32
	chloro	Contenu de chlorophylle au milieu du filage	1999	mg.m ⁻³	0.095	0.034	0.41
	SST	Température de surface au milieu du filage	1877	°C	26.44	21.90	30.80
	SLA	Anomalie de hauteur d'eau au milieu du filage	2904	cm	-3.61	-31.69	20.73
	U	Composante zonale (est-ouest) du courant géostrophique au milieu du filage	2904	cm.s ⁻¹	3.06	-45.69	48.32
	V	Composante méridienne (nord-sud) du courant géostrophique au milieu du filage	2904	cm.s ⁻¹	0.70	-68.59	44.81
	Dprof.	Amplitude de profondeur le long de la ligne	2904	m	808.16	12.30	2975.29
	Mgr.prof.	Valeur maximale du gradient de profondeur le long de la ligne	2904	m	1727.43	89.44	6866.56
	Dchloro	Amplitude de contenu chlorophyllien le long de la ligne	2062	mg.m ⁻³	0.027	0.0001	0.85
	Mgr.chloro	Valeur maximale du gradient de contenu chlorophyllien le long de la ligne	1775	mg.m ⁻³	0.11	0.009	2.51
	DSST	Amplitude de température de surface le long de la ligne	1884	°C	0.79	0	6.16
	Mgr.SST	Valeur maximale du gradient de température de surface le long de la ligne	1893	°C	2.61	0	22.80
	DSL A	Amplitude de l'anomalie de hauteur d'eau le long de la ligne	2904	cm	3.21	0.045	26.02
	Mgr.SLA	Valeur maximale du gradient de l'anomalie de hauteur d'eau le long de la ligne	2904	cm	23.76	3.67	88.06
	DU	Amplitude de la composante zonale du courant géostrophique le long de la ligne	2904	cm.s ⁻¹	7.44	0.14	63.26
	Mgr.U	Valeur maximale du gradient de la composante zonale du courant géostrophique le long de la ligne	2904	cm.s ⁻¹	58.39	8.09	239.84
DV	Amplitude de la composante méridienne du courant géostrophique le long de la ligne	2904	cm.s ⁻¹	10.68	0.25	79.87	
Mgr.V	Valeur maximale du gradient de la composante méridienne du courant géostrophique le long de la ligne	2904	cm.s ⁻¹	70.52	13.50	246.29	

Tableau 1.3 : Variables d'effort et environnementales considérées dans les analyses : notation, définition, valeurs moyennes et extrema ; le nombre de filages pour lesquels cette variable est renseignée est également reporté

1.4 Analyse exploratoire des relations entre les captures de la pêcherie réunionnaise et les variables d'effort et les variables environnementales

A La Réunion, l'abondance de l'espadon est une question qui concerne tous les acteurs de la filière. Caractériser les influences respectives des facteurs opérationnels et environnementaux est un élément d'interprétation de l'évolution des captures de la pêcherie. Outre les différences entre navires et patrons de pêche qui utilisent des techniques différentes, les abondances locales dont témoignent les captures dépendent vraisemblablement de la configuration environnementale de la zone de pêche. A la lecture de la Figure 1.9 (p. 19), il est clair qu'après plusieurs années d'exploitation de la population d'espadons autour de La Réunion, l'abondance locale a sensiblement diminué. Simpson et Walsh (2004) ont pu mettre en évidence qu'en cas d'abondances locales plus faibles, les relations statistiques entre les captures et les conditions les plus favorables de l'environnement étaient plus fortes. Ils confirmaient ainsi l'hypothèse de Mac Call (1990) selon laquelle les individus ont tendance à se « concentrer » dans ces zones favorables. Notre objectif dans cette partie est de proposer une analyse exploratoire objective des relations entre captures et CPUE d'espadon et conditions de pêche, notamment en estimant les contributions respectives des facteurs d'effort et d'environnement océanique.

1.4.1 Statistiques descriptives des données de captures, d'effort et d'environnement

L'observation de la distribution des captures issues des 3602 filages retenus, fortement dissymétrique pour toutes les espèces capturées (Figure 1.18), exprime le ciblage de la pêcherie sur cette espèce : c'est pour l'espadon que l'on observe le moins de filages avec des captures nulles ou très faibles.

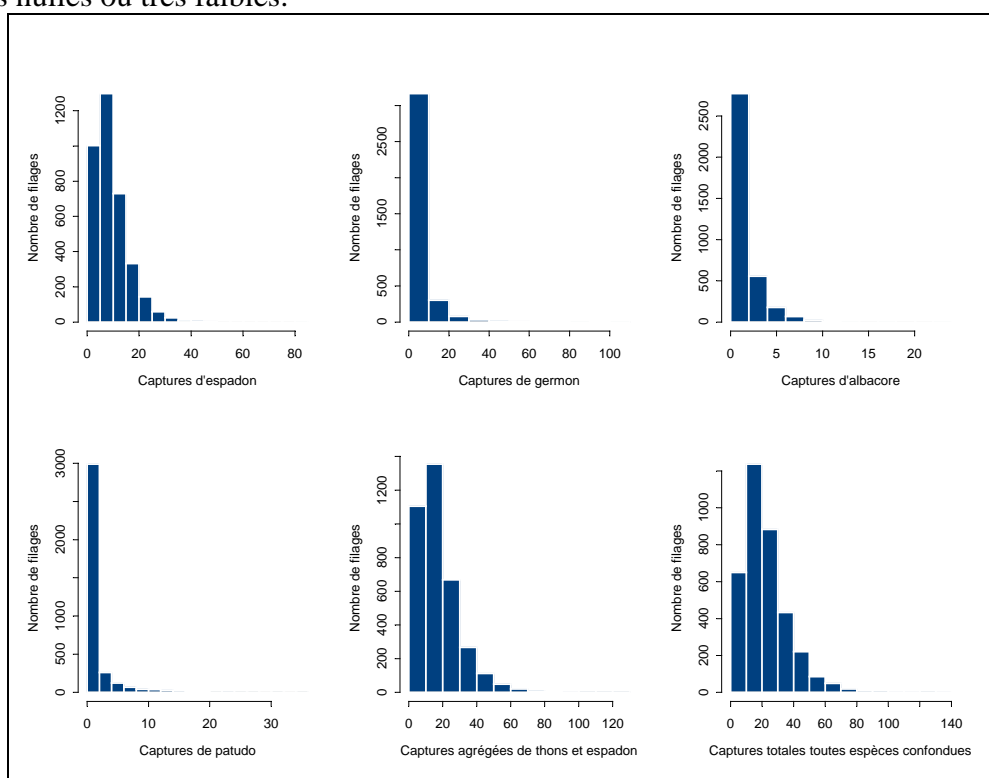


Figure 1.18 : Histogrammes des captures par filage pour les principales espèces étudiées (les captures maximales -rares- sont exprimées par l'étendue selon l'axe des x)

Les histogrammes des variables sont proposés dans les Figure 1.19 à la Figure 1.24. Concernant les variables d'effort, la Figure 1.19 illustre la présence dans la pêche réunionnaise de deux segments de navires distincts selon leur taille : on observe deux maximum sur la distribution du nombre d'hameçons (nbham), mais aussi la durée de filage (dt1) et la longueur de filage (filage), à partir de laquelle l'intervalle moyen entre hameçons (interham) a été calculé. Le deuxième mode (au delà de 1500 hameçons, correspondant à environ 60 kilomètres de filage durant plus de 4h30) illustre la possibilité pour les plus grands navires de mettre en œuvre un effort de pêche (nominal) plus intense. La distribution du nombre d'hameçons entre deux cyalumes successifs (lstick) et de la longueur moyenne des avançons de bouées (longlead) est marquée par la prédominance de deux ou trois classes qui regroupent la majorité des filages. Les longueurs d'avançons sont très standardisées entre les pêcheurs (d'autant plus que la variable est établie d'après la moyenne des longueurs reportées sur les carnets de pêche) : on trouve le plus souvent des longueurs d'orins de bouées de respectivement 15 brasses, 12 brasses, 20 brasses et $7^{1/2}$ brasses. Les pêcheurs réunionnais utilisent aussi quasi-systématiquement un cyalume tous les trois hameçons.

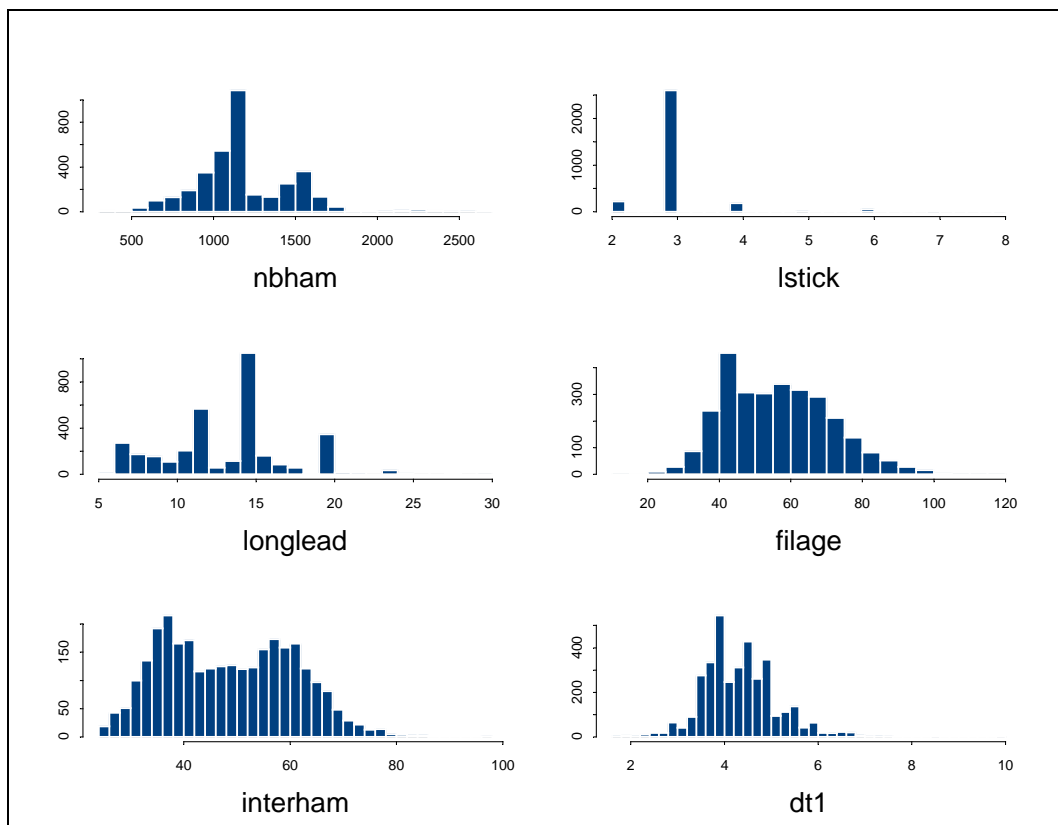


Figure 1.19 : Histogrammes des variables d'effort (1/2)

Les autres variables d'effort ont une distribution unimodale, généralement centrée sur la valeur moyenne (Tableau 1.3), illustrant aussi l'homogénéité des pratiques de pêche, même entre navires de segment différent (Figure 1.20). La durée de dérive (dt2) est ainsi centrée sur 8h, avec de faibles variations. La durée de virage (dt3), qui dépend du nombre des captures, est un peu plus étalée. On note aussi que l'heure de début de filage (hdebfil) est très souvent la même (vers 17h45, à l'heure où le soleil commence à décliner sur l'horizon) et que l'intervalle de temps avec le coucher du soleil (diffSoleil) a une distribution quasi normale. L'intervalle de temps avec le lever de lune (diffLune) est par contre très étalé, du fait du calcul de cet indice, qui dépend bien sûr des cycles lunaires.

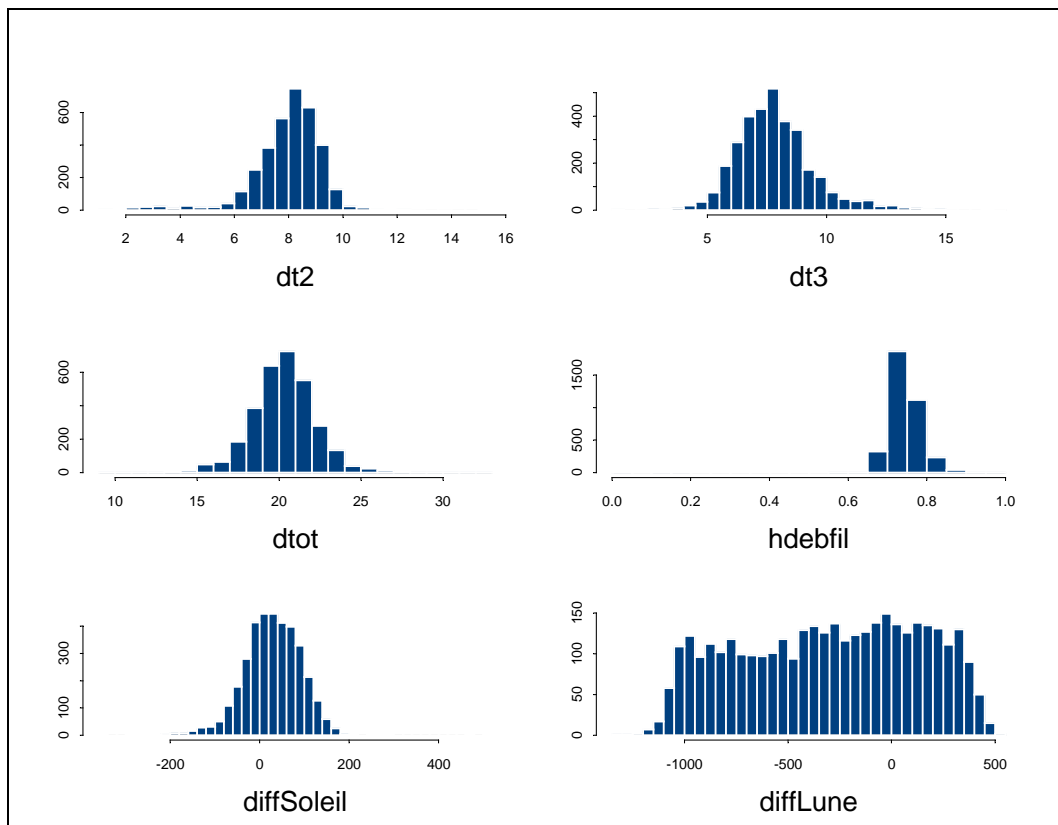


Figure 1.20 : Histogrammes des variables d'effort (2/2)

Pour les variables environnementales, les distributions des valeurs de profondeur (profondeur) et de température de surface (SST) présentent deux modes bien distincts (Figure 1.21). Concernant la profondeur (deux modes vers 5000m et 4200m de profondeur), ceci pourrait être dû au fait que les plus grands navires de la pêche peuvent exploiter des eaux plus profondes que les plus petits navires, particulièrement le long de l'axe Réunion-Sud Madagascar (Figure 1.6). Pour la SST (deux modes à 25°C et 28°C) il peut s'agir d'un effet saisonnier mais les interprétations peuvent aussi être plus complexes, liées notamment à l'océanographie de la zone ou au fait que les marins pêcheurs ciblent les zones qu'ils considèrent comme les plus favorables pour pêcher l'espadon. La suite de nos analyses permettra d'approfondir cette dernière hypothèse. On remarquera qu'aucune valeur aberrante ne semble apparaître de cette distribution des SST, malgré la présence de nombreux artefacts sur les cartes satellitales (ce qui n'est pas forcément le cas des valeurs de gradients). Les variables de courant sont centrées sur 0 (plutôt faibles mais pas forcément nuls) tandis que les filages sont surtout réalisés dans des eaux de SLA plutôt négative, témoignant de la présence d'upwellings.

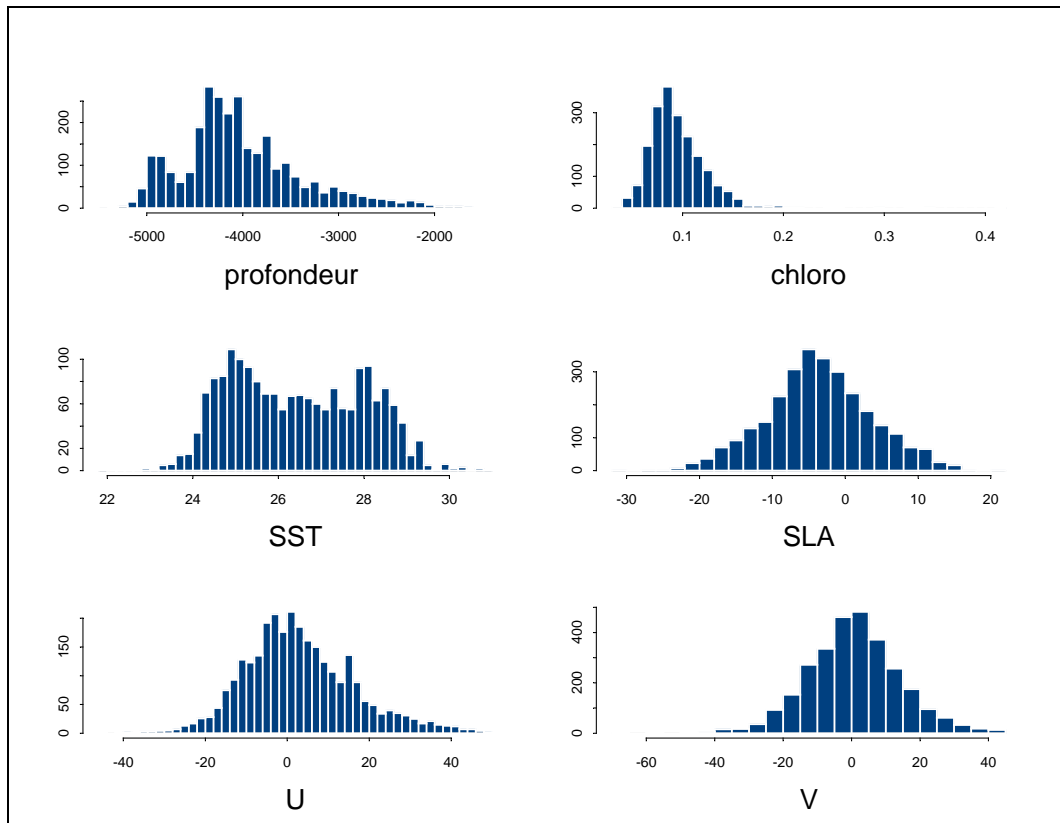


Figure 1.21 : Histogrammes des variables environnementales (1/4)

Si on compare les distributions des variables de discontinuités (Figure 1.22 et Figure 1.23), on remarque qu'elles sont très similaires dans leurs formes, même si l'étalement des variables de maximum de gradient (Mgr.) est très largement supérieur à celui des variables d'amplitude (D). Elles ont quasiment toutes une distribution similaire (type *poissonnienne*), liée au mode de calcul de ces variables (différences ou gradients sur variables de distribution plutôt normale ou bi-normale). Les artéfacts sur les cartes satellitales de SST ont tendance à exagérer les valeurs de gradients de SST et nous tiendrons compte de ce fait dans la suite de nos interprétations.

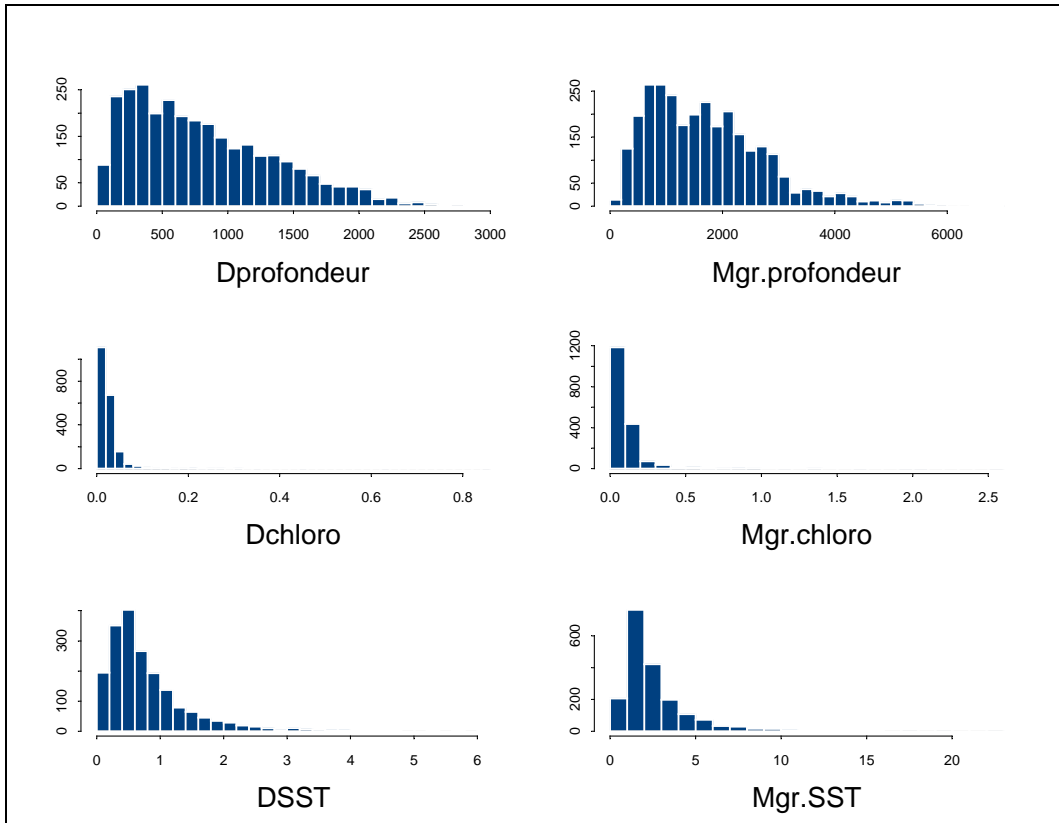


Figure 1.22 : Histogrammes des variables environnementales (2/4)

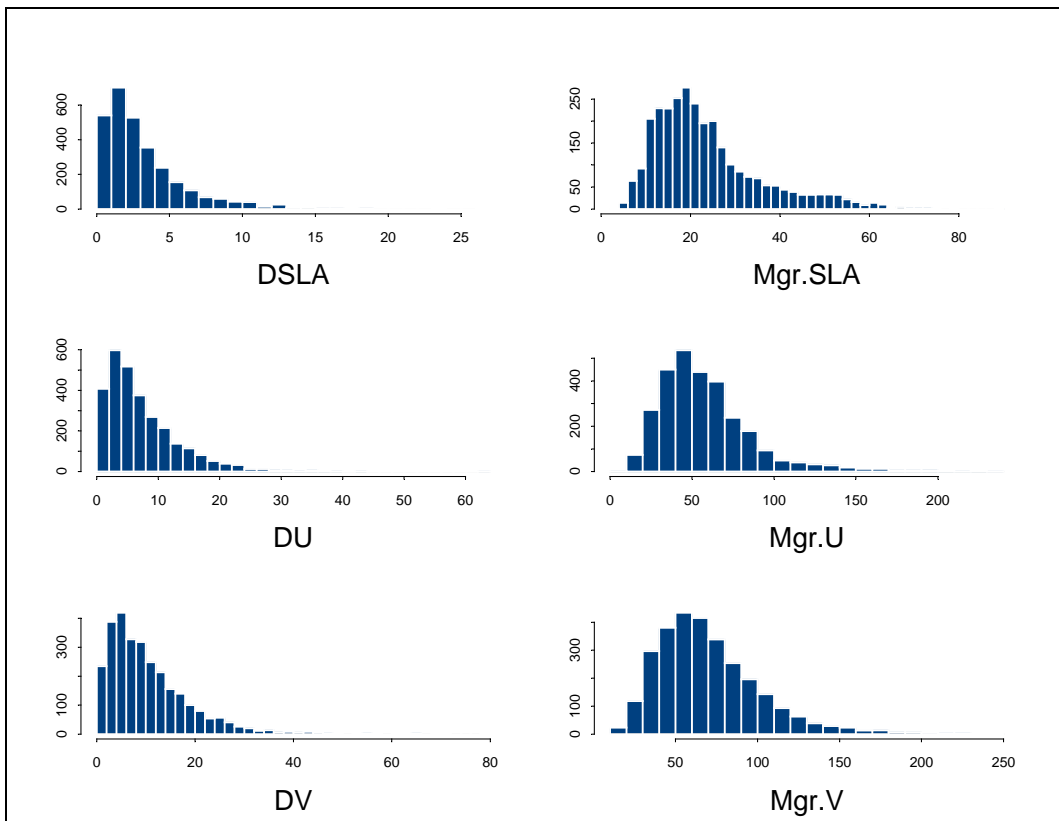


Figure 1.23 : Histogrammes des variables environnementales (3/4)

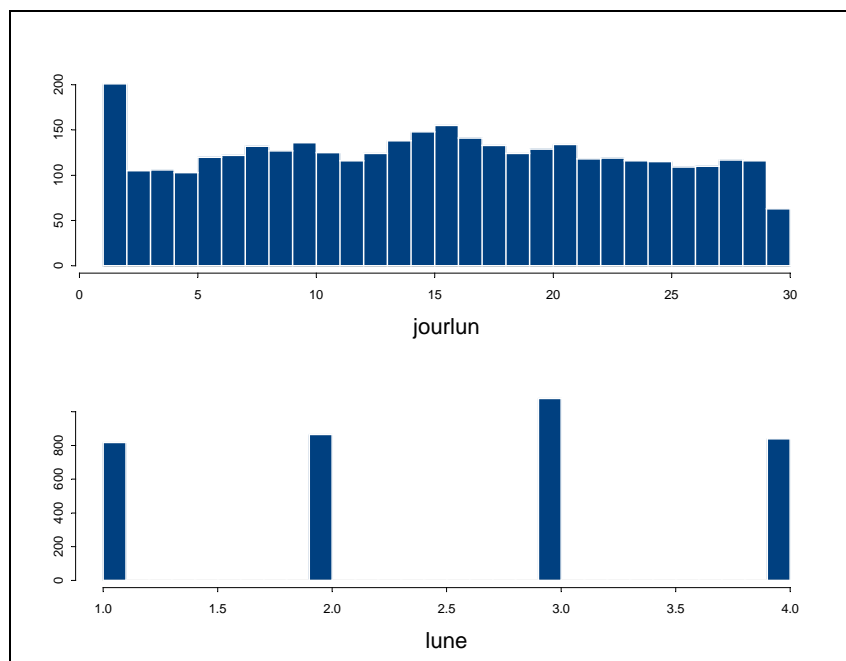


Figure 1.24 : Histogrammes des variables environnementales (4/4)

La distribution des variables issues des indices lunaires (Figure 1.24) montre enfin que les marins pêcheurs réunionnais ont tendance à légèrement privilégier la période définie par l'indice 3 de notre classification (Tableau 1.1), autour du jour lunaire 15, pour déployer leur ligne de pêche. La pleine lune semble ainsi exercer une influence sur la distribution de l'effort de pêche palangrier.

1.4.2 Méthodes d'analyse

L'analyse des relations entre captures/CPUE et données d'effort ou d'environnement implique de pouvoir mettre en évidence des relations fonctionnelles pas forcément linéaires. Plusieurs types de modèles peuvent être utilisés, et notamment les GLM (*Generalized Linear Model*¹³) et les GAM (*Generalized Additive Model*¹⁴).

Les GLM autorisent que la distribution des variables et donc de l'erreur résiduelle ne soit pas gaussienne et que le modèle ne soit pas linéaire à travers une fonction de lien (voir ci-dessous). La distribution de la réponse Y appartient à la famille exponentielle qui inclut la distribution normale, celle de Poisson, les distributions binomiale, négative binomiale, géométrique, beta, exponentielle et gamma. La modélisation par GLM s'applique à une fonction de la moyenne μ de Y :

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{i=1}^p \beta_i x_j$$

où g est une fonction prédéfinie appelée fonction de lien (*link function*), α est la constante du modèle et β les coefficients de régression. Les paramètres du GLM sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance. L'écart entre les valeurs observées et le modèle s'exprime par la *déviante*, qui est une généralisation de la somme des carrés des résidus de la régression linéaire ; elle permet de comparer les modèles et constitue un des critères dans le choix des variables explicatives à introduire dans le modèle. La différence relative entre la

13 Modèles Linéaires Généralisés

14 Modèles Additifs Généralisés

*déviante nulle*¹⁵ et la *déviante du modèle*¹⁶ permet de quantifier la proportion de la variation expliquée par le modèle et est donc un équivalent du R^2 de la régression (il est ainsi appelé « *pseudo R^2* »). Les GLM ont été utilisés en halieutique pour standardiser les données d'effort de pêche (pour l'espadon par exemple, Uosaki et Takeuchi, 1998) ou intégrer la variabilité liée à l'environnement et à la distribution des espèces (Fréon et Misund, 1999), en dégageant ainsi les variations non pertinentes pour le processus étudié. Les GLM sont ainsi employés pour suivre l'évolution des CPUE dans le temps ou comparer différentes pêcheries dans les groupes de travail statistiques des commissions internationales chargées des évaluations de stocks (CIEM, ICCAT, IATTC, CTOI). On notera toutefois que les GLM impliquent de considérer que la forme de la réponse à chaque variable explicative dépend d'un modèle fixé *a priori* (par une fonction paramétrique de la famille exponentielle, *i.e.* que l'on peut caractériser par un ou plusieurs paramètres estimables). Avec les GLM comme tous les modèles statistiques, la distribution des résidus doit être particulièrement suivie car un écart à la normale signifie que le modèle fixé *a priori* n'est pas forcément pertinent et nécessite d'être revu.

Les GAM sont une extension non paramétrique des GLM. La forme de la réponse n'est pas fixée par un modèle prédéfini, mais par les données elles-mêmes. Cette particularité est intéressante en écologie, du fait de la grande variété des réponses des organismes présentent de leur environnement et du fait de l'absence de loi gouvernant la plupart des processus biologiques. Les fonctions non paramétriques associées à la forme de la réponse de chaque variable explicative sont des fonctions empiriques de lissage local, coûteuses en temps de calcul numérique; ainsi l'usage des GAM a été facilité par les progrès récents de des ordinateurs. Par ailleurs, la modélisation des relations par des effets additifs permet d'interpréter directement l'influence de chaque variable à partir de son graphique lissé. Toutes les autres propriétés des GLM se retrouvent aussi chez les GAM, ces deux types de modèles pouvant être combinés. Les GAM sont aussi utilisés comme outil exploratoire d'analyse, pour avoir une première idée de la forme des relations, avant un recours à une approche paramétrique comme les GLM afin d'obtenir des estimateurs plus précis (Agenbag *et al.*, 2003 ; Xiao, 2004). Un GAM s'écrit de manière générale comme suit:

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i)$$

où g est la fonction de lien, selon la distribution de la variable réponse, α est la constante du modèle et les f_i sont les fonctions non paramétriques qui seront estimées par lissage des données.

De par leur souplesse d'utilisation et la possibilité d'interpréter les relations à partir des graphiques lissés, les GAM sont devenus assez populaires en écologie terrestre et marine, comme en halieutique. En écologie terrestre, Austin (2002) a montré que la modélisation par GAM de la présence/absence d'une espèce, à partir des seules coordonnées géographiques latitude/longitude des observations relevées par échantillonnage, avait permis de prédire sa distribution à l'échelle de la région d'étude dans son ensemble d'une manière plus satisfaisante que par interpolation spatiale géostatistique. Un programme informatique a même été développé dans ce sens par Lehmann *et al.* (2002). Ces approches semblent bien adaptées à l'environnement terrestre où les relations fonctionnelles entre les espèces et leur milieu de vie sont en général plus marquées que dans le domaine maritime, du fait de la plus

¹⁵ la *déviante nulle* exprime la déviante initiale des données, sans qu'aucune variable explicative ne soit introduite

¹⁶ la *déviante du modèle* exprime la déviante des données après l'introduction de toutes les variables explicatives

grande facilité à caractériser ces relations par l'écologue qui a un accès plus aisé à l'échantillon étudié que dans le domaine maritime.

En halieutique, de nombreuses études ont mis en œuvre des GAM pour analyser une grande variété de questions (Tableau 1.4). L'objectif de l'analyse de Walsh et Kleiber (2001) notamment, menée sur des données issues d'embarquements, était d'obtenir des relations suffisamment robustes pour les appliquer aux données des carnets de pêche qui couvrent elles toute la pêcherie. Cette utilisation, consistant à analyser l'influence des facteurs environnementaux et géographiques, a été particulièrement propice à l'étude de la distribution des populations. En milieu marin, les GAM ont ainsi permis des progrès majeurs dans la compréhension de la dynamique de la distribution des populations en fonction des caractéristiques du milieu. Maury (1998) a ainsi déterminé par des GAM les conditions biotiques et abiotiques favorisant les captures de thon albacore (*Thunnus albacares*) dans l'océan Atlantique tropical (en introduisant notamment des effets croisés de facteurs et des indices synthétiques), afin de proposer un indice d'affinité biotique général à l'échelle du bassin océanique, entièrement établi d'après les résultats des GAM. Cet élément prédictif lui a permis de calibrer un modèle de dynamique spatiale de la ressource (VPA spatiale) et de discuter des échelles spatio-temporelles impliquées dans les processus de variabilité de l'exploitation thonière (Maury *et al.*, 2001). Le modèle dynamique de Maury (1998) était basé sur l'hypothèse du modèle de bassin de Mac Call (1990), selon laquelle une espèce aura tendance à se distribuer dans le milieu selon les conditions environnementales qui lui sont les plus favorables, d'autant plus que son abondance est faible. Afin d'éprouver cette hypothèse, Simpson et Walsh (2004) ont utilisé des GAM pour caractériser la distribution de la limande à queue jaune (*Limanda ferruginea*) sur le Grand Banc de Terre-Neuve par plusieurs facteurs environnementaux et à différents niveaux d'abondance de la population : ils se sont alors rendu compte que les résultats des GAM étaient plus significatifs en période de faible abondance, tendant à confirmer l'hypothèse de Mac Call selon laquelle les espèces se « concentrent » dans leur habitat favori quand elles se trouvent en plus faible densité.

Sur l'espadon, Bigelow *et al.* (1999) et Young *et al.* (2000) ont employé des GAM pour analyser ces mêmes influences, respectivement à Hawaii et en Australie. Bigelow *et al.*, 1999 ont ainsi introduit plusieurs facteurs environnementaux pour analyser les CPUE d'espadon et de peau bleue de la pêcherie locale : paramètres dérivés de la SST, indice lunaire, vitesse du vent et bathymétrie. Seule l'utilisation des cyalumes avait été introduite comme facteur opérationnel dans leur analyse. Les auteurs avaient aussi introduit des facteurs spatio-temporels (longitude, latitude et un indice d'évolution du temps) afin de caractériser la distribution des captures. A titre de comparaison, ils avaient aussi proposé un GLM composé avec des variables spatio-temporelles plus synthétiques. Young *et al.* (2000) ont analysé les effets relatifs de différents facteurs physiques et environnementaux sur les taux de capture de l'espadon, de l'albacore et du thon obèse, puis modélisé ces relations à partir de GLM et de GAM. Les auteurs avaient choisi de procéder en deux étapes : ils ont appliqué une série de régressions ascendantes (*forward stepwise regression*) par GLM à leurs données, afin de déterminer les termes statistiquement significatifs par ordre décroissant de signifiante. Des GAM ont ensuite été ajustés aux termes significatifs pour déterminer la nature des réponses aux variables. En utilisant cette combinaison de GLM et de GAM, les auteurs ont examiné deux modèles séparés – un incorporant la zone d'étude en entier et une restreinte à la zone Nord de la pêcherie (vers 27°S)- pour les trois espèces étudiées.

Auteurs	Espèce et zone	Problématique	Modèle
Swartzman <i>et al.</i> , 1995	Goberge (<i>Theragra chalcogramma</i>), mer de Bering	Abondance selon différents facteurs environnementaux	GAM
Stefansson et Palsson, 1997	Morue (<i>Gadus morrhua</i>), Islande	Influence de facteurs biologiques et environnementaux sur les contenus stomacaux	GAM
Bailey <i>et al.</i> , 1998	Hareng (<i>Clupea harengis</i>), Mer du Nord	Changements de distribution spatio-temporelle	GAM
Maury, 1998	Thon albacore (<i>Thunnus albacares</i>), Atlantique tropical	Affinité biotique vis-à-vis de l'environnement physique	GAM
Bigelow <i>et al.</i> , 1999	Espadon (<i>Xiphias gladius</i>), Pacifique Nord	Distribution selon des indices environnementaux	GAM
Daskalov, 1999	petits pélagiques, Mer Noire	Relations entre le recrutement et la biomasse des stocks et différents facteurs environnementaux	GAM
Adlerstein et Welleman, 2000	Morue (<i>Gadus morrhua</i>), Islande	Variations journalières des contenus stomacaux	GAM
Young <i>et al.</i> , 2000	Espadon (<i>Xiphias gladius</i>), Pacifique Sud Ouest	Distribution selon des indices environnementaux	GAM et GLM
Walsh et Kleiber, 2001	Requins peau bleue (<i>Prionace glauca</i>), Pacifique Nord	Influence des facteurs d'effort et environnementaux sur les captures	GAM
Schoeman et Richardson, 2002	Coquillage intertidal, plage sableuse	Influence sur le recrutement de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques	GAM
Agenbag <i>et al.</i> , 2003	Petits pélagiques, upwelling du Benguela	Distribution selon des indices environnementaux	GAM et GLM
Daskalov <i>et al.</i> , 2003	Petits pélagiques, upwelling du Benguela	Distribution selon des indices environnementaux	GAM
Simpson et Walsh, 2004	Limande à queue jaune (<i>Limanda ferruginea</i>), Grand Banc de Terre-Neuve	Distribution selon des indices environnementaux	GAM

Tableau 1.4: Tableau récapitulatif de quelques modèles de type GAM/GLM utilisés en halieutique

Nous avons choisi de ne travailler qu'à partir des GAM, qui permettent d'introduire une grande variété de facteurs. Le but est d'estimer les effets relatifs de chaque variable introduite et de tester plusieurs modèles en intégrant toutes les variables disponibles (modèle complet), puis en séparant les facteurs d'effort et les facteurs environnementaux. Le choix d'une seule famille de modèle permet de faciliter la comparaison entre les différentes associations de variables, de même que celui de ne pas introduire d'effets croisés entre variables (ce qui facilite l'interprétation sans la restreindre pour autant). Nous ne cherchons pas à obtenir le « meilleur » modèle (en termes d'utilisation ultérieure prédictive, comme Maury, 1998), mais à comparer et à hiérarchiser les effets. Une analyse de variance a été appliquée à tous les modèles, en utilisant notamment l'indice *AIC* (*Akaike Information Criterion*¹⁷; Akaike, 1974): lorsque des termes sont ajoutés au modèle, l'ajustement du modèle aux données est meilleur, mais la précision des estimations diminue. La sélection des modèles sur la base du critère d'Akaike permet d'optimiser le gain de variance d'un modèle en minimisant la perte de degrés de liberté.

¹⁷ Critère d'Information d'Akaike

Pour chaque modèle testé, quatre statistiques ont été calculées afin d'évaluer la qualité de l'ajustement du modèle :

- 1) le pseudo coefficient de corrélation (*pseudo R*²) ;

$$pseudo R^2 = (Deviance Nulle - Deviance du Modèle) / Deviance Nulle$$

$$pseudo R^2 = 1 - (Deviance du Modèle / Deviance Nulle)$$

- 2) la probabilité de rejet $p(F)$ du test F non paramétrique (un test de Fischer approximé, largement acceptable pour des grands nombres de données ; Hastie et Tibshirani, 1990), qui est utilisé comme analyse de variance pour chaque variable explicative introduite;
- 3) l'inertie de la variable explicative dans le modèle considéré : c'est la part de variance gagnée par cette variable, calculée à partir de la valeur du test F non paramétrique ($NparF_i$) pour cette variable i , divisée par la somme totale de ces valeurs de test sur les n variables explicatives ;

$$Inertie_i = \frac{NparF_i}{\sum_{i=1}^n NparF_i}$$

- 4) l'inertie cumulée sur toutes les variables explicatives.

Le pourcentage de filages « nuls » de nos données est relativement bas : 2.4% (89 filages) pour l'espadon et 1.5% (55 filages) pour les captures totales¹⁸. On modélisera donc les variables réponses (captures et CPUE) après transformation logarithmique des captures en raison de la dissymétrie des distributions observées. Le modèle s'écrit donc:

$$\ln (CAPTURES+1) = s(facteur_1) + s(facteur_2) + \dots + s(facteur_n)$$

La transformation logarithmique ne peut s'effectuer que sur une variable réponse non nulle. Plutôt que d'éliminer les filages nuls nous avons choisi d'incrémenter d'une unité toutes les captures et 0.01 pour les CPUE (Bigelow *et al.*, 1998 avaient ajouté 0.1 aux CPUE d'espadon).

Pour les CPUE exprimées en nombre d'espadons capturés par 1000 hameçons, la même transformation logarithmique a été appliquée (Figure 1.25):

$$\ln ((CAPTURES+1)*1000/nbham) = s(facteur_1) + s(facteur_2) + \dots + s(facteur_n)$$

18 Il n'est donc pas utile de procéder à une démarche de modélisation en deux étapes pour s'affranchir des données nulles : une première étape de modélisation de la simple présence/absence d'observation de la variable réponse par une relation binomiale négative, puis une deuxième quantifiant cette variable par une fonction de dénombrement de type poissonnienne (Barry et Welsh, 2002; Piet, 2002)

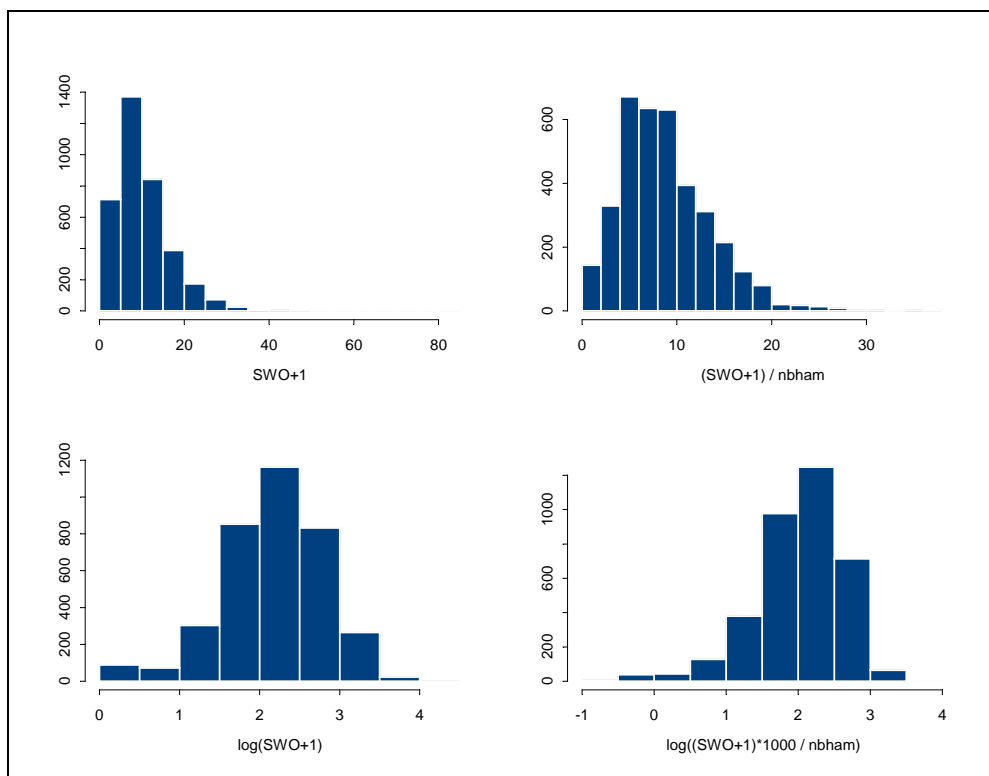


Figure 1.25 : Histogrammes des captures d’espadon et des CPUE, ajoutées de 1 et log-transformées

Les données transformées ne suivent pas strictement une loi normale (Khi^2 : $p < 0.001$; Kolmogorov-Smirnov: $p < 0.001$; Shapiro-Wilk: $p < 0.001$). La Figure 1.25 montre une certaine dissymétrie. Toutefois, à l’instar de Denis *et al.* (2002), nous utiliserons cette transformation et évaluerons la robustesse des résultats à l’hypothèse de normalité.

Les GAM reposent sur l’hypothèse d’indépendance des variables les unes par rapport aux autres (Chambers et Hastie, 1992). Si plusieurs variables explicatives sont corrélées, on retrouve les mêmes problèmes que pour la régression multiple (Tomassone *et al.*, 1983). Dans l’objectif de hiérarchiser les relations fonctionnelles agissant sur l’abondance de l’espadon et de détecter les redondances entre variables explicatives, deux analyses ont été menées préliminairement à la modélisation.

1.4.3 Analyses préliminaires et sélections des variables

Avant d’ajuster des modèles GAM, nous avons souhaité établir une première sélection des variables en procédant à deux analyses complémentaires: une analyse des données globales en composantes principales (ACP) pour dégager les associations de variables, qu’on interprétera notamment en fonction de leurs modes de calcul. C’est aussi une façon d’interpréter les associations fonctionnelles entre les captures, les CPUE et les autres facteurs. Une analyse des corrélations entre variables deux à deux permettra de fixer un seuil au-delà duquel on considérera les variables comme trop corrélées pour être introduites ensemble dans les GAM.

L’ACP a été menée sur les 2915 filages pré-sélectionnés et rectilignes (§ 1.3.3), avec le logiciel SIMCA-P (version 10.0). Ce logiciel a été choisi car il permet de gérer les jeux de données incomplets, ce qui est le cas pour les données étudiées (Tableau 1.3). Il est basé sur l’algorithme *NIPALS* (*Nonlinear estimation by Iterative Partial Least Squares*), qui permet de réaliser une analyse en composantes principales avec données manquantes, sans avoir à

supprimer les individus à données manquantes (ce qui limiterait énormément notre jeu de données initial) et sans estimer les données manquantes. L'algorithme NIPALS permet d'estimer les paramètres d'un modèle non-linéaire (en fait bilinéaire) à l'aide d'une suite de régressions simples entre les données et une partie des variables, d'où son nom (Tenenhaus, 1998).

Cette analyse porte initialement sur les captures d'espadon, mais aussi de thon germon, de thon albacore et de thon obèse, de même que les captures totales de thonidés et poissons porte-épée, espadon compris (on distingue ainsi les captures totales, comprenant dorades coryphènes et autres marlins, des captures d'espèces commercialement intéressantes). En plus des variables présentées précédemment, des variables spatio-temporelles ont été introduites dans l'ACP : latitude et longitude de la position du milieu de chaque filage (barylât et barylon), un indice des saisons de pêche par année (saisons, allant de 1 pour l'été de début 1998– non confondu avec l'été 1998-1999-, puis 2 pour l'hiver 1998,... à 7 pour l'été de fin 2000) et un indice d'évolution temporel basé sur l'indice lunaire présenté au Tableau 1.1 (indicielune, de 1 pour la première période début janvier 1998 à 148 pour la dernière période fin décembre 2000). Même les variables qualitatives indice lune¹⁹ et jour lunaire jourlun ont été introduites (à titre illustratif) dans cette analyse en composantes principales qui comporte finalement 41 variables.

Une première analyse a permis d'écartier 12 filages extrêmes qui influençaient de manière exagérée la constitution des axes factoriels. Ces 2903 filages étaient caractérisés par des captures exceptionnellement élevées de thon germon, dont les captures sont parfois très spectaculaires lorsqu'un banc se trouve en chasse à proximité de la ligne de pêche (jusqu'à 101 thons pêchés en une opération ; Tableau 1.3). Des captures de thons obèse exceptionnelles (jusqu'à 35 thons pêchés) ont aussi justifié d'écartier un autre filage. Parmi ces filages, certains étaient filés tard dans la nuit (après minuit), longtemps après l'heure habituelle au coucher du soleil, ou étaient caractérisés par une longueur moyenne d'avancions de bouées exceptionnellement élevée (24 brasses) et ont été écartés. La valeur très élevée du maximum de gradient de chlorophylle ($>2.5 \text{ mg.m}^{-3}$) a aussi justifié d'écartier un autre filage. Plus généralement, ce sont les filages situés dans des zones particulièrement chargées en chlorophylle ($>0.19 \text{ mg.m}^{-3}$, jusqu'à 0.41 mg.m^{-3} !), extrêmement rares, qui ont été écartés de l'analyse. Ces données risquaient d'influencer de manière disproportionnée la constitution des axes factoriels.

L'analyse finale inclut ainsi 2903 filages. Les deux premiers axes factoriels expliquent 27% de la variance totale des données et la représentation des individus selon le premier plan factoriel (Figure 1.26) montre une forte concentration autour de l'origine.

19 les indices *indicielune* et *lune* sont donc très différents : le premier croît au cours du temps sur toute la période et renseigne donc sur la progression temporelle des résultats (on peut le considérer comme « quantitatif » du temps), tandis que le deuxième ne rend compte que des périodes (hebdomadaires) de luminosité lumière homogène (indice « qualitatif »).

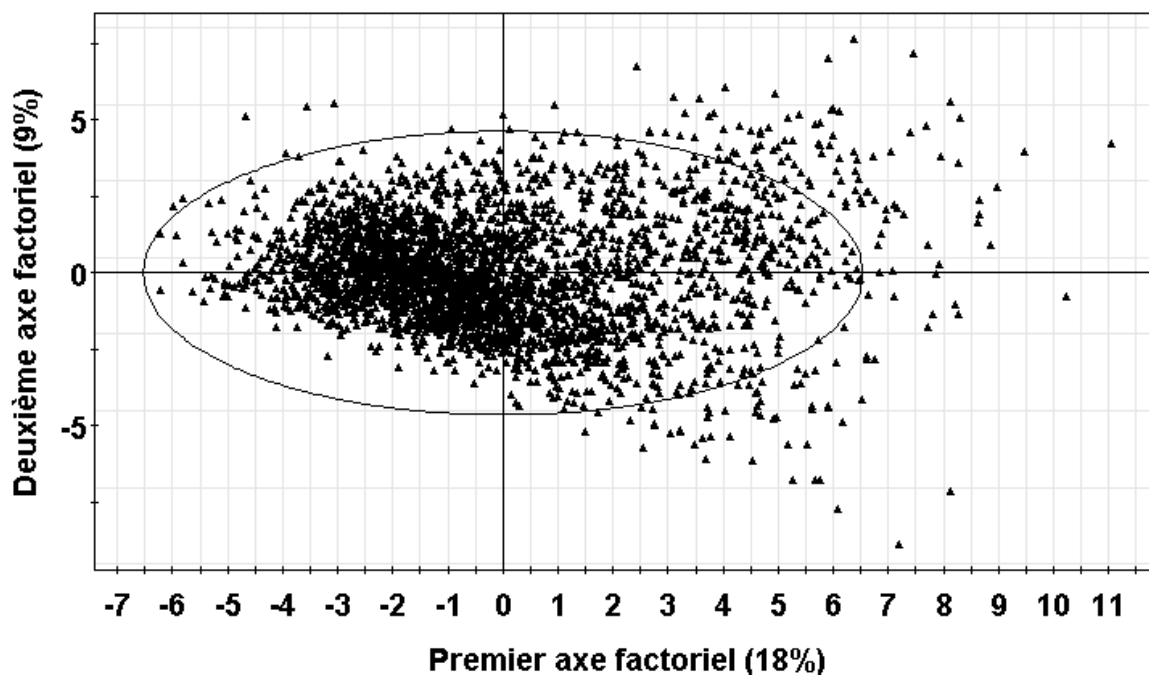


Figure 1.26 : Projection des 2903 filages dans le premier plan factoriel de l'ACP (le premier axe explique 18% de la variance, le deuxième 9%)

Le logiciel SIMCA-P propose une représentation de la part d'inertie de chacune des variables dans le premier plan factoriel (Figure 1.27), en termes de R^2 cumulé sur les deux axes pour chaque variable. Le logiciel fournit une aide supplémentaire à l'interprétation: les paramètres de l'ACP sont estimés sur une partie seulement de la matrice initiale des données et la fiabilité des paramètres est testée en termes de succès de prédiction sur l'autre partie de la matrice initiale (validation croisée ; Tenenhaus, 1998). La procédure est réalisée plusieurs fois (7 fois par défaut dans SIMCA-P) pour améliorer la robustesse de l'estimation. On aboutit ainsi pour chaque variable à une valeur de Q^2 , qui est la fraction de variation de la variable qui peut être prédite par les composantes de l'analyse (axes factoriels), estimée par validation croisée. Comparativement au R^2 , le Q^2 exprime mieux l'homogénéité de la prédiction sur l'ensemble du jeu de données initial.

Les variables qui contribuent le plus à la constitution du premier plan factoriel (Figure 1.27) sont des variables liées aux captures totales et à celles d'espadon (TOT, CAPTOT, SWO), mais aussi aux variables d'environnement dérivées de la SLA et ses gradients (Mgr.SLA, Mgr.V, Mgr.U, DSLA, DV), et à l'effort de pêche (durée et longueur de filage : dt1 et filage, et durée totale dtot). On remarque que les variables spatio-temporelles (saisons, barylats et indicelune) contribuent ensuite de manière assez nette au plan factoriel, mais l'influence de l'évolution saisonnière (saisons) semble tout de même moins avérée que celle des autres variables ($Q^2 \ll R^2$). Les variables suivantes sont des variables d'effort (nbham, durée de virage dt3, heure de filage hdebfil, intervalle de durée avec le coucher du soleil diffSoleil), la longitude de pêche (barylons), les captures de germon et de thon obèse (ALB et BET, dans une moindre mesure), les CPUE d'espadon et l'amplitude des variations de la composante zonale (est-ouest) des courants géostrophiques (DU).

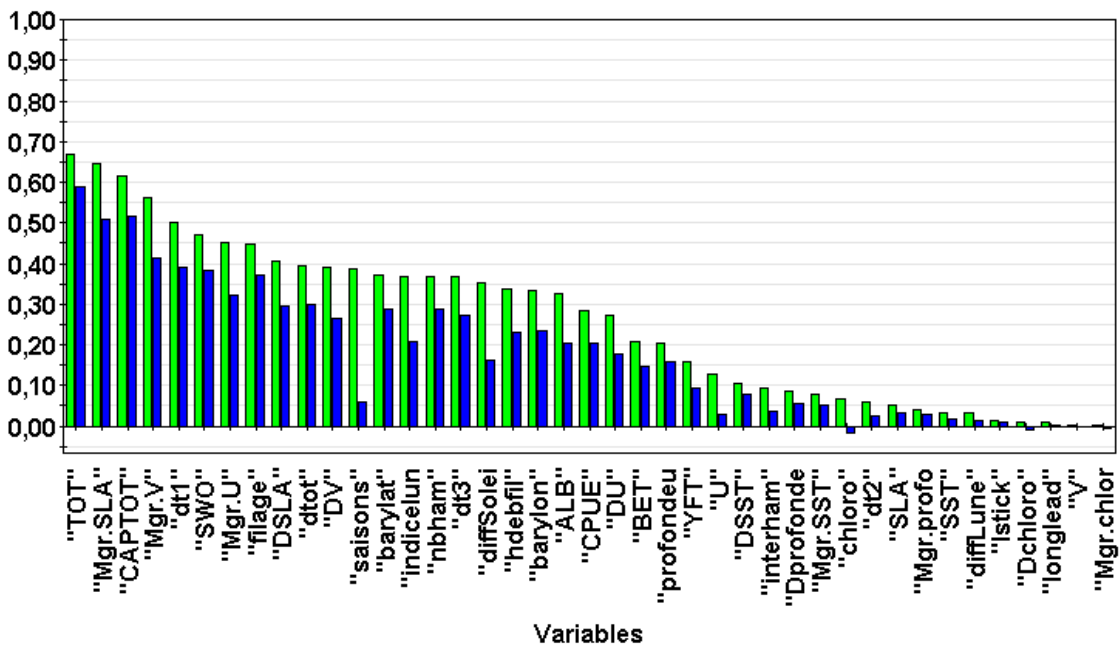


Figure 1.27 : Contribution des variables au premier plan factoriel (R^2 en gris, Q^2 en noir)

Les associations de variables apparaissent nettement à la Figure 1.28. Toutes les variables liées aux variations de hauteur d'eau et aux courants géostrophiques à grande échelle (Mgr.SLA, DSLA, Mgr.V, DV, Mgr.U, DU) apparaissent très proches les unes des autres sur le premier plan factoriel. Plus généralement, les deux indices de gradients proposés (cf. § 1.3.3) sont systématiquement proches pour toutes les autres variables d'environnement (SST, profondeur, chlorophylle). Les captures totales (TOT et CAPTOT) sont très proches des captures d'espadon (SWO). Les variables d'effort (nombre d'hameçons, longueur et durée de filage, durée de virage et durée totale) sont aussi très proches les unes des autres. On remarque enfin que l'heure de début de filage et l'intervalle avec le coucher du soleil sont diamétralement opposées sur ce premier plan factoriel et redondants. Les variables se rapportant aux variations temporelles sont aussi associées l'une à l'autre (saisons et indicelune), de même que les variables géographiques (barylon et barylat). La profondeur semble aussi être associée à la longitude. Enfin, les captures de thon obèse (BET) et de thon germon (ALB) sont les plus proches des captures d'espadon, et les captures de thon albacore (YFT) sont aussi assez proches. Seules les variables entourées à la Figure 1.28 semblent contribuer fortement à la constitution des axes factoriels et être suffisamment proches les unes des autres pour qu'une discussion sur leur indépendance soit justifiée.

Outre ces associations de variables, la représentation des variables selon le premier plan factoriel nous apporte des éléments d'information sur les relations fonctionnelles entre les résultats de pêche et les paramètres de l'exploitation. Selon le premier axe factoriel, les associations entre variables de captures et variables d'effort laissent à penser à une relation forte entre les deux familles de variables (à l'extrémité droite du premier axe factoriel, Figure 1.28): plus l'effort est élevé, plus les captures le sont. Les faibles associations entre espèces, notamment entre l'espadon et le thon obèse, ne concordent pas vraiment ni avec les observations de Poisson (2001), ni avec les connaissances établies dans d'autres océans (Hanamoto, 1987; Dagorn *et al.*, 2000a ; Dagorn *et al.*, 2000b) qui tendent à associer les deux

espèces dans leurs stratégies écologiques. Le très fort ciblage de l'espadon par les techniques employées pourrait expliquer que le thon obèse est plus difficilement capturé.

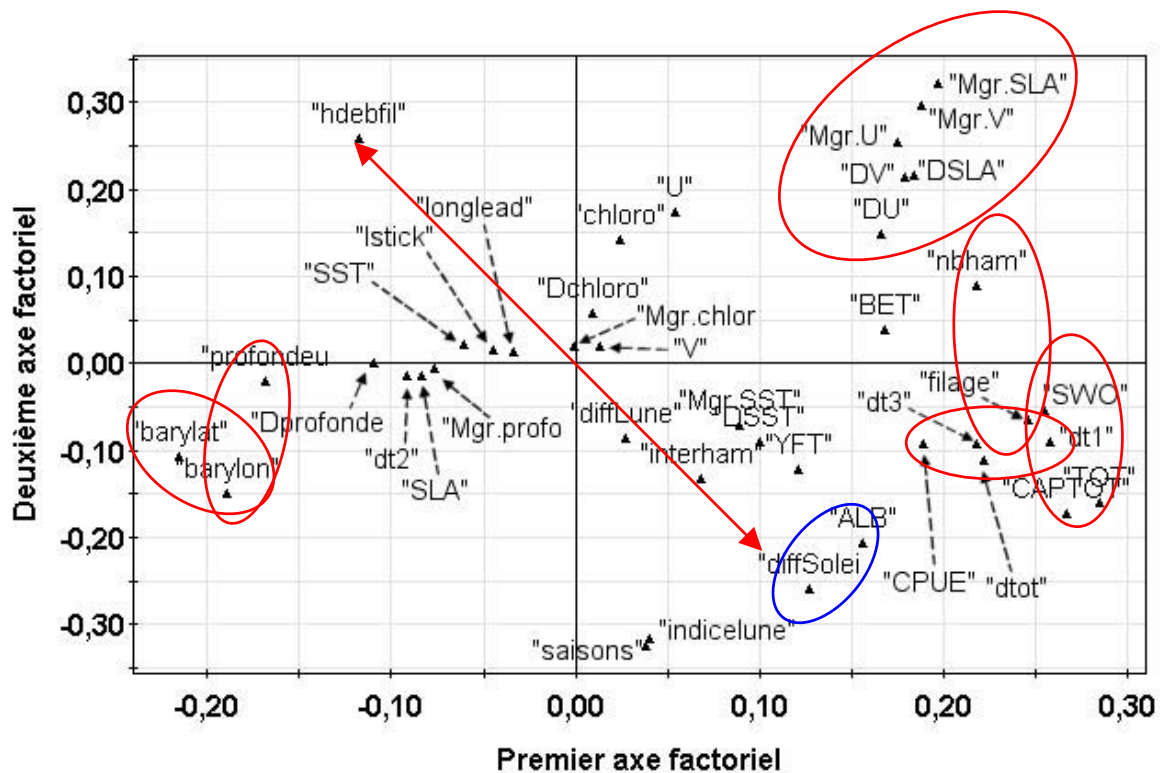


Figure 1.28 : Représentation des variables dans le premier plan factoriel de l'ACP (les associations remarquables ont été entourées)

D'autre part, une association particulière attire aussi l'attention : les captures de thon germon (ALB) semblent très proches de l'indice lié à la différence de temps entre le coucher du soleil et le début du filage (diffSoleil ; variables entourées en bleu à la Figure 1.28). Cet indice est lui-même relativement proche des indices temporels (saisons et indicelune). Il semblerait qu'un fort effet saisonnier intervienne ici : l'heure du coucher du soleil suit les saisons, et l'indice établi aussi. Or, Poisson (2001) a montré que les captures de thon germon étaient extrêmement saisonnières et il semble que cet effet apparaisse dans l'ACP. Enfin, l'opposition très nette entre les variables géographiques d'une part (barylon et barylat) et les variables liées aux captures d'autre part (SWO en tête) le long du premier axe factoriel tend à montrer un effet géographique net sur les captures : les captures situées au sud (latitudes australes) et à l'ouest (longitudes plus proches de Madagascar) de la zone Réunion sont plus élevées... Cet effet géographique sera aussi être exploré plus avant dans la suite de nos analyses.

Afin de confirmer l'existence de relations de dépendance entre variables, une analyse des corrélations a été menée. A la suite de Constantin de Magny *et al.* (2001a), l'existence d'une grande variété de type distributions dans les variables introduites nous a amené à privilégier le choix du coefficient de corrélation du rang de Spearman, insensible à la non normalité de la plupart des variables introduites, pour trancher. De plus une critique que l'on peut formuler vis-à-vis de l'ACP est d'avoir intégré des variables temporelles (saisons et indicelune) qui,

malgré leur formulation, restent qualitatives. Le deuxième axe factoriel est vraisemblablement largement influencé par ces deux variables mais ceci nécessiterait une analyse plus approfondie qui dépasse les préoccupations de ce travail.

Les corrélations entre variables sont synthétisées dans le Tableau 1.5.

	TOT	CAPTOT	CPUE	dtot	diffSoleil	interham	Mgr.prof	Mgr.chl.	Mgr.SST	Mgr.SLA	Mgr.U	Mgr.V	saisons	barylon
SWO	0.776 0.0000	0.681 0.0000	0.946 0.0000	0.364 0.0000	0.197 0.0000	0.079 0.0000	-0.102 0.0000	-0.038 0.1065	0.137 0.0000	0.230 0.0000	0.181 0.0000	0.191 0.0000	-0.046 0.0134	-0.147 0.0000
ALB	0.688 0.0000	0.653 0.0000	0.232 0.0000	0.226 0.0000	0.336 0.0000	0.012 0.5032	-0.075 0.0001	-0.139 0.0000	0.171 0.0000	0.058 0.0017	0.131 0.0000	0.047 0.0112	0.072 0.0001	-0.056 0.0023
TOT	1.000 0.0000	0.906 0.0000	0.698 0.0000	0.409 0.0000	0.294 0.0000	0.079 0.0000	-0.126 0.0000	-0.080 0.0007	0.202 0.0000	0.198 0.0000	0.199 0.0000	0.164 0.0000	0.033 0.0787	-0.230 0.0000
CAPTOT	0.906 0.0000	1.000 0.0000	0.610 0.0000	0.398 0.0000	0.255 0.0000	0.065 0.0005	-0.129 0.0000	-0.083 0.0005	0.232 0.0000	0.169 0.0000	0.164 0.0000	0.156 0.0000	0.053 0.0042	-0.199 0.0000
hdebfil	-0.213 0.0000	-0.192 0.0000	-0.066 0.0004	-0.383 0.0000	-0.893 0.0000	-0.021 0.2526	0.025 0.1758	-0.017 0.4674	-0.023 0.3191	0.009 0.6314	0.049 0.0086	0.007 0.7007	-0.309 0.0000	0.115 0.0000
dt1	0.419 0.0000	0.396 0.0000	0.243 0.0000	0.555 0.0000	0.355 0.0000	0.330 0.0000	-0.153 0.0000	0.013 0.5913	0.151 0.0000	0.181 0.0000	0.178 0.0000	0.209 0.0000	0.131 0.0000	-0.234 0.0000
dt3	0.450 0.0000	0.446 0.0000	0.328 0.0000	0.833 0.0000	0.189 0.0000	0.250 0.0000	-0.080 0.0000	0.023 0.3592	0.152 0.0000	0.151 0.0000	0.145 0.0000	0.126 0.0000	0.097 0.0000	-0.173 0.0000
Indicelun	0.035 0.0594	0.035 0.0591	0.003 0.8850	0.138 0.0000	0.258 0.0000	0.289 0.0000	-0.067 0.0003	0.097 0.0000	0.142 0.0000	-0.187 0.0000	-0.133 0.0000	-0.180 0.0000	0.983 0.0000	0.024 0.1886
Prof.	-0.238 0.0000	-0.220 0.0000	-0.112 0.0000	-0.240 0.0000	-0.144 0.0000	0.005 0.7747	0.390 0.0000	0.043 0.0732	-0.157 0.0000	-0.213 0.0000	-0.193 0.0000	-0.190 0.0000	-0.110 0.0000	0.540 0.0000
Dprof.	-0.136 0.0000	-0.146 0.0000	-0.109 0.0000	-0.156 0.0000	0.015 0.4178	-0.020 0.2714	0.642 0.0000	-0.025 0.2908	-0.100 0.0000	-0.105 0.0000	-0.098 0.0000	-0.073 0.0001	-0.126 0.0000	0.263 0.0000
Dchloro	-0.026 0.2357	-0.032 0.1514	-0.032 0.1447	0.027 0.2348	-0.040 0.0667	0.045 0.0391	0.023 0.2966	0.566 0.0000	0.022 0.4161	-0.021 0.3454	0.023 0.3058	0.068 0.0022	0.044 0.0455	-0.029 0.1837
DSST	0.234 0.0000	0.248 0.0000	0.130 0.0000	0.138 0.0000	0.093 0.0001	0.065 0.0047	-0.101 0.0000	0.008 0.7902	0.665 0.0000	0.107 0.0000	0.081 0.0004	0.069 0.0026	0.142 0.0000	-0.251 0.0000
DSLA	0.168 0.0000	0.138 0.0000	0.123 0.0000	0.178 0.0000	0.056 0.0024	0.155 0.0000	-0.056 0.0023	0.026 0.2720	0.066 0.0039	0.600 0.0000	0.279 0.0000	0.359 0.0000	-0.065 0.0005	-0.210 0.0000
DU	0.197 0.0000	0.178 0.0000	0.133 0.0000	0.168 0.0000	0.069 0.0002	0.207 0.0000	-0.015 0.4179	0.017 0.4649	0.060 0.0096	0.275 0.0000	0.556 0.0000	0.260 0.0000	0.036 0.0546	-0.166 0.0000
DV	0.147 0.0000	0.131 0.0000	0.086 0.0000	0.188 0.0000	0.074 0.0001	0.136 0.0000	-0.091 0.0000	-0.005 0.8363	0.033 0.1487	0.402 0.0000	0.226 0.0000	0.707 0.0000	-0.105 0.0000	-0.178 0.0000
Mgr.SLA	0.198 0.0000	0.169 0.0000	0.161 0.0000	0.137 0.0000	0.027 0.1453	-0.030 0.1051	-0.063 0.0006	-0.016 0.4969	0.094 0.0000	1.000 0.0000	0.382 0.0000	0.521 0.0000	-0.198 0.0000	-0.307 0.0000

Tableau 1.5 : Synthèse des résultats de l'analyse du coefficient de corrélation du rang de Spearman (valeurs de ρ au dessus des valeurs de p) ; les corrélations fortement significatives ($p < 0.001$ et $\rho \geq 0.50$) sont en gras

L'ensemble des corrélations fortement significatives (au seuil de 0.001) et pour lesquelles le coefficient atteint au moins la valeur de 0.50 sont mises en évidence (Tableau 1.5). Nous considérerons que ce seuil relativement bas nous affranchit du risque de corrélations dans les GAM. On remarque que l'ACP et les coefficients de corrélation du rang de Spearman mettent en évidence des corrélations fortes entre les variables réponses envisagées pour les GAM: captures d'espadon et captures de germon, captures totales et captures de thonidés, CPUE d'espadon et captures totales (Tableau 1.5)...Afin d'en limiter le nombre et faciliter les

interprétations, on choisira de ne conserver que les captures et CPUE d'espadon, espèce cible de la pêche et objet de notre étude, comme variables réponses des GAM.

L'objectif principal des analyses préliminaires était d'identifier les variables explicatives fortement corrélées afin de les exclure des GAM. A propos des variables explicatives, les associations observées dans l'ACP sont confirmées à la lumière des corrélations présentées dans le Tableau 1.5. On décidera aussi de ne conserver que l'intervalle inter-hameçons et la durée de filage ($dt1$), à partir de laquelle est calculée la distance filée). De même la durée de virage ($dt3$), durée la plus variable selon les filages, est corrélée à la durée totale de pêche ($dtot$) et on ne conservera pas cette dernière. La durée de dérive ($dt2$), corrélée à aucun autre paramètre, sera conservée. La différence de temps entre le coucher du soleil et l'heure de filage ($diffSoleil$) étant initialement estimée de manière approximative (l'heure de coucher du soleil était calculée pour le Port de la Pointe des Galets et non pas pour chaque point de pêche), on ne conservera que l'heure de filage ($hdebfil$), précisément relevée par chaque patron pêcheur.

Il apparaît enfin que les deux indices « de discontinuité » sont corrélés l'un à l'autre pour tous les paramètres satellitaires. Même si les coefficients de corrélation (R^2) ne sont pas excessivement élevés, il nous a semblé préférable qu'une seule variable de discontinuité par paramètre soit introduit dans nos analyses, afin de faciliter les interprétations et d'éviter que les effets se masquent mutuellement. Le choix de l'un ou l'autre des indices a alors été établi selon plusieurs critères. Ainsi, pour la composante méridienne (nord-sud) du courant géostrophique, on observe que la variable $Mgr.V$, en plus d'être corrélée à DV , est aussi corrélée à $Mgr.SLA$: on a donc décidé de conserver DV , *a fortiori* plus indépendante que $Mgr.V$. Pour les autres paramètres, on décide de conserver ceux pour lesquels le plus grand nombre de filages est renseignés (Tableau 1.3), soit $Mgr.SST$ et $Dchloro$. Pour les paramètres identiquement renseignés ($Mgr.U$ vs. DU et $Mgr.SLA$ vs. DSL , 2904 filages pour chacun), on choisira arbitrairement les valeurs de maximum de gradient $Mgr.U$ et $Mgr.SLA$. Le modèle complet s'écrit alors comme suit :

$$\log(SWO+1) = s(nbham) + s(longlead) + s(lstick) + s(interham) + s(dt1) + s(dt2) + s(dt3) + s(hdebfil) + s(diffLune) + s(jourlun) + s(lune) + s(profondeur) + s(chloro) + s(SST) + s(SLA) + s(U) + s(V) + s(Mgr.profondeur) + s(Dchloro) + s(Mgr.SST) + s(Mgr.SLA) + s(Mgr.U) + s(DV)$$

Tous les modèles simples à une variable ont aussi été testés avec le nombre maximal de filages renseignés (Tableau 1.3), sous la forme :

$$\log(SWO+1) = s(variable_i), i \in [1;23]$$

La formulation des GAM implique de ne considérer que les filages intégralement renseignés pour les valeurs des 23 paramètres introduits. Seuls 954 filages (sur les 2915 filages rectilignes initiaux, moins de 33%) remplissent cette condition. Afin de proposer des interprétations sur un jeu de données plus étendu, on a décidé de comparer ce modèle complet à deux modèles dits « réduits » :

- l'un réduit aux variables d'effort (ou facteurs opérationnels), ajusté sur 2207 filages, 75% du jeu de données initial

$$\log(SWO+1) = s(nbham) + s(longlead) + s(lstick) + s(interham) + s(dt1) + s(dt2) + s(dt3) + s(hdebfil) + s(diffLune)$$

l'autre réduit aux variables environnementales (ajusté sur 1312 filages, 45% du jeu de données initial), sur les captures :

$\log (SWO+1) = s(\text{jourlun}) + s(\text{lune}) + s(\text{profondeur}) + s(\text{chloro}) + s(\text{SST}) + s(\text{SLA}) + s(\text{U}) + s(\text{V}) + s(\text{Mgr.profondeur}) + s(\text{Dchloro}) + s(\text{Mgr.SST}) + s(\text{Mgr.SLA}) + s(\text{Mgr.U}) + s(\text{DV})$

et les CPUE (définition classique) :

$\log ((SWO+1)*1000/nbham) = s(\text{jourlun}) + s(\text{lune}) + s(\text{profondeur}) + s(\text{chloro}) + s(\text{SST}) + s(\text{SLA}) + s(\text{U}) + s(\text{V}) + s(\text{Mgr.profondeur}) + s(\text{Dchloro}) + s(\text{Mgr.SST}) + s(\text{Mgr.SLA}) + s(\text{Mgr.U}) + s(\text{DV})$

Des modèles encore plus réduits ont été testés à la suite des résultats de la sélection des variables par le critère d'Akaike. L'ensemble des analyses a été mené avec le logiciel S-Plus.

1.4.4 Résultats des ajustements aux modèles

1.4.4.1 Modèle complet et modèles simples univariés

Le modèle complet des captures explique près de la moitié de la variance totale des données (pseudo $R^2 = 0.48$) et les 6 premières variables significatives ($p(F) < 0.01$) représentent près de 60% de l'inertie totale du modèle. Ce sont tous des descripteurs de l'effort de pêche. A elles seules, les deux premières variables, à savoir la longueur des avançons de bouées et le nombre d'hameçons, expliquent plus de 31% de cette inertie. La première variable environnementale intervient en 7^{ème} position (gradient maximum d'anomalie de hauteur d'eau Mgr.SLA, $p(F) < 0.05$). On notera aussi que les modèles simples, tous significatifs ($p(F) < 0.01$, sauf la chlorophylle (chloro), l'amplitude de chlorophylle (Dchloro) et l'amplitude du courant géostrophique nord-sud (DV), n'expliquent chacun qu'une infime part de la variabilité des captures d'espadon. Seules les variables descriptives de l'effort de pêche nominal (nbham et durée de filage dt1) et des captures (durée de virage dt3) semblent en expliquer une part plus conséquente (de l'ordre de 10%).

	p(F) Modèle complet	Pseudo R² Modèles simples	p(F) Modèles simples	NparF Modèle Complet	% inertie cumulé Modèle Complet
longlead	0,0000	0,0103	0,0000	15,1389	18,90
nbham	0,0000	0,0926	0,0000	9,7289	31,04
dt3	0,0002	0,1335	0,0000	6,6989	39,40
interham	0,0011	0,0127	0,0000	5,3990	46,14
dt2	0,0017	0,0263	0,0000	5,0956	52,50
hdebfil	0,0041	0,0296	0,0000	4,4614	58,07
<i>Mgr.SLA</i>	<i>0,0130</i>	0,0554	0,0297	3,6116	62,58
<i>dt1</i>	<i>0,0173</i>	0,1142	0,0026	3,4029	66,83
<i>SST</i>	<i>0,0212</i>	0,0233	0,0000	3,2519	70,89
<i>V</i>	<i>0,0215</i>	0,0102	0,0000	3,2400	74,93
<i>lune</i>	<i>0,0434</i>	0,0045	0,0027	3,1535	78,87
<i>Mgr.SST</i>	<i>0,0481</i>	0,0158	0,0067	2,6448	82,17
<i>SLA</i>	0,1041	0,0191	0,0000	2,0591	84,74
<i>U</i>	0,1150	0,0247	0,0000	1,9824	87,22
<i>profondeur</i>	0,1564	0,0488	0,0000	1,7440	89,39
<i>diffLune</i>	0,2175	0,0071	0,0001	1,4835	91,25
<i>Mgr.U</i>	0,2633	0,0331	0,0091	1,3302	92,91
<i>Istick</i>	0,2867	0,0415	0,0000	1,2607	94,48
<i>jourlun</i>	0,3735	0,0064	0,0031	1,0413	95,78
<i>DV</i>	0,3815	0,0326	0,3643	1,0234	97,06
<i>chloro</i>	0,4330	0,0026	0,6865	0,9151	98,20
<i>Dchloro</i>	0,5066	0,0064	0,0836	0,7777	99,17
<i>Mgr.profondeur</i>	0,5738	0,0111	0,0003	0,6651	100

Pseudo $R^2 = 0.4845355$

Tableau 1.6 : Statistiques d'ajustement du modèle complet (n°1, 954 filages) et des modèles simples univariés (nombre de filages : Tableau 1.3) pour les 23 variables introduites (en gras : termes significatifs au seuil 0.01 ; en italique : termes significatifs au seuil 0.05)

Afin de proposer une formulation plus parcimonieuse du modèle, on a procédé à une sélection selon le critère d'information d'Akaike (AIC) et ce grâce à la fonction `step.gam` de S+. Le

modèle sélectionné conserve finalement 13 variables sur les 23 variables introduites (Tableau A.1²⁰). Les 7 premières variables (toutes des variables d'effort sauf l'indice lunaire) représentent près des trois quarts (74.30 % d'inertie cumulée, Tableau A.1) de l'inertie totale du modèle (pseudo $R^2 = 0.45$). En considérant les deux premiers facteurs environnementaux significatifs ($p(F) < 0.01$ pour l'indice lunaire et le gradient maximum de SLA, grisé clair dans le Tableau A.1), l'inertie globale cumulée atteint 79.6%. On peut ainsi considérer que ces 8 premières variables introduites expliquent près de 36% ($0.79 \times 0.45 = 0.36$) de la variabilité initiale des données.

1.4.4.2 Modèles réduits

Afin de comparer les résultats des modèles entre eux, on a d'abord modélisé la relation testée sur les 954 filages conservés par le modèle complet (Tableau A.2) et on a vérifié la cohérence avec les résultats du modèle complet (la variable réponse est toujours les captures).

Le critère d'AIC conserve exactement tous les facteurs introduits pour un pseudo R^2 identique, quasiment égal à la valeur du modèle complet (0.41). On observe les mêmes variables significatives, quasiment dans le même ordre en termes d'inertie, si ce n'est l'apparition de la durée de filage (dt1) et l'heure de début de filage (hdebfil) qui devient significative ($p(F) < 0.01$).

Puis on a ajusté le modèle sur tous les filages renseignés par ces 9 variables opérationnelles (2207 filages, Tableau A.3). La sélection de modèle par le critère d'AIC n'apporte pas de changement au modèle. On observe une chute marquée du pseudo- R^2 (de 0.41 à 0.29). L'ordre d'importance explicative des variables change aussi, puisque les durées de virage (dt3) et de filage (dt1) deviennent plus significatifs que le nombre d'hameçons (nbham).

De la même façon que pour les variables d'effort, on a d'abord établi un modèle réduit aux variables d'environnement à partir du jeu de données du modèle complet (Tableau A.4). En cohérence avec le modèle complet, le pseudo R^2 devient réellement inférieur à celui obtenu à partir des seules variables opérationnelles. Cela signifie que *les descripteurs de l'effort expliquent mieux la variabilité des captures d'espadon que les variables environnementales introduites dans notre analyse.*

Concernant les CPUE (Tableau A.5), l'ordre des facteurs significatifs est sensiblement le même que pour les captures, mais le pseudo- R^2 est encore moins élevé. Le Tableau A.6 récapitule les valeurs de $p(F)$ et de pseudo- R^2 pour chacun des modèles simples (CPUE vs. facteurs environnementaux). La sélection par le critère d'AIC ne conserve que les variables significatives au seuil minimal de 0.05, tout en conservant un pseudo- R^2 à peine moins élevé de 0.26 pour les captures (Tableau A.7) mais faible de 0.19 pour les CPUE (Tableau A.8).

Concernant les captures, les variables les plus significatives sont le courant géostrophique nord-sud (V), le gradient maximum de l'anomalie de hauteur d'eau (Mgr.SLA) et la profondeur, lesquelles représentent près de la moitié de l'inertie du modèle (48.6% d'inertie cumulée, Tableau A.7). Au seuil de 0.01, la température de surface (SST) et le courant est-ouest (U) restent significatifs, permettant avec le jour lunaire (journun, $p(F) < 0.05$) d'atteindre plus de 80% de l'inertie (Tableau A.7). Les derniers paramètres significatifs à ce seuil sont le gradient maximum de température (Mgr.SST) et celui du courant est-ouest (Mgr.U). La composante nord-sud du courant géostrophique V ne devient plus significative au seuil de 0.01 concernant les CPUE, alors que la profondeur, le gradient maximum de SLA et la SST le demeurent. Le gradient maximum de la composante est-ouest de ce courant (Mgr.U) devient

20 Les statistiques d'ajustement des modèles suivants sont synthétisées à l'annexe A, tableaux A1 à A20.

par contre nettement plus significatif que pour les captures mais la valeur absolue de ce courant disparaît complètement de la sélection par le critère AIC, alors que la SLA apparaît faiblement. On retrouve donc grossièrement les mêmes variables significatives, dans des mesures différentes selon que la variable réponse soit les captures ou les CPUE d'espadon.

En intégrant dans le modèle les 1312 filages intégralement renseignés sur toutes les variables environnementales, on obtient les indices présentés aux Tableau A.9 et Tableau A.10. Le pseudo-R² baisse légèrement (0.21) pour les captures et nettement (0.13) pour les CPUE. Le gradient maximum du courant est-ouest (Mgr.U) devient beaucoup plus significatif au détriment du gradient de SLA (Mgr.SLA), tandis que le courant nord-sud V et la profondeur restent très significatifs. Pour les CPUE, le gradient de SLA n'est même plus significatif, au bénéfice du jour lunaire (p(F)<0.05). Dans les deux cas, les 4 premières variables atteignent presque 50% de l'inertie totale du modèle (en grisé dans les Tableau A.9 et Tableau 1.6). La température (SST) et le courant est-ouest (U) ne deviennent plus significatifs.

La procédure du critère d'AIC ne conserve que 8 variables au final, dont respectivement seules les 5 et 6 premiers restent significatifs au seuil de 0.05 pour les captures (Tableau A.11) et les CPUE (Tableau A.12). Les pseudo-R² chutent encore plus, en dessous de 0.20 et 0.13 respectivement. L'ordre des variables est encore différent entre captures et CPUE, le jour lunaire et la composante nord-sud du courant géostrophique (V) étant grossièrement échangés entre les deux modèles, et la SLA apparaissant toutefois légèrement significative pour les CPUE.

A partir des 8 variables conservées par le critère d'AIC, un nouveau modèle a été ajusté à l'ensemble des filages pour lesquels ces variables étaient renseignées (1876 filages, Tableau A.13 pour les captures et Tableau A.14 pour les CPUE):

$$\log(SWO+1) = s(\text{jourlun}) + s(\text{profondeur}) + s(\text{SST}) + s(\text{SLA}) + s(\text{V}) + + + s(\text{Mgr.SST}) + s(\text{Mgr.SLA}) + s(\text{Mgr.U})$$

De cette analyse, il apparaît que la variable la plus significative est le gradient maximum du courant est-ouest Mgr.U pour les captures et le jour lunaire pour les CPUE. La température de surface SST redevient significative (p(F)<0.01 pour captures et CPUE). Les trois premiers paramètres représentent plus de la moitié de l'inertie (en grisé dans les tableaux : 53.6% pour les captures et 61.5% pour les CPUE), mais le pseudo-R² est toutefois devenu très faible (17% seulement de la variance expliquée pour les captures, à peine plus de 10% pour les CPUE).

1.4.4.3 Discussion sur les ajustements

La Figure 1.29 récapitule les valeurs de pseudo-R² obtenues et le nombre de variables introduites dans les modèles (pour les captures). Les neuf modèles testés ont un pouvoir explicatif décroissant : ceci s'explique par le choix de ne conserver que les modèles les plus restreints et pertinents au regard du critère d'AIC (modèles n^{os} 2, 6 et 8) et de séparer les apports des variables d'effort (modèles n^{os} 3 et 4) des variables environnementales (modèles n^{os} 5 à 9). Le « meilleur » modèle au regard de la valeur du pseudo-R² reste le modèle complet n^o1, établi à partir des 23 facteurs introduits initialement. La restriction aux seules variables d'effort ne fait chuter le pseudo-R² que de 0.48 à 0.41 (du modèle n^o1 au modèle n^o3), alors que 15 variables ont été retirées de l'analyse.

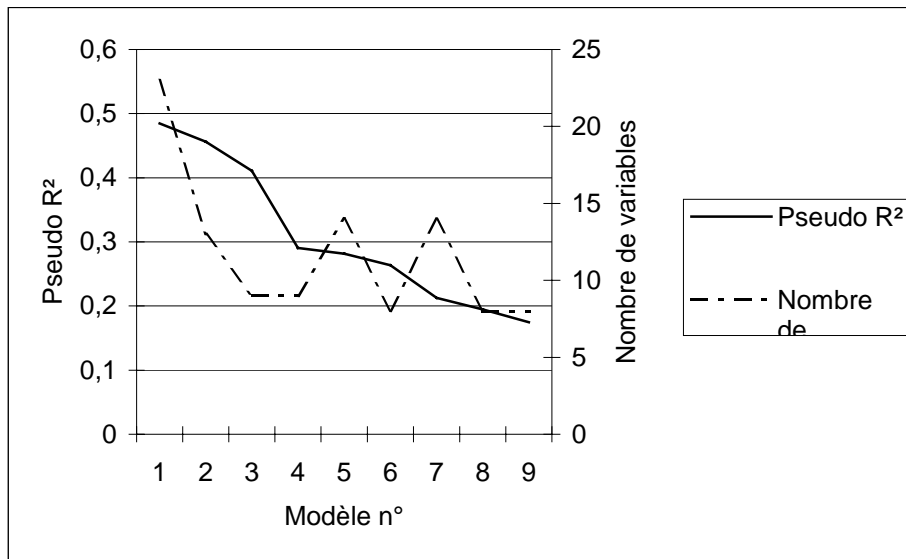


Figure 1.29 : Valeurs de pseudo-R² et nombre de variables des 9 modèles ajustés sur les captures

Les Tableau 1.7 et Tableau 1.8 synthétisent les résultats de tous les modèles testés. Les facteurs significatifs sont classés dans l'ordre de leur contribution dans le gain de variance cumulé de chaque modèle.

Modèle n°	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
Description	Complet		Complet, sélectionné par AIC		Variables d'effort (sur jeu modèle complet)		Variables d'effort		Variables d'environnement (sur jeu modèle complet)		Variables d'environnement, sélectionnées par AIC (sur jeu modèle complet)		Variables d'environnement		Variables d'environnement, sélectionnées par AIC		Variables d'environnement sélectionnées par AIC	
Nombre de filages	954		954		954		2207		954		954		1312		1312		1876	
Nombre de variables introduites	23		23		9		9		14		14		14		14		8	
pseudo R ²	0.484		0.456		0.411		0.291		0.281		0.264		0.213		0.194		0.175	
Ordre et inertie (%) des termes significatifs	longlead	18.9	longlead	21.2	longlead	32.8	dt3	26.8	V	14.8	V	17.9	V	16.6	V	23.6	Mgr.U	25.88
	nbham	12.1	nbham	12.1	nbham	18.0	longlead	22.2	Mgr.SLA	12.4	Mgr.SLA	15.7	Mgr.U	11.1	Mgr.U	15.8	SST	16.16
	dt3	8.4	dt3	10.4	dt3	12.3	dt1	9.8	profond.	11.7	profond.	15	profond.	10.3	profond.	14.7		
	interham	6.7	lune	9.4	interham	10.2	interham	9.4	SST	9.8	SST	13.5					jourlun	11.59
	dt2	6.4	interham	7.7	dt2	6.7	hdebfil	9.2	U	9.7	U	10.7	Mgr.SLA	8.5	Mgr.SLA	12.2		
	hdebfil	5.6	dt2	7.2	dt1	6.5	nbham	8.5	Mgr.SST	8.0	jourlun	9.5	jourlun	7.4	jourlun	10.6		
	Mgr.SLA	4.5	hdebfil	6.2	hdebfil	5.8	lstick	5.6	Mgr.U	7.1	Mgr.SST	8.9						
	dt1	4.2	Mgr.SLA	5.3	diffLune	5.4	dt2	4.2			Mgr.U	8.7						
	SST	4.1	SST	4.9			diffLune	4.1										
	V	4.0	dt1	4.5														
	lune	3.9	SLA	4.4														
	Mgr.SST	3.3	Mgr.SST	4.0														
Inertie totale cumulée des termes significatifs(%)	82.2		97.5		97.7		100		73.5		100		53.9		76.9		53.6	

Tableau 1.7 : Tableau récapitulatif des modèles testés sur les captures d'espadon, par ordre de pseudo-R² décroissant

Modèle n	5bis		6bis		7bis		8bis		9bis	
Description	Variables d'environnement (sur jeu modèle complet)		Variables d'environnement, sélectionnées par AIC (sur jeu modèle complet)		Variables d'environnement		Variables d'environnement, sélectionnées par AIC		Variables d'environnement sélectionnées par AIC	
Nombre de filages	954		954		1312		1312		1876	
Nombre de variables introduites	14		14		14		14		8	
pseudo R²	0.205		0.191		0.138		0.122		0.102	
Ordre et inertie (%) des termes significatifs	profondeur	13.3	profondeur	16.3	V	14	jourlun	25.3	jourlun	23.8
	SST	13.2	Mgr.SLA	16.0	Mgr.U	12.8	Mgr.U	17.2	Mgr.U	19.7
	V	12.9	SST	14.2	profondeur	11.2			SST	17.9
	Mgr.SLA	12.7	Mgr.U	11.8			<i>profondeur</i>	14.3	profondeur	10.5
					<i>jourlun</i>	9.2	V	11.7		
	<i>Mgr.SST</i>	9.8	<i>jourlun</i>	11.1			SLA	9.7	SLA	10.2
	<i>Mgr.U</i>	8.8	V	10.8			<i>Mgr.SLA</i>	8.7	V	9.7
			<i>Mgr.SST</i>	10.8						
			SLA	8.9						
Inertie cumulée des termes significatifs(%)	70.8		100		47.2		87.0		91.9	

Tableau 1.8 : Tableau récapitulatif des modèles testés sur les CPUE d'espadon

En conclusion, il ressort que les variables les plus significatives du modèle complet initial (Tableau 1.6) le restent largement dans les modèles restreints aux variables d'effort : longueur des avançons de bouées (longlead), nombre d'hameçons (nbham), durée de virage (dt3), de filage(dt1) et (dans une moindre mesure) de dérive (dt2), intervalle moyen inter-hameçons (interham), nombre de cyalumes (Istick) et heure de début de filage (hdebfil). L'intervalle de temps avec le lever de lune (diffLune) est moins significatif.

Concernant les variables environnementales, les variables les plus significatives que l'on retrouve dans quasiment tous les modèles sont la composante méridienne du courant géostrophique (V), le gradient maximum d'anomalie de hauteur d'eau (Mgr.SLA), le gradient maximum de la composante zonale du courant géostrophique (Mgr.U), la profondeur et la température (SST). La composante zonale du courant géostrophique (U), le jour lunaire (jourlun), l'anomalie de hauteur d'eau (SLA) et le gradient maximum de température (Mgr.SST) apparaissent aussi de manière moins marquée.

1.4.5 Représentations graphiques des modèles

Seules les variables les plus significatives au regard des résultats présentés dans les paragraphes précédents sont détaillées. Lorsque les représentations graphiques sont similaires pour des modèles établis à la fois sur les captures et les CPUE (la plupart des cas), une seule des deux courbes sera présentée. De même, les courbes identiques pour des modèles différents (modèle complet et modèles réduits par exemple) ne sont présentées que pour le modèle complet. Sur chaque graphique, la densité des données est représentée en abscisse. Les intervalles de confiance (95%) des relations sont aussi représentés en pointillés.

La forme des relations pour chacune des variables introduites apporte des éléments de compréhension du processus de capture, que l'on peut tâcher de décomposer de manière analytique variable par variable. Les courbes présentent toutes un aspect non-linéaire.

1.4.5.1 Captures vs. variables d'effort

La longueur des avançons de bouées (longlead) est la variable la plus significative des variables d'effort. La forme de la courbe est très semblable pour les modèles n°1 et 3 (Figure 1.30): les avançons les plus courts (moins de 10 brasses) semblent moins efficaces, tandis qu'après 12 brasses, on observe une relative stabilisation de l'influence sur les captures. Au delà de 15 brasses, l'intervalle de confiance élargi fait qu'il devient difficile d'interpréter une quelconque tendance sur les captures.

Cet effet est significatif mais il convient de l'interpréter avec précaution, puisque les valeurs de longueurs d'avançons reportées par les pêcheurs dans les carnets de pêche sont des moyennes établies sur la longueur de toute la ligne, elle-même constituée de sections aux longueurs d'avançons différentes... Mais comme les pêcheurs réunionnais utilisent quasi systématiquement tous des avançons d'hameçons de longueur comprise entre 5 et 7 brasses, la longueur des avançons de bouée, même approximative, fournit un élément de discussion objectif sur la profondeur théorique maximale atteinte par les lignes de pêche. On peut ainsi estimer cette profondeur par la somme des longueurs suivantes : environ 10 brasses -18 m- d'avançons de bouées, 5 à 7 brasses -9 à 13 m- d'avançons d'hameçons et moins de 20 brasses – < 40 m- de courbure de la ligne mère du fait du filage très tendu, soit une profondeur de pêche maximale d'environ 60 m (en tous cas vraisemblablement très inférieure à 100 m).

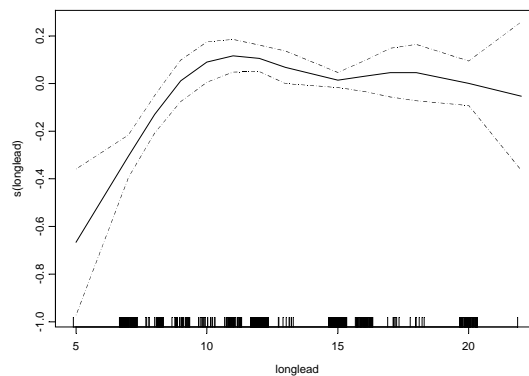


Figure 1.30 : Relation modélisée entre les captures d'espadon et la longueur des avançons de bouées (longlead) (modèle n°1)

Le nombre d'hameçons est la variable d'effort nominal la plus utilisée à la palangre. On observe qu'ici la relation apparaît quasi linéaire avec les captures, pour les filages de 700 à 1700 hameçons (soit 97% de l'ensemble des données, Figure 1.31). Au delà de cette valeur, un seuil semble apparaître mais l'intervalle de confiance s'élargit beaucoup par manque d'information.

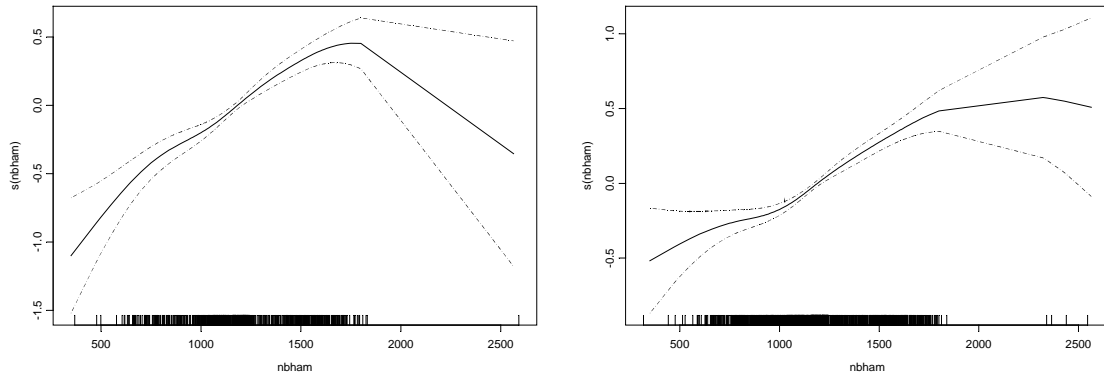


Figure 1.31 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et le nombre d'hameçons filé (nbham) (à gauche : modèle n°1; à droite : modèle n°3)

La durée de filage, en partie corrélée au nombre d'hameçons (ρ de Spearman = 0.42, $p < 0.01$, Tableau 1.5), présente un profil proche (Figure 1.32) sans tendance initiale croissante (voire une légère baisse un peu avant 4 heures de filage). Au delà de 5 heures de filage, l'influence sur les captures chute, correspondant grossièrement à 1500 hameçons filés (les Figure 1.10 et Figure 1.11 permettent de relier la longueur de ligne au nombre d'hameçons filés, selon l'intervalle moyen entre deux hameçons).

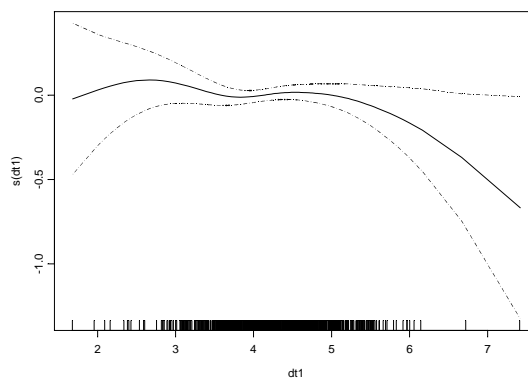


Figure 1.32 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et la durée de filage (dt1) (modèle n°1)

La forme des relations pour l'intervalle moyen entre hameçons (Figure 1.33) apparaît très différente entre le modèle complet (n°1) et le modèle réduit (n°3), mais dans les deux cas, on observe une baisse des captures lorsque les hameçons sont plus proches les uns des autres (moins de 40 mètres). Entre 40 et 60 mètres, la tendance est positive sur les captures (plus nettement marquée pour le modèle complet), puis l'intervalle moyen de 60 mètres semble constituer un seuil bien marqué. Pour le modèle complet, la forte variabilité de la courbe ne permet pas d'interpréter formellement la tendance alors que pour le modèle réduit, la chute des captures apparaît de manière beaucoup plus marquée. L'intervalle inter-hameçons intègre les effets du

nombre d'hameçons et de la durée de filage (proportionnelle à la longueur de ligne filée). En deçà de 40 mètres (soit un nombre d'hameçons assez élevé, au delà de 700, et une durée de filage assez courte, de moins de 4 heures), les hameçons sont trop resserrés. Au delà, les captures augmentent, mais à partir de 60 mètres entre deux hameçons (correspondant vraisemblablement aux filages les plus longs), l'effet devient négatif sur les captures (effet moins marqué sur le modèle n°3).

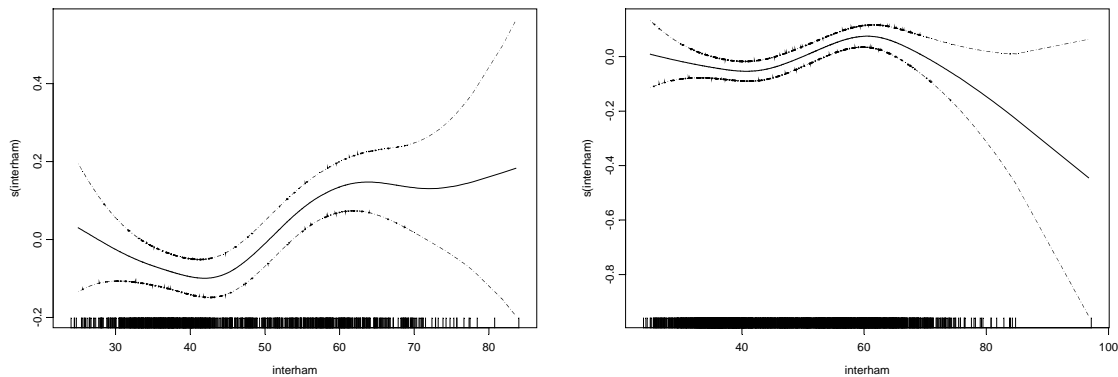


Figure 1.33 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et l'intervalle moyen entre hameçons (*interham*) (à gauche : modèle n°1; à droite : modèle n°3)

Une tendance similaire à celle observée sur le nombre d'hameçons et la durée de filage apparaît pour la durée de virage (Figure 1.34), avec une forme quasi linéaire jusqu'à 10 heures et un seuil nettement marqué au delà de cette valeur, où les captures diminuent (fortement pour le modèle réduit). Cet effet de la durée de virage sur les captures est assez classiquement observé à la palangre de surface (Ward *et al.*, 2004). On observe ainsi une augmentation linéaire puis une chute brutale des captures avec l'augmentation du temps de virage. L'effet du temps de dérive (Figure 1.35), hautement significatif dans le cas du modèle complet comme celui du modèle réduit, est plus difficile à interpréter : il indique un maximum vers 6 heures de dérive, puis une baisse relative jusqu'à 10 heures et une stabilisation au-delà. L'effet de l'heure de filage (Figure 1.36) est aussi lié au comportement de l'espadon, et sera discuté ultérieurement. La décroissance rapide de la relation jusqu'à 21h30, à partir de 15h30 (99.7% des filages renseignés) et surtout au delà de 16h45 (91% des filages), indique une inefficacité croissante de la pêche lorsque le filage commence plus tard dans la soirée, après le coucher du soleil.

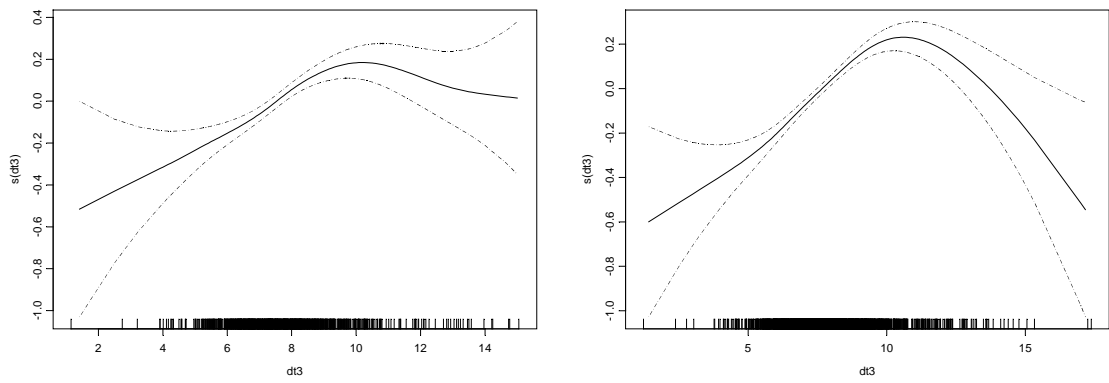


Figure 1.34 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et la durée de virage (dt_3) (à gauche : modèle n°1; à droite : modèle n°3)

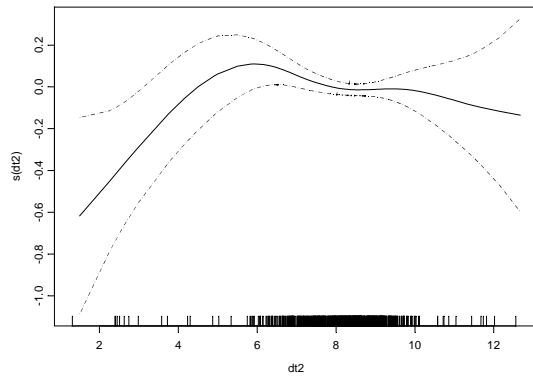


Figure 1.35 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et la durée de dérive (dt_2) (modèle n°1)

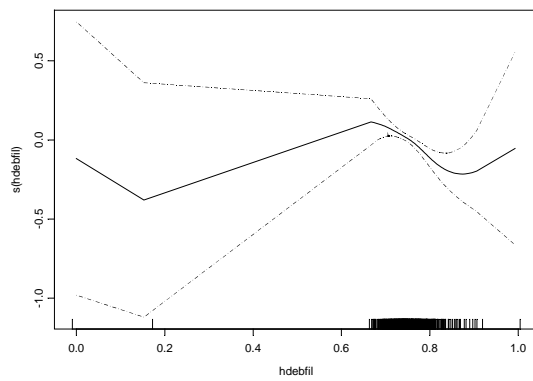


Figure 1.36 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et l'heure de début de filage ($hdebfil$) (modèle n°1)

L'effet très peu significatif de la différence de temps entre le début du filage et l'heure de lever de lune (calcul déjà très approximatif, cf. § 1.2, p.18) s'interprète difficilement : la tendance du modèle complet semble être à la décroissance des captures lorsque la lune se lève de plus en plus tard, mais le modèle réduit semble indiquer un effet négatif lorsque la lune se lève concomitamment au début du filage ($\text{diffLune} = 0$).

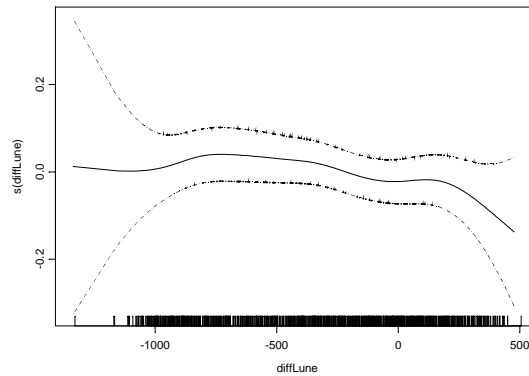


Figure 1.37 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et l'intervalle de temps entre l'heure de début de filage et le lever de lune (diffLune) (modèle n°1)

Le nombre de cyalumes, paramètre supposé très important pour les captures d'espadon, apparaît comme faiblement significatif, mais la tendance est conforme aux appréciations empiriques des pêcheurs (Figure 1.38) : les captures baissent lorsque le nombre de cyalumes utilisé diminue. L'effet apparaît plus significatif entre un cyalume respectivement tous les 2 et tous les 3 hameçons, au delà, le trop faible nombre d'observations n'autorise pas d'interprétation plus franche.

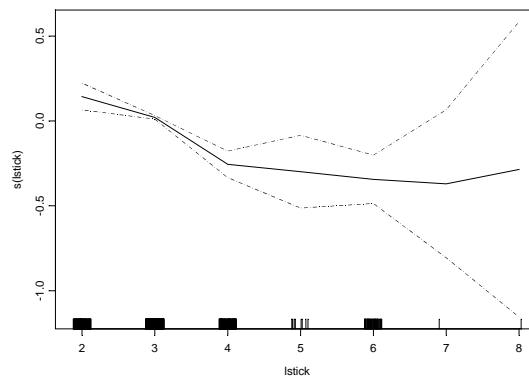


Figure 1.38 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et le nombre de cyalumes utilisés (lstick) (à gauche : modèle n°1; à droite : modèle n°3)

1.4.5.2 Captures et CPUE vs. facteurs environnementaux

Il est notable qu'aucun des facteurs liés à la couleur de l'eau (chloro ou Dchloro) n'aient une influence significative sur les captures et CPUE d'espadon dans aucun des modèles.

De même, l'effet de l'indice lunaire (lune) n'est jamais significatif pour les modèles réduits, il l'est juste pour le modèle complet n°2. Une analyse de variance simple montre que le facteur lunaire (un facteur qualitatif, en fait délicat à introduire dans les GAM) n'est pas significatif sur les résultats de captures ($p(F)=0.26$). Nos résultats doivent donc être interprétés avec prudence... La forme de la relation (Figure 1.39) indique que la période 4 (autour du dernier quartier, en lune dite « descendante ») semble plus propice aux captures d'espadon, avec dans une moindre mesure la période « opposée » (période 2), autour du premier quartier (« lune montante »). Les périodes de pleine lune (période 3) et de lune noire (période 1) semblent ainsi les moins propices (Tableau 1.1).

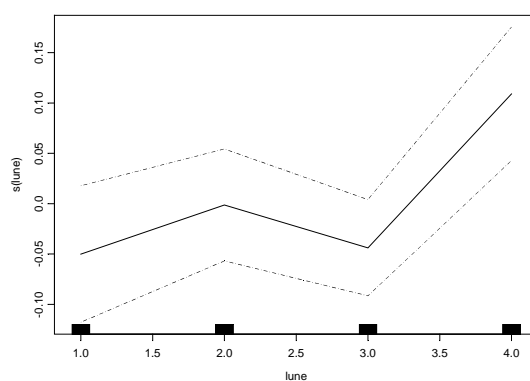


Figure 1.39 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et l'indice lunaire (lune) (modèle n°2)

Concernant les captures, la variable la plus significative des variables environnementales est la composante méridienne (nord-sud) du courant géostrophique dérivé de la SLA (V), autant pour les modèles complets que réduits (n°5, 6, 7 et 8 et n°5bis, 7bis et 8bis pour les CPUE). La forme de la relation (Figure 1.40) indique que les faibles valeurs de cette composante nord-sud constituent les conditions les plus propices aux captures et aux CPUE : ceci correspond à des courants de surface orientés principalement dans la composante zonale (est-ouest), ce qui n'est pas très étonnant du fait de la prédominance du Courant Sud-Equatorial (CSE) dans la zone de pêche réunionnaise. Il semble toutefois que les valeurs faiblement positives (courant faiblement orienté vers le nord, correspondant à l'orientation générale du CSE ; cf. Figure 2.6, p.84) aient un effet plus favorable. La tendance générale reste toutefois à une baisse des captures lorsque cette composante (du sud comme du nord, valeurs négatives ou positives) augmente significativement.

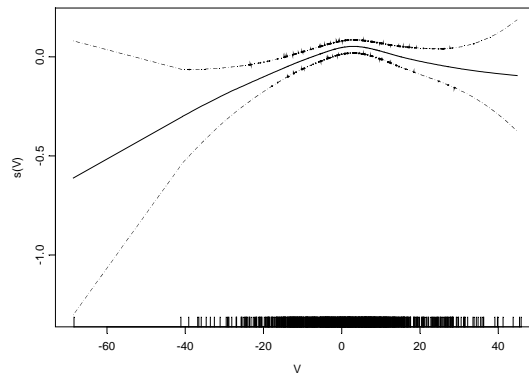


Figure 1.40 : Relations modélisées entre les captures d’espadon et la composante méridienne du courant géostrophique (v) (modèle complet n°5)

La valeur du gradient maximum de SLA (Mgr.SLA) est un terme significatif présent dans la plupart des modèles testés. Pour les faibles valeurs de gradients ($< 20\text{cm}$), l’effet sur les captures est nul mais il devient nettement positif au delà, particulièrement jusqu’à des valeurs de 40 cm de gradient horizontal (Figure 1.41). Des valeurs élevées de gradient de SLA correspondent à des zones de courants de surface plutôt forts : les observations précédentes (page précédente) sur la composante méridienne du courant laissent ainsi penser que ce sont les forts courants est-ouest qui sont les plus favorables.

Enfin, de la même manière que l’indice lunaire apparaît significatif dans le modèle complet intégrant les variables d’effort, l’effet de la SLA est faiblement significatif ($p < 0.05$) avec le modèle n°2 sélectionné par le critère AIC pour les captures et les modèles n°6bis et 9bis pour les CPUE. La forme de la relation indique une baisse relative des captures entre les valeurs négatives de SLA et les valeurs faiblement positives (Figure 1.42).

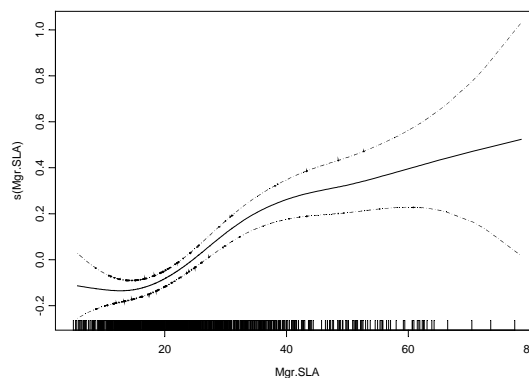


Figure 1.41 : Relations modélisées entre les captures d’espadon et le maximum du gradient d’anomalie de hauteur d’eau (Mgr . SLA) (modèle n° 5)

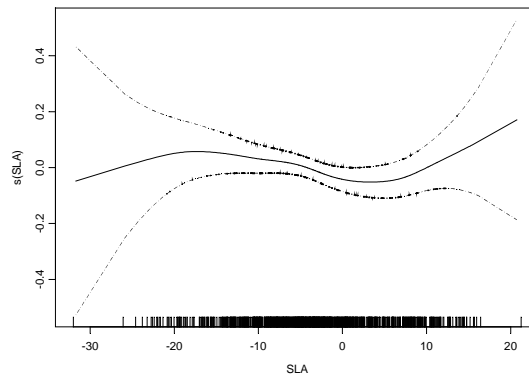


Figure 1.42 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et l'anomalie de hauteur d'eau (SLA) (modèle complet n° 2)

Le gradient maximum de la composante zonale du courant géostrophique (Mgr.U) constitue aussi un terme significatif dans plusieurs modèles (2^{ème} position pour le modèle réduit n°7bis et même 1^{ère} position pour le modèle final n°9bis). La forme initiale de la relation indique que plus les gradients sont marqués (jusqu'à 50cm.s^{-1}), plus les captures et CPUE augmentent (Figure 1.43). Cette relation s'atténue mais persiste jusqu'à des valeurs de 100cm.s^{-1} pour les captures, alors qu'elle se stabilise, puis décroît faiblement dans le cas des CPUE. Cette observation est consistante avec nos observations précédentes sur les gradients de SLA et la composante nord-sud du courant. La valeur du courant zonal (U) est quant à elle significative pour les modèles n°5 ($p < 0.05$) et n°6 ($p < 0.01$), concernant uniquement les captures. La forme de la relation est très proche de celle concernant la composante méridienne du courant : les courants les plus faibles seraient les plus propices aux captures, mais il semble que les valeurs positives de courant est-ouest seraient légèrement moins défavorables, au moins jusqu'à 20cm.s^{-1} .

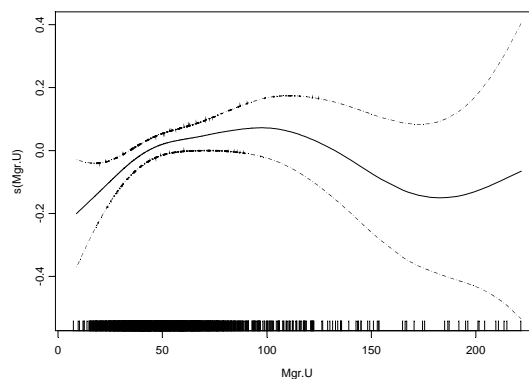


Figure 1.43 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et le maximum du gradient de la composante zonale du courant géostrophique (Mgr.U) (modèle final n° 9)

On remarque ainsi que les résultats concernant la SLA et ses produits dérivés (gradients horizontaux, courants géostrophiques et gradients de courants) peuvent apparaître contradictoires : là où les courants nuls semblent les plus favorables, les forts gradients de SLA (en théorie associés aux courants) le sont aussi... Ceci est dû au mode de calcul des courants géostrophiques, qui est différent de celui des gradients. Le diagnostique général sur ces paramètres est discuté ultérieurement.

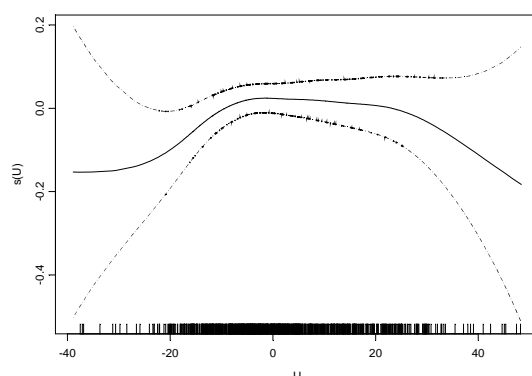


Figure 1.44 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et la composante zonale du courant géostrophique (U) (modèle complet n° 6)

La bathymétrie (profondeur) est un facteur hautement significatif des modèles testés, particulièrement concernant les CPUE. La forme des relations est assez semblable pour le modèle complet et le modèle réduit, avec une « forme en U » de la relation, pour les captures comme pour les CPUE (Figure 1.45). Les résultats de pêche semblent meilleurs à la fois dans les eaux du large très profondes (autour de 5000 m de profondeur) et autour des structures bathymétriques qui parsèment la zone de pêche (autour de 3000 m et au dessus). Le modèle réduit n°7 indique ainsi une baisse franche des captures lorsque le plancher océanique remonte vers la surface (de 5000 à 4000 m de profondeur), tandis que le modèle n°5bis indique une baisse des CPUE (moins marquée toutefois) jusqu'à 4500 m. Le modèle complet indique une augmentation légère des captures jusqu'à 3500 m, mais la variabilité de la relation est plus grande. Le modèle réduit indique un effet identique sur les CPUE, faible entre 4000 m et 2700 m de profondeur, avec aussi une forte variabilité. Au-delà de 2700 m, les captures ont tendance à baisser de nouveau, alors que les CPUE augmentent encore, mais avec un intervalle de confiance encore élargi. L'effet positif de certains hauts fonds (comme celui décrit par Baudry *et al.*, 1994, cf. Figure 2.8, p.85), autour desquels des patrons pêcheurs ont pu concentré leur effort et obtenir de bons résultats, pourrait expliquer la forme de cette relation et sera discuté ultérieurement.

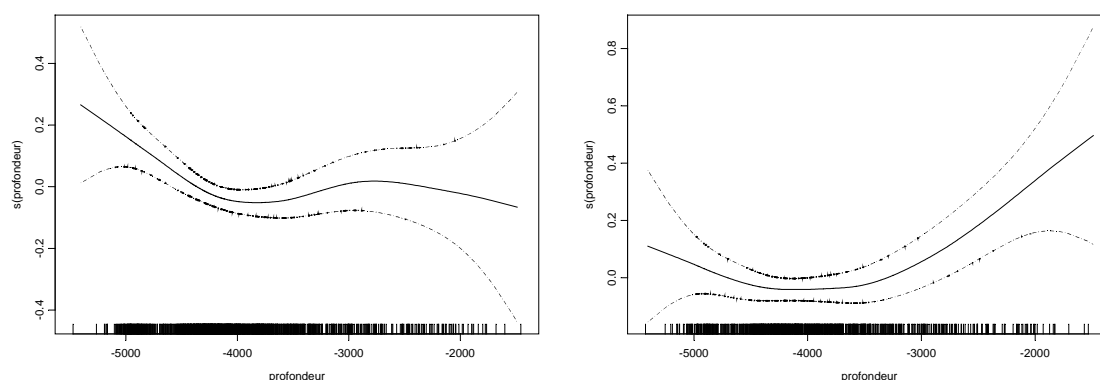


Figure 1.45 : Relations modélisées entre les captures (à gauche) et les CPUE (à droite) d'espadon et la bathymétrie (profondeur) (modèles n°7 et n°5bis)

La température de surface est une variable aussi significative dans plusieurs modèles. Dans la gamme de température la plus fréquentée par les navires réunionnais (entre 24°C et 29°C, soit 94% des filages renseignés), les captures semblent être favorisées dans des eaux de 24-25°C, puis baisser au-delà dans des eaux plus chaudes. Un minimum des CPUE est bien marqué pour les températures comprises entre 27°C et 28°C (Figure 1.46). Le gradient maximum de SST (Mgr.SST) est aussi un facteur significatif dans plusieurs modèles, mais plus faiblement. On observe alors un effet relativement positif de ces gradients sur les captures et CPUE d'espadon, au moins pour des gradients de moins de 5°C (Figure 1.47). Au delà, le trop faible nombre de données ne permet pas d'interpréter la tendance apparente de stagnation des captures.

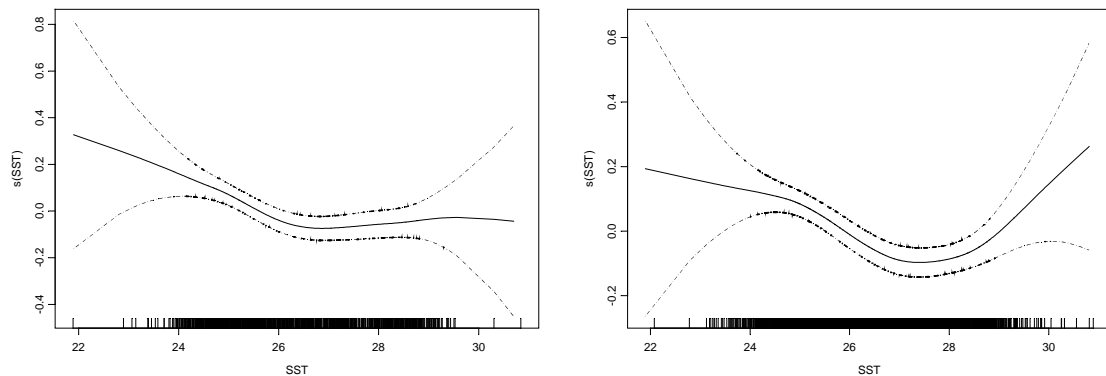


Figure 1.46 : Relations modélisées entre les captures (à gauche) et les CPUE (à droite) d'espadon et la température de surface (SST) (modèles complet n°5 et final n°9bis)

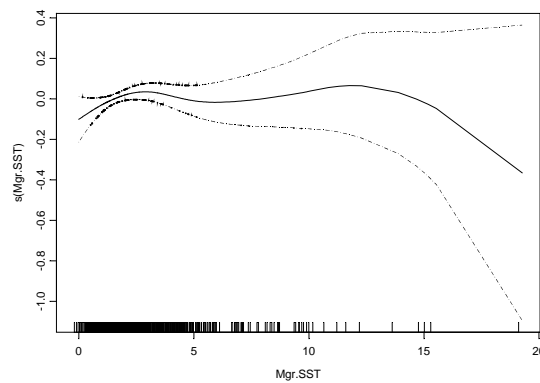
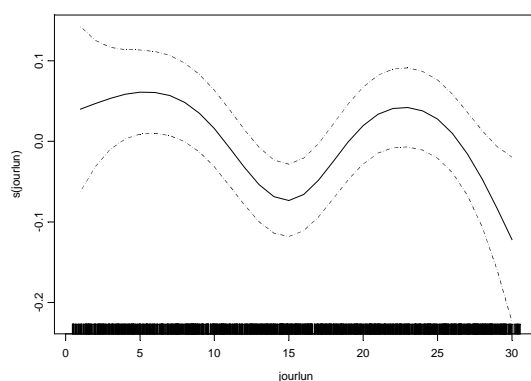


Figure 1.47 : Relations modélisées entre les captures d'espadon et le maximum de gradient de la température de surface (Mgr . SST) (modèle complet n°5)

La dernière variable environnementale significative est le jour lunaire (journun). La forme de la relation (Figure 1.48) est à rapprocher de celle de l'indice lunaire : les captures les plus propices semblent être observées autour des jours lunaires 5 et 25, soit en gros les périodes autour des premier et dernier quartiers.



**Figure 1.48 : Relations modélisées entre les CPUE d'espadon et le jour lunaire (jourlun)
(modèles réduits n°9bis)**

Après avoir dégagé les influences réciproques des différentes variables introduites dans nos analyses, il importe désormais d'en interpréter les tendances en les rapprochant des connaissances déjà rassemblées sur l'espadon dans la bibliographie disponible. Il s'agit ainsi de faire le point, dans la variabilité apparente des captures et des indices de CPUE, sur ce qui peut être le fait des stratégies de pêche (la partie « vulnérabilité » de la capturabilité du poisson) de ce qui peut être du aux déplacements de l'espadon entre les différentes zones de l'océan tropical, selon leurs caractéristiques océanographiques (la partie « accessibilité » de la capturabilité palangrière). Dans nos interprétations, nous avons séparé dans un premier temps les effets observés liés uniquement à l'effort de pêche de ceux liés aux facteurs environnementaux (ex : cyalumes et lune, longueur des avançons d'hameçons et profondeur de pêche associées aux effets de dynamique verticale des masses d'eau). Cette discussion de nos résultats nous permettra de proposer un bilan sur les hypothèses *a priori* cohérentes sur le comportement de l'espèce et les caractéristiques de répartition et de déplacement de sa population dans le bassin sud-ouest de l'océan Indien.

2 Compréhension des conditions de captures de l'espadon et hypothèses sur son comportement et ses déplacements

Nous discutons dans cette partie des différents déterminants des captures d'espadon sur la base des résultats des modèles GAM et de la littérature. Il nous a aussi semblé important de prendre en compte les éléments issus de la connaissance locale des pêcheurs réunionnais, connaissance empirique souvent négligée mais qui apporte des compléments à l'analyse scientifique (Kaneko *et al.*, 2001). Au cours du PPR a eu lieu au CRPMEM (Comité Régional des Pêches et Elevages Marins de La Réunion) une réunion rassemblant chercheurs et pêcheurs autour de la question des relations entre la configuration de l'environnement et la distribution des captures (14 mars 2001²¹). Cette réunion a permis de formaliser en partie les connaissances empiriques des pêcheurs, dont certains utilisent régulièrement les données satellitaires. Nous tenterons ensuite de construire des hypothèses sur le comportement et les déplacements de l'espadon en fonction d'une synthèse des connaissances des scientifiques et des pêcheurs.

2.1 Comment est capturé l'espadon à la palangre ? Compréhension de la vulnérabilité

Comme nos résultats l'indiquent, certains paramètres facilement collectés en routine auprès des patrons pêcheurs jouent un rôle privilégié dans la vulnérabilité de l'espadon: dans le cas du modèle n°1 (cf. Tableau 1.6, p.51), les 6 premières variables les plus significatives sont des variables d'effort et représentent près de 60% d'inertie cumulée de notre modèle. Les décisions techniques des pêcheurs dont témoignent ces variables influencent grandement les pêches d'espadon. Toutefois, il n'est pas exclu que leurs décisions stratégiques (*i.e.*, le positionnement de la ligne de pêche vis-à-vis du « paysage océanique ») soient aussi très importantes, même si on observe encore qu'une grande part de la variabilité des captures n'est pas expliquée par aucun de nos modèles (pseudo $R^2 < 0.5$).

Dans les modèles GAM, les variables liées aux heures et durées des opérations de pêche d'une part, et les variables liées au nombre et à la configuration des hameçons mis à l'eau d'autre part sont très significatives. L'influence des cycles lunaires qui conditionnent la décision de sortie en mer pour les pêcheurs, et celle des longueurs d'avançons de bouées, en relation avec la profondeur de pêche et l'habitat vertical de l'espèce cible, sont ensuite discutées (§ 2.1.1.4 et 2.1.2).

2.1.1.1 Un comportement actif de chasse au coucher du soleil

L'efficacité de l'engin de pêche apparaît meilleure lorsqu'un nombre maximal d'hameçons est filé au crépuscule, confirmant que les espadons sont des chasseurs actifs en sub-surface en fin d'après-midi, au coucher du soleil (18h00-19h00), dans des conditions de luminosité intermédiaire (Carey, 1990). Les expérimentations embarquées réalisées pendant le PPR confirment les résultats des GAM : 28 974 hameçons instrumentés ont été mis à l'eau sur 3 ans, au cours de 160 filages entre le 30 mai 1998 et le 24 novembre 2000 (Poisson et Reynaud, 2001). Les instruments utilisés étaient des horloges d'hameçon (« *hook-timers* » ; Figure 2.1) et des sondes bathymétriques posées sur les lignes (Boggs, 1992).

²¹ Les informations issues de cette réunion seront référencées dans la suite du document comme suit : CRPMEM, 2001



Figure 2.1 : Schéma de montage d'une horloge d'hameçon (A : agrafe, B : horloge, C : boucle d'attache sur l'avançon d'hameçon; le chronomètre se déclenche à partir de quelques kilos de traction, lorsqu'un poisson attaque sur l'appât ; schéma : M.Taquet, 2001)

Encadré 3 : Les proies de l'espadon

Les espadons adultes sont des prédateurs chassant à vue, se servant de leurs yeux très développés pour détecter leurs proies dans des eaux où la lumière est faible et diffuse (Moyle & Cech, 1996). Ils sont ainsi susceptibles de s'alimenter de jour en profondeur comme de nuit en surface. Les espadons utilisent leur rostre pour assommer leurs proies, vraisemblablement en donnant de vigoureux coups de têtes latéraux. Une fois les proies assommées ou tuées, ils les ingèrent en les happant. La ration journalière requise par un adulte a été estimée entre 0,9 et 1,6% de son poids corporel²², sa consommation annuelle atteignant de 3 à 6 fois son poids moyen sur l'année (Ward et Elscot, 2000). De fortes concentrations de métaux lourds, comme le mercure et le sélénium, peuvent s'accumuler dans la chair de l'espadon du fait de leur longue durée de vie, de leur position de prédateur final (*apex* prédateur) avec un métabolisme élevé (Monteiro et Lopes, 1990). Les analyses de contenus stomacaux effectués sur l'espadon ont permis de mettre en évidence une grande diversité de proies, qu'il est capable d'ingérer tout au long du nyctémère, à des profondeurs variables (Tableau 2.1).

Selon qu'il soit en habitat néritique ou pélagique, l'espadon va chasser de manière très opportuniste les espèces benthiques (de jour) ou pélagiques (de nuit), poissons, crustacés et céphalopodes. Ce sont les céphalopodes qui constituent son régime privilégié en milieu hauturier (60% de la ratio nocturne en nombre d'après Palko *et al.*, 1981), ainsi que les proies mésopélagiques qui migrent au sein de la couche diffusante vers la surface pendant la nuit (Hernandez-Garcia, 1995).

Décrites par plusieurs auteurs (Gong *et al.*, 1983 ; Murata et Hayase, 1983 ; Rodhouse *et al.*, 1983), les conditions les plus favorables aux fortes concentrations d'encornets (*Omnastrephes* sp. et *Illex* sp.) se retrouvent dans les zones frontales (front subtropical du Pacifique Nord, tourbillons du Gulf Stream, upwelling côtier à la rupture du plateau continental argentin²³...), où de forts gradients thermiques sont rencontrés, au niveau notamment des méandres de courants. La succession de convergences/divergences des courants de surface dans ces zones provoque des mélanges et des descente d'eau plus dense: c'est alors le siège de l'accumulation passive d'organismes de surface, enrichissant fortement le milieu pour les encornets, puis les autres grands prédateurs pélagiques. Les proies de la couche diffusante se concentrent dans la couche homogène pendant la nuit. L'espadon suit les encornets, qui remontent en surface avec ces proies, et les chasse en subsurface dès le coucher du soleil.

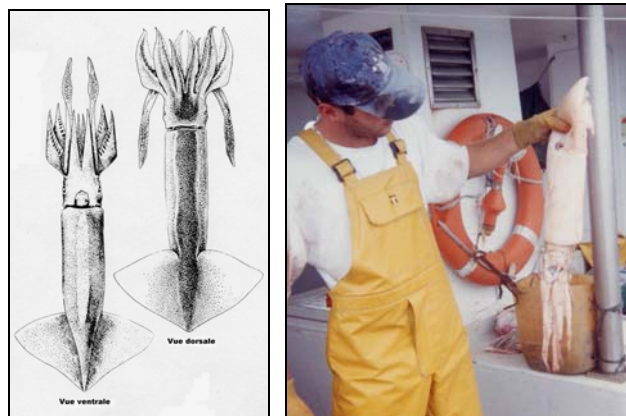


Figure 2.2 : Dessin de *Omnastrephes bartramii* (source FAO) et photo d'un d'encornet (espèce indéterminée) de plus de 1 kg trouvé dans un estomac d'espadon (photo : D. Guyomard)

²² On a estimé à seulement 12% le pourcentage d'estomacs vides des espadons capturés et analysés pendant le PPR (*comm. pers.* F.Poisson).

²³ L'appât utilisé par les pêcheurs réunionnais est d'ailleurs souvent de l'espèce *Illex argentinus* (*comm. pers.* M. Potier).

Groupes et espèces	Auteurs, zone	Habitat, préférences océanographiques
Céphalopodes <i>Omnastrephes</i> sp. <i>Omnastrephes bartramii</i> <i>Illex</i> sp. <i>Illex illecebrosus</i> <i>Illex argentinus</i> <i>Sthenotheuthis pteropus</i> <i>Todarodes sagittatus</i> <i>Moroteuthis</i> sp.	Palko et al. (1981), Atlantique NW Marsac et Potier (2002), Indien C. Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Seki (1999), Pacifique Nord Bertrand (1999), Pac. Sud Podesta <i>et al.</i> (1993), Atl. NW Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Rodhouse <i>et al.</i> (1983), Atl. Sud Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Bertrand (1999), Pac. Sud	Espèces fréquentant les zones de contact à fort gradient thermique les femelles mûres ont la même distribution thermique de nuit que l'espadon (24°C-30°C) Espèce profonde, couche diffusante
Poissons nectoniques <i>Engraulis</i> sp., Clupéidés, Scombridés	Palko et al. (1981), Atlantique NW Carey et Robison (1981), Atl.-Pac.	Pélagiques, dans la couche homogène
Poissons micronectoniques mésopélagiques Myctophidés <i>Myctophum selenops</i> Paralepididés <i>Bathylagus</i> sp. Diretmidés <i>Diretmoides parini</i> <i>Diretmus argenteus</i> Scopelarchidés Divers <i>Cubiceps pauciradiatus</i>	Carey et Robison (1981), Atl.-Pac. Bertrand (1999), Pac. Sud Carey et Robison (1981), Atl.-Pac. Bertrand (1999), Pac. Sud Bertrand (1999), Pac. Sud Carey et Robison (1981), Atl.-Pac. Marsac et Potier (2002), Indien C. Marsac et Potier (2002), Indien C. Bertrand (1999), Pac. Sud Marsac et Potier (2002), Indien C.	Organismes de la couche diffusante - en profondeur, sous la thermocline de jour - migrent vers la surface la nuit, où ils résident dans la couche homogène
Poissons bathypélagiques <i>Peprilus triacanthus</i> <i>Centrolophus medusophagus</i>	Carey (1990), Atl. NW Carey (1990), Atl. NW	Espèces intermédiaires entre le fond et la pleine eau, associées aux discontinuités de température (couche d'eau froide dans une eau plus chaude)
Poissons benthiques <i>Capros aper</i> Gadidés <i>Micromesistius poutassou</i>	Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW	Habitat benthique (régime diurne de l'espadon)
Crustacés	Palko et al. (1981), Atlantique NW Hernandez-Garcia (1995), Atl. NW Marsac et Potier (2002), Indien C.	Benthiques et pélagiques

Tableau 2.1 : Synthèse des différents types de proies de l'espadon répertoriées dans la littérature

Les heures de captures de l'espadon indiquent que l'animal est actif sur l'appât très tôt à la mise à l'eau de la ligne : 60% des espadons capturés sur ces horloges l'étaient dans les 4 premières heures après cette mise à l'eau, dont 17% dès la première heure. Poisson et Reynaud (2001) décrivent des résultats détaillés : le nombre d'espadons capturés par nombre d'hameçons équipés d'horloges tendait à augmenter de 19h00 à 21h00, puis à diminuer jusqu'à 1h00 du matin pour devenir quasi nul en fin de nuit. Ceci confirme les observations de Carey (1990) selon lesquelles l'espadon remonte en surface dès la fin de la journée, heures de mise à l'eau des palangres, et indiquer qu'il s'agit d'un comportement de recherche trophique actif. La fraîcheur de l'appât peut aussi jouer un rôle, l'appétence diminuant avec le temps, mais les résultats des quelques filages réalisés par certains patrons pêcheurs de jour ne semblaient pas être aussi efficaces que pendant la nuit. Les lignes sont filées juste au coucher du soleil, pour que l'appât soit attractif à l'heure à laquelle l'espadon recherche activement les encornets et autres organismes mésopélagiques qui constituent son régime alimentaire nocturne en subsurface (Encadré 3).

Avant de bénéficier d'améliorations techniques successives, les horloges d'hameçons utilisés au début de l'étude était plus sensibles au déclenchement : on a ainsi pu observer que des hameçons séparés de quelques dizaines de mètres avaient été déclenchés à une minute d'intervalle par un espadon avant qu'il ne soit pris à un hameçon. Le poisson vient frapper à puissants coups de rostre les encornets sur les hameçons avant de revenir les happer. Son comportement agressif a aussi des conséquences sur l'efficacité de l'engin de pêche.

2.1.1.2 Le risque de perte des captures en fin de virage

D'après nos résultats, l'existence d'un effet de seuil au delà de 10 heures de virage semble indiquer que les individus capturés sur la ligne de pêche sont susceptibles de se détacher en cours de virage ou que la palangre a tendance à se « saturer » en cours de pêche. Cette observation est rendue possible par l'utilisation des GAM, qui rendent explicitement compte de la modification de la dynamique des captures au cours du temps, ce que d'autres analyses linéaires auraient vraisemblablement occulté (Lokkeborg et Pina, 1997).

Les espadons, majoritairement capturés très tôt en début de filage, ont tendance à rester longtemps dans l'eau avant d'être remontés à bord des navires et sont donc susceptibles de se détacher des lignes, surtout s'ils sont morts. On observe en effet souvent des espadons capturés par un flanc ou une nageoire (*comm. pers.* pêcheurs), risquant ainsi de se détacher de la ligne. L'action des courants et de la dégradation de la chair des poissons pendant la nuit risquent alors d'être plus importants sur sa probabilité de se détacher de la ligne que si ils étaient fermement ferrés à l'hameçons après avoir ingéré l'appât.

Cette observation a été confirmée par les données des expérimentations embarquées : les hameçons déclenchés (appelés « mordages ») représentaient seulement 7,4 % du nombre total d'hameçons mis à l'eau. De nombreux hameçons déclenchés ne portaient aucune prise (61% du total), indiquant une faible efficacité de l'engin de pêche. Ces hameçons déclenchés sur lesquels l'appât a souvent été arraché peuvent toutefois être l'œuvre des poissons qui ont par la suite été capturés. Des individus sont ainsi emmêlés dans les lignes et capturés sans avoir nécessairement mordu à un hameçon.

Outre les risques de détachement des poissons capturés, il existe aussi dans l'océan Indien une très forte déprédation par plusieurs espèces prédatrices sur les captures palangrières : les requins pélagiques (les peaux bleues *Prionace glauca* et « pointes blanches du large » *Carcharinus longimanus* principalement) et les mammifères marins (les globicéphales noirs *Globicephala macrorhynchus* et les faux-orques *Pseudorca crassidens* principalement) sont des prédateurs des poissons pris aux palangres en subsurface (Poisson *et al.*, 2001). Ils chassent surtout de jour et

peuvent ainsi faire chuter les résultats effectifs des pêcheurs au cours du virage. Les filages dont les captures ont été entièrement attaquées (100% de pertes) sont souvent le fait des cétagés ; ils n'ont pas été intégrés dans les analyses pour éviter de les biaiser. Les poissons largement entamés par les requins sont aussi souvent non-reportés par les marins dans les carnets de pêche et on explique vraisemblablement les relations décroissantes entre les captures effectives (poissons reportés remontés à bord des navires) et les durées de dérive et de virage des opérations de pêche par les effets conjugués du détachement des poissons et de la déprédation.

L'importance de la durée des opérations de pêche sur les captures à la palangre de surface a été discutée par Ward *et al.* (2004), à partir des données d'observateurs embarqués. Les auteurs ont étudié la durée totale de mise à l'eau des hameçons et pas uniquement la durée de virage, laquelle durée exprime le plus clairement une tendance à la baisse des captures dans notre analyse. La durée totale de l'opération de pêche est toutefois très corrélée à la durée de virage (Tableau 1.5, $\rho = 0.83$). Ward *et al.* (2004) ont conclu que les espadons avaient tendance à être capturés avec la même régularité temporelle, même après une nuit de dérive. Nous observons au contraire l'existence d'un seuil très marqué, comme celui observé par Ward *et al.* (2004) sur les bonites (*Katsuwonus pelamis*) : au-delà d'une certaine durée de virage, la fréquence des captures baissent... Cela pourrait laisser penser que les espadons capturés par les palangriers réunionnais ont plus tendance à se détacher des lignes que pour les palangriers hawaïens, ou que les captures tardives dans l'océan Indien ne permettent pas d'atténuer les pertes en cours de virage. *La question de l'efficacité de l'engin de pêche, notamment des hameçons utilisés à La Réunion, est peut-être ainsi plus cruciale qu'on ne le pensait jusqu'ici.*

2.1.1.3 Des interactions probables entre les espadons capturés

Les effets décrits précédemment sur les durées des opérations de pêche peuvent aussi être observés à partir de l'effet du nombre d'hameçons mis à l'eau sur les captures et les CPUE : la croissance des captures a tendance à stagner à partir d'un certain seuil du nombre d'hameçons filés (environ 1700 hameçons, Figure 1.31). On observe un seuil comparable au delà de 10 heures pour le temps de virage de la ligne : plus les hameçons sont nombreux, plus il faut de temps pour les sortir de l'eau. Les individus capturés tardivement semblent aussi avoir plus de risques de se détacher des lignes. On a vu que pour l'espadon, cet effet dépend vraisemblablement de l'intervalle de distance moyen existant entre les hameçons, lequel indice a été calculé dans nos analyses à partir de longueur de ligne filée, de la vitesse de filage et du nombre d'hameçons filés (Figure 1.10 et Figure 1.11, p.20). Il est aussi utile de considérer le nombre d'hameçons filé par rapport à la distance entre hameçons.

Les effets complexes observés sur les distances moyennes entre hameçons sont susceptibles de rendre compte des effets d'interactions pouvant exister entre les individus capturés à la palangre, voire d'un effet lié au comportement normal de l'espadon vis à vis de ces congénères. Même si les résultats obtenus sont assez peu significatifs, il semble qu'un maximum de captures se dégage autour d'une valeur moyenne de 60 m entre deux hameçons. Cette valeur correspond au deuxième pic de valeurs observées dans la distribution de cette variable (un premier pic est observé au tour de 30-50 m, Figure 1.19, p.34). Outre l'intégration des effets couplés de la longueur de ligne, du nombre d'hameçons et des effets liés au décrochement des poissons capturés pour les filages les plus longs (cf. § précédent), cet effet pourrait signifier que les hameçons trop resserrés auraient un effet négatif sur les captures. Cette distance détermine un « rayon d'action » optimal entre les hameçons. Ce rayon correspondrait soit à une obstruction des hameçons disponibles par les poissons déjà capturés²⁴ sur les possibilités de captures des

²⁴ parfois encore vivants et agressifs sur les lignes (taux de survie estimé à 19,5% par Poisson et Reynaud, 2001)

hameçons environnant (notion de « saturation » de l'engin de pêche), soit à une propension des espadons à « s'éviter » entre congénères (*compartiment agonistique* pour chaque individu). Des espadons blessés par des congénères sont souvent observés par les pêcheurs réunionnais : les traces de blessures dues à des rostres sont courantes, et un espadon a même été remonté à bord avec un rostre cassé en travers de l'abdomen, sans que cette blessure, parfaitement refermée, ne semble avoir eu d'effet sur sa survie! Olson et Polovina (1999) estimerait même que le réseau social des espadons est complexe, intégrant des processus d'attraction (particulièrement pendant la période de reproduction, pendant laquelle mâles et femelles doivent se trouver très proches l'un de l'autre pour permettre la rencontre des gamètes) et de répulsion, ce que les résultats de nos analyses sur les distances moyennes entre hameçons corroborent en partie. Les études sur ces aspects comportementaux et sociaux sont toutefois inexistantes et il est difficile de proposer une explication plus étayée de ces phénomènes. Le comportement individuel semble en tous cas influencer fortement sur l'efficacité des lignes de pêche.

2.1.1.4 L'influence ambiguë de la luminosité

L'effet de la lumière et des phases lunaires sur les captures d'espadon est considéré comme largement prioritaire sur d'autres facteurs environnementaux par les pêcheurs, et les scientifiques introduisent de fait quasi systématiquement des indices lunaires dans leurs analyses.

Notre analyse suggère que l'indice lunaire (défini au § 1.1.2.2) exerce une influence significative sur les captures d'espadon lorsque ce facteur est associé à l'ensemble des variables introduites dans le modèle complet et que le jour lunaire (très corrélé à l'indice lunaire) exerce aussi une influence sur les captures et les CPUE. Considéré comme tel, les résultats obtenus suggèrent que les phases lunaires « ascendante » (indice lunaire 2 et jours lunaires autour de 5) et « descendante » (indice lunaire 4 et jours lunaires autour de 25) sont les plus propices aux captures d'espadon, contredisant ainsi la tendance générale des pêcheurs palangriers à privilégier les périodes de pleine lune comme soi-disant plus favorables aux pêches d'espadon (CRPMEM, 2001). L'effort de pêche est d'ailleurs plus concentré sur la période correspondante à la pleine lune (période 3 ; Figure 2.3)²⁵. Cette préférence pour la période de pleine lune semble largement partagée par les pêcheurs : Podesta *et al.* (1993) l'avait aussi rapporté chez les patrons américains en Atlantique Nord-Est, alors qu'aucun effet de la lune n'était clairement observé sur les CPUE. Olson et Polovina (1999) avaient aussi montré que l'effort de pêche mensuel des palangriers de Hawaii était centré sur la pleine lune pendant les deux premiers quartiles de l'année, sans pour autant que l'effet sur les captures ne soit non plus démontré.

²⁵ Mais il est aussi vraisemblable que le « suréchantillonnage » de la période de pleine lune par les pêcheurs tend à diminuer les CPUE pendant ces périodes et introduit dans nos résultats une réponse inverse à ce que peuvent observer les pêcheurs.

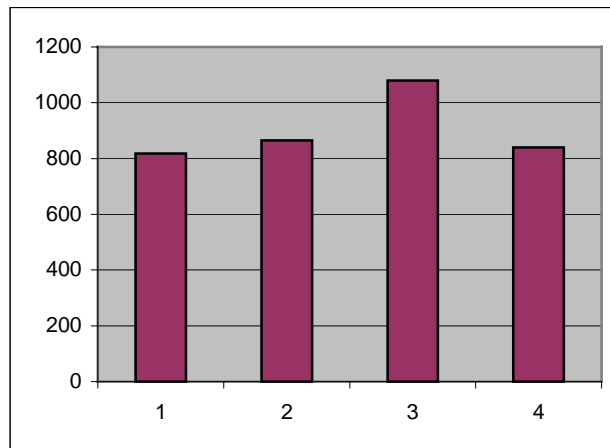


Figure 2.3 Nombre de filages de la base Ifremer (1998-2000) selon les périodes de luminosité lunaire de 1 à 4 définies au Tableau 1.1 (p.22)

Concernant l'intervalle de temps entre le début du filage et l'heure de lever de lune, l'effet observé dans nos analyses est très peu significatif, mais semble correspondre à une meilleure efficacité des pêches lorsque la lune est déjà levée (Figure 1.37)...Toutefois, lorsque le filage se fait au moment plus précis où la lune se lève, les captures semblent légèrement diminuer. Il est difficile d'interpréter ces effets d'une quelconque manière sans considérer les indices et jours lunaires, qui rendent compte de la luminosité de l'astre et des effets plus complexes liés notamment aux courants de marée.

L'analyse de l'influence des cycles lunaires sur les captures réunionnaises a pu être menée plus précisément au cours du PPR par Gaertner *et al.* (2001). Les résultats de cette étude apportent des éléments complémentaires à notre analyse. A l'échelle mensuelle, les auteurs ont montré que le niveau minimal des CPUE était observé autour des jours 14 et 17 (pleine lune), période caractérisée par de fortes illuminations et des grandes variations des hauteurs d'eau au cours du cycle tidal. Les meilleurs rendements se situaient autour des jours 7 et 9 (premier quartier) et 22 et 24 (dernier quartier), lorsque l'effet des marées est plus faible, en complet accord avec nos résultats. L'effet observé par les auteurs était avéré sauf en période de nouvelle lune complète, pendant laquelle les CPUE d'espadon étaient sensiblement plus faibles, alors que l'amplitude des variations de hauteur d'eau était la plus marquée. Une analyse complémentaire a aussi été menée à partir des heures de captures des espadons pêchés lors des marées instrumentées avec des horloges d'hameçon. Trois variables environnementales qualitatives avaient été proposées par Gaertner *et al.* (2001) : le temps écoulé entre la mise à l'eau des hameçons et leur déclenchement, l'évolution des marées et l'intensité de pénétration des rayons lumineux d'origine lunaire. Les effets de l'analyse menée par les auteurs ne sont pas très significatifs, mais concernant l'espadon, les captures les plus importantes se font en marée descendante ou en basse mer. Un maximum de densité a même pu être relevé dans une région de l'analyse encore plus restreinte : les captures les plus élevées étaient les plus rapides (courte durée entre la mise à l'eau de l'horloge et son déclenchement) dans les périodes de faible intensité de pénétration des rayons lumineux d'origine lunaire. En discussion, les auteurs précisent toutefois que les analyses statistiques sur les variables proposées (lune comprise) expliquent une faible part de la variabilité des CPUE d'espadon.

Le Tableau 2.2 récapitule les différents résultats observés dans la littérature concernant l'influence des cycles lunaires sur les captures d'espadon. Draganik et Cholyst (1986) avaient avancé l'idée que l'intensité de l'activité alimentaire de l'espadon en Méditerranée augmente

quand la lune est pleine, particulièrement dans les endroits où la thermocline est profonde : ils proposaient l'explication selon laquelle une plus grande luminosité en profondeur facilite la chasse à vue de l'espadon sur ses proies concentrées autour de la thermocline. Musyl *et al.* (2003) ont observé un tel comportement chez le thon obèse: il semblerait que ce prédateur cherche à optimiser l'effet de silhouette des proies dans la faible lumière lunaire en se plaçant plus profond lorsque la luminosité est plus forte, en période de pleine lune. Il est vraisemblable que ce comportement soit en partie aussi le fait de l'espadon. Bigelow *et al.* (1999) avaient montré que les effets de la lune étaient probables sur les CPUE d'espadon autour de Hawaii, la pleine lune ayant un effet de 3 espadons de plus pour 1000 hameçons par rapport à la nouvelle lune, en relative contradiction avec nos résultats. Young *et al.* (2000) avaient par contre observé que plus d'espadons étaient capturés juste avant la pleine lune, en conformité avec nos résultats. Les auteurs estimaient toutefois que cet effet était surtout du au fait que les pêcheurs essayaient de faire deux marées par mois, une juste avant et une juste après la pleine lune, manquant ainsi au moins une part de la pleine lune. Peut-être influencés par les pêcheurs, Young *et al.* (2000) avaient ainsi tendance à considérer que la période de pleine lune était la plus décisive, ce que nos résultats tendent à réfuter.

Auteurs	Période lunaire	Effet observé sur les captures et CPUE d'espadon
Draganik et Cholyst, 1986	Autour de la pleine lune et lune descendante (jours lunaires 12 à 26)	CPUE plus élevées
Podesta <i>et al.</i> , 1993	Autour de la pleine lune (jours lunaires 8 à 20)	Effort de pêche plus intense mais aucun effet observé sur les CPUE
Bigelow <i>et al.</i> , 1999	Pleine lune	CPUE plus élevées (3 espadons / 1000 hameçons)
Young <i>et al.</i> , 2000	Premier quartier (jours lunaires 8 à 15)	CPUE sensiblement plus élevées mais effet lié à l'effort de pêche vraisemblable
Gaertner <i>et al.</i> , 2001	Pleine lune (jours lunaires 14 à 17) Premier quartier (jours lunaires 7 à 9) et dernier quartier (jours lunaires 22 à 24)	CPUE les plus faibles, forte variabilité CPUE les plus élevées
Notre étude	Lune descendante Lune ascendante	Captures plus élevées Effet nul sur les CPUE

Tableau 2.2 : Tableau récapitulatif des effets de la lune sur les captures et CPUE d'espadon

Ces résultats sont parfois contradictoires, même s'il est difficile de les comparer entre eux, du fait des différences de méthodes de calcul des effets lunaires. Néanmoins, il semble que l'effet positif de la pleine lune, souvent évoqué par les pêcheurs n'est pas très significatif, voire même non avéré, et qu'il peut être négligé en regard des autres effets, notamment océanographiques, qui influencent la présence et les captures d'espadon.

En ce qui concerne les cyalumes, l'influence sur les captures et CPUE d'espadon apparaît relativement faible dans nos analyses. L'influence des leurres lumineux sur les captures d'espadon avait été observée au début de l'exploitation palangrière réunionnaise, lorsque les premiers essais avaient été réalisés, les cyalumes ayant un effet très net sur l'efficacité de pêche à l'espadon (Poisson *et al.*, 1998). C'est aussi sans doute ce que Bigelow *et al.* (1999) avaient mis en évidence dans leur étude, observant une forte nette association entre les captures d'espadon et les filages réalisés avec plus de cyalumes, contrairement aux requins. Dans nos analyses, le fait

que les pêcheurs utilisent un cyalume tous les 3 hameçons dans leur immense majorité²⁶ (83% des 2207 filages introduits dans le modèle n°4) a tendance à masquer l'effet de cette variable. Plus que la luminosité lunaire qui peut influencer sur la capacité de chasse à vue des espadons, les cyalumes ont en effet décisif sur l'attractivité des organismes de nuit, notamment les encornets. Les appâts avec de nettes traces de morsures de becs d'encornets sont nombreux à être remontés à bord pendant le virage des lignes. La concentration de ces proies autour des lignes de pêche doit aussi jouer un rôle important dans l'attractivité et l'efficacité de capture des espadons.

2.1.2 Une approche de la vulnérabilité dans la dimension verticale

Il est généralement décrit que les proies favorites de l'espadon sont les céphalopodes²⁷ (Hernandez-Garcia, 1995), espèces dont les migrations nyctémérales sont bien connues : en profondeur la journée, elles migrent en sub-surface la nuit. Même si l'espadon peut explorer de telles profondeurs de jour (jusqu'à plus de 700 mètres; Carey, 1990), l'espadon suit ces proies la nuit et vient donc chasser dans les eaux superficielles, devenant ainsi vulnérable aux longlines. Nos résultats tendent à prouver que toutes les configurations de ligne ne sont pas optimales pour atteindre les faibles profondeurs où se concentrent les espadons pendant la nuit.

L'effet observé le plus significatif et le plus relié à la profondeur des captures est celui des longueurs d'avançon de bouée. Même si cette variable est assez imprécise (cf. § 1.2, p.18), son effet extrêmement significatif sur les captures laisse à penser que la profondeur de pêche est un facteur déterminant de l'efficacité du ciblage de l'espadon. Les expérimentations embarquées avaient permis d'estimer de manière plus précise la profondeur maximale atteinte par les hameçons en pêche (Poisson et Reynaud, 2001). Les lignes de pêche instrumentées avaient atteint des couches d'eau allant de la surface proche (20-30 m) jusqu'à plus de 190 m de profondeur. Cependant, 63% des palangres étaient situées dans une couche assez superficielle entre 30 et 70 m. Lors des expérimentations, on pu estimer la profondeur de capture des quelques espadons capturés à proximité de sondes bathymétriques (8 individus seulement) : la ligne mère (où sont attachées les sondes) était située entre 20 et 83 m de profondeur. Même si les palangres réunionnaises sont très tendues en sub-surface (cf. § 1.1, p.8), il existe toujours un certain rayon de courbure de la ligne mère entre deux bouées qui fait que la ligne a tendance à plonger en profondeur, entraînant ainsi les hameçons. Nos résultats tendent à montrer que, jusqu'à un certain seuil, plus la ligne est éloignée de la surface (avec des avançons de bouée longs), meilleures sont les captures d'espadon. Les pêcheurs semblent s'être rendu compte que les avançons de bouées les plus courts sont moins efficaces, puisque ces avançons ne sont utilisés que dans 16% des cas (sur les 2207 filages renseignés du modèle n°4). De plus, la généralisation de l'utilisation des plombs pour faire couler les hameçons laisse penser que les pêcheurs cherchent à éviter les couches les plus superficielles de l'océan pour cibler les espadons.

Par contre, le peu de différence observé pour les plus grandes longueurs d'avançons laisse penser que les pêcheurs ont pu adapter la configuration de la ligne aux courants cisailants qui ont tendance à faire remonter la ligne en surface. Elle n'atteint alors plus que des eaux plus superficielles. Toutefois, même si elles n'atteignent pas de grandes profondeurs, les palangres réunionnaises continuent à capturer des espadons, signifiant l'adaptation de cette technique aux captures de l'espèce. Ces observations sont aussi à mettre en relation avec la faible stratification de la couche homogène dans cette partie de l'océan Indien (Annexe B) : la zone de pêche réunionnaise se situe en bordure occidentale du gyre subtropical où la couche homogène est en moyenne relativement peu épaisse (40 m en été, jusqu'à 100 m en hiver). Les espadons sont

²⁶ Surtout pour des raisons économiques, les cyalumes coûtant cher aux armements...

²⁷ Marsac et Potier (2002) ont toutefois mis en évidence une plus grande diversité de proies chez l'espadon dans la zone des Seychelles.

capables d'explorer des habitats très profonds au delà de la thermocline, pour y chasser encornets qui chassent les proies mésopélagiques de la couche diffusante, lesquelles descendent de jour jusque sous la thermocline. Elles remontent par contre systématiquement toutes les nuits dans la couche homogène plus favorable à leur croissance, ce qui est généralement interprété comme une manière d'éviter la prédation en luminosité faible. La convergence des comportements de déplacements verticaux de l'espadon avec ceux du thon obèse ou du requin renard gros yeux²⁸ (*Alopias superciliosus*) est à mettre en relation avec ceux des encornets, particulièrement l'encornet volant (*Omnastrephes bartramii*, Encadré 3), qui suivent les mouvements nyctéméraux de cette couche diffusante. Plusieurs auteurs parlent ainsi de co-évolution des différentes espèces proies et prédateurs dans l'océan tropical hauturier (Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, 2000b ; Musyl *et al.*, 2003 ; Musyl *et al.*, 2004).

Les lignes de pêche avec des avançons plus courts exploitent les eaux situées généralement au dessus de la thermocline. Les variations dynamiques de l'épaisseur de la couche homogène de surface délimitée en profondeur par la thermocline sont ainsi susceptibles d'influer sur la probabilité que les hameçons soient situés à la bonne profondeur, où se concentrent les espadons en chasse sur les proies de la couche diffusante (Encadré 3). De ce point de vue, les anomalies de hauteur d'eau (SLA) constituent un paramètre clé car il peut être considéré comme une variable « proxy » de la variation de profondeur de la thermocline. Une palangre filée dans une zone de SLA positive exploitera alors une couche de mélange plus épaisse que dans une zone de SLA négative, et les hameçons auront tendance à être plus éloignés de la thermocline. Dans nos résultats de GAM, les valeurs absolues de SLA ont un effet beaucoup moins significatif que les valeurs de gradients horizontaux de ce paramètre mais certains modèles indiquent une meilleure efficacité de pêche (CPUE plus élevées) dans des conditions d'upwelling. Les gradients de SLA exercent une influence plus marquée sur nos résultats, ce semble indiquer que les espadons sont particulièrement plus vulnérables en bordure de ces upwellings de plein océan. En amincissant la couche homogène de surface, de tels upwellings rapprochent de la surface les proies favorites de l'espadon qui y migrent pendant la nuit, rendant alors le prédateur plus vulnérable aux palangres de surface (Figure 2.4).

Dans nos résultats, La SLA a toutefois très peu d'inertie, elle n'apparaît que dans 3 modèles en CPUE. A l'échelle de notre analyse, l'étendue de la zone de pêche limite la variabilité de la SLA, ce qui ne permet sans doute pas de bien rendre compte de cet effet de vulnérabilité des palangres du fait de variations significatives de la profondeur de la couche homogène. Dans une étude récente réalisée à une plus grande échelle spatio-temporelle (données de pêche mensuelles par carré statistique de 5°x5°), Marsac *et al.* (*sous presse*) ont montré que l'effet de la SLA était particulièrement bien observé à l'échelle interannuelle du transport d'est en ouest des ondes planétaires sur les captures de thon germon, espèce cible de la zone (ondes de Rossby et ondes circumpolaires ; Encadré 4, p. 84) : le passage d'ondes internes à basse fréquence est significativement associé à des variations de la SLA et de l'épaisseur de la couche de mélange. Une analyse plus globale des pêches d'espadon à l'échelle de l'océan Indien permettrait de mieux cerner l'influence de ces phénomènes à grande échelle sur l'évolution de la capturabilité de l'espadon.

²⁸ espèce aussi pêchée à la palangre à La Réunion

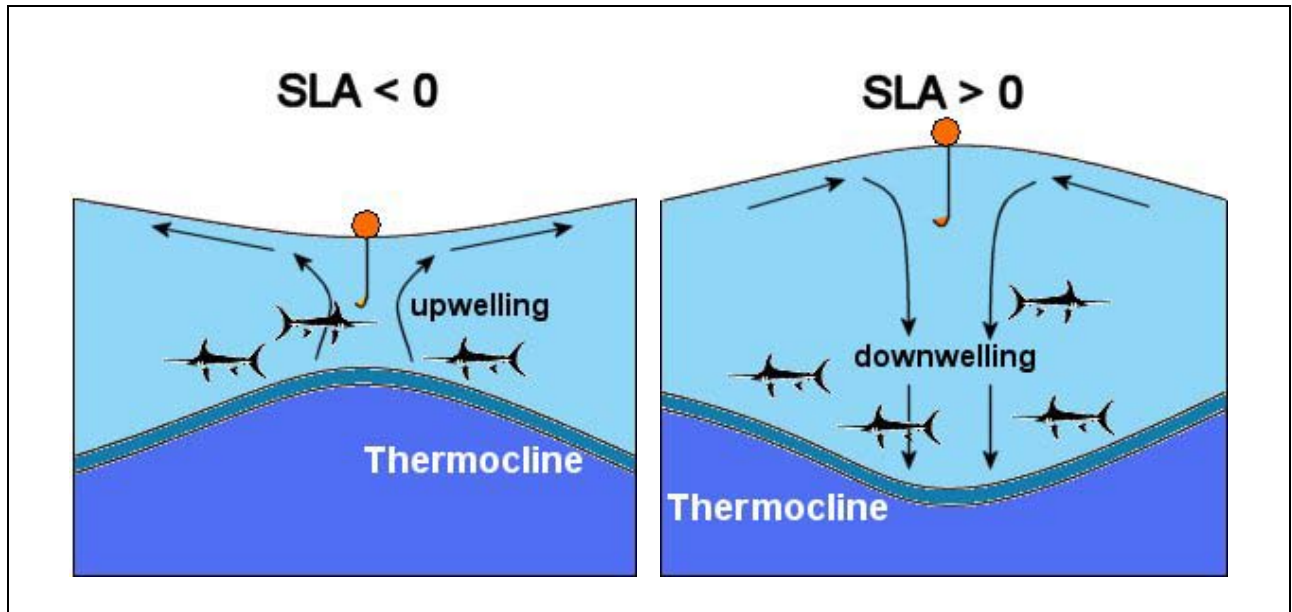


Figure 2.4 : Schéma illustrant l'influence de la SLA sur la vulnérabilité présumée de l'espadon à la longline ; quand la SLA est positive, les espadons sont moins « concentrés » et vraisemblablement moins vulnérables (les échelles ne sont pas respectées)

L'effet majeur de la composante nord-sud du courant géostrophique (V) observé dans nos analyses sur les captures et CPUE d'espadon pourrait aussi être lié à la vulnérabilité. La relation suggère que les courants portant dans la composante ouest-est sont favorables et que lorsque le courant varie fortement vers le sud ou le nord, l'influence devient négative sur les captures. La zone de pêche réunionnaise est en grande partie soumise à l'influence du Courant Sud Equatorial, qui porte vers le nord-ouest autour de La Réunion (surtout au nord). Dans cette zone, la plupart des filages de la pêcherie réunionnaise sont filés vers l'ouest (Poisson et Guyomard, 2001), et il semble alors que lorsque le courant dévie significativement vers le sud ou le nord, les lignes de pêche ont tendance à remonter vers la surface (effet « en drapeau ») et à être moins « pêchantes » (hameçons trop rapprochés de la surface). Nos observations sur l'effet décroissant des longueurs d'avançons de bouées, qui déterminent une profondeur maximale « théorique » des lignes de pêche, semblent appuyer cette interprétation.

Conclusion sur la vulnérabilité

A la lumière de l'ensemble des résultats obtenus concernant les variables d'effort, on peut relever un certain nombre de conclusions préliminaires décisives pour la suite de nos interprétations :

1. l'espadon mord aux hameçons très tôt après que la ligne de pêche ait été filée, laquelle est filée de préférence au coucher du soleil;
2. les positions de filage des lignes (début et fin) peuvent ainsi mieux représenter les positions originelles des captures (à l'imprécision près liée à la dimension de la ligne dans son ensemble) que les positions de virage des lignes, qui résultent de la dérive pendant la nuit;
3. l'espadon pourrait être un peu plus abondant que ce que les CPUE (en nombre d'individus capturés par 1000 hameçons filés) l'indiquent, uniquement du fait que de nombreux individus se détachent des hameçons lorsque la durée de l'opération de pêche est trop longue (mais ces poissons détachés sont aussi « perdus » pour la pêcherie, car ils sont généralement morts);
4. l'espadon est capturé dans des eaux relativement proches de la surface : l'influence de l'environnement océanique sur les captures n'est vraisemblablement pas limitée à cette partie superficielle de l'habitat du poisson, mais la signature en surface observable par télémétrie satellitale fournit un bon descriptif des conditions prévalant au moment de la capture nocturne; la télédétection satellitale permet d'appréhender la dynamique de surface de l'océan hauturier et peut être considérée comme un outil pertinent de description de l'habitat de l'espadon lorsqu'il est vulnérable en subsurface, malgré les fortes aptitudes du poisson à explorer des habitats très profonds (Carey et Robison, 1981).

Les observations faites sur les facteurs liés à la vulnérabilité de l'espadon permettent de mettre en évidence un certain nombre d'éléments sur le comportement de l'espèce. Son accessibilité et ses déplacements dans le paysage océanique tropical sont aussi déterminés par l'influence de l'environnement sur ce comportement.

2.2 Où est capturé l'espadon ? Compréhension de l'accessibilité

L'accessibilité a été définie comme la part de la capturabilité du poisson qui dépend de son propre comportement, particulièrement ses déplacements et sa répartition dynamique dans son aire de répartition (Gascuel, 1995). En l'absence de données de marquage d'espadon dans l'océan Indien, l'analyse des résultats de pêche en relation avec les paramètres *in situ* de l'environnement est le seul moyen de proposer des hypothèses cohérentes sur les préférences de l'espèce en termes d'océanographie hauturière, ses déplacements et sa répartition écologique.

Les questions écologiques qui se posent sur la distribution de l'espèce dans l'océan Indien sont encore nombreuses, par exemple la structuration de la population d'espadon à l'échelle du bassin océanique. Les contraintes d'ordre génésique qui influencent la répartition des mâles et des femelles à l'échelle annuelle ne sont encore que superficiellement comprises à travers le prisme des captures, mais quelques hypothèses commencent à émerger. La séparation des zones de concentrations des individus des deux sexes est notamment envisagée pour interpréter les différences marquées dans la répartition par taille et par sexe des captures entre les pêcheries seychelloise et réunionnaise. Nous discuterons cette hypothèse en regard des résultats de nos analyses.

Les contraintes trophiques agissent aussi sur les déplacements et la répartition des espadons. Les échelles spatio-temporelles correspondantes sont plus restreintes, du fait de la nécessité pour les individus d'assurer leur métabolisme au jour le jour. Dans un milieu pélagique tropical décrit généralement comme oligotrophe, la dynamique de la couche de mélange a une influence prépondérante sur les apports trophiques et le développement des communautés planctoniques qui vont fournir la base de l'alimentation des proies de l'espadon. Même si on a pu constater que les interactions entre individus pouvaient laisser penser à une répartition spatiale peu agrégée des espadons (§ 2.1.1.3), il est vraisemblable que l'abondance des proies, en relation avec la dynamique physique océanographique, détermine localement celle de leurs prédateurs. On a ainsi pu décrire l'influence de la SLA (§ 2.1.2) sur la dynamique verticale de la couche de mélange tropicale et la vulnérabilité des espadons à la palangre. L'influence des autres variables environnementales intégrées dans notre analyse peut aussi être interprétée dans la dimension géographique. Seki (1997) notait ainsi déjà l'existence probable de zones préférentielles pour la pêche à l'espadon (qu'il qualifiait de « zones de concentration »), nettement plus restreintes que l'aire de répartition globale de l'espèce, correspondant à des stratégies reproductive et trophique particulières.

L'étude de relations statistiques entre les captures et CPUE d'espadon d'une part et les paramètres de l'environnement océanique d'autre part a fait l'objet de publications dans plusieurs parties du monde et divers océans (Figure 2.5), auxquelles nous allons confronter nos résultats.

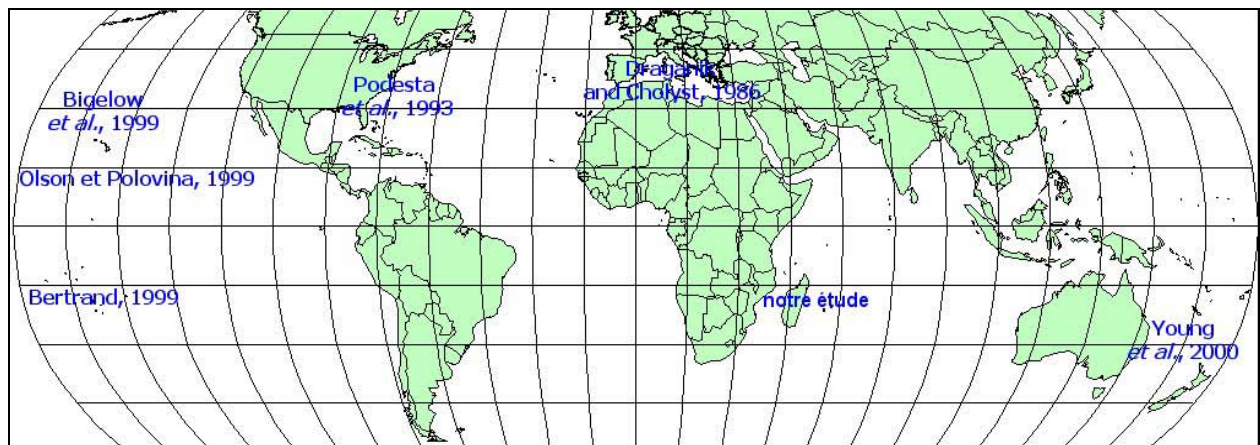


Figure 2.5 : Origine géographique des références bibliographiques sur les relations entre l'espadon et l'environnement à méso-échelle

2.2.1 Des *a priori* très ancrés chez les pêcheurs...et des hypothèses chez les scientifiques

En préalable à l'analyse des influences respectives des différents paramètres océanographiques sur les captures et CPUE d'espadon, il n'est pas inutile d'aborder la répartition de l'effort de pêche par rapport à ces facteurs et le processus de décision des pêcheurs en fonction de leur connaissance, même partielle, de l'accessibilité et de la distribution de l'espèce. L'effort de pêche n'est pas distribué au hasard dans la zone Réunion et les *a priori* des pêcheurs sont en effet déterminants pour les interprétations des relations établies à partir de leurs résultats de pêche.

Pour les pêcheurs réunionnais interrogés (CRPMEM, 2001), les critères de décision de l'action de pêche sont assez clairs : ils posent leur ligne d'abord en fonction des résultats des autres navires présents sur zone, puis selon la connaissance empirique qu'ils ont de la zone (zone déjà explorée, présence d'une structure bathymétrique particulière...), la température de l'eau et la présence de « fronts thermiques », et enfin la phase de la lune (comme évoqué précédemment). Ensuite seulement l'expérience intervient. Le poids des « habitudes » explique en partie les structures qui apparaissent à la Figure 1.6 (p. 15), telles que la ligne transversale extrêmement dense de filages entre La Réunion et la côte sud-malgache, l'accumulation de filages à la latitude de Tamatave (vers 19°S), les structures au sud et à la même longitude de La Réunion, et autour de La Réunion à cause du rayon d'action limité des plus petits navires de la pêcherie. Certains hauts-fonds accessibles car proches de La Réunion sont ainsi particulièrement exploités²⁹. Lorsqu'ils disposent de données satellitales, les pêcheurs ont tendance à préférer la combinaison de paramètres favorables : valeurs de contenu chlorophyllien élevées ou indices d'upwellings (SLA négative) associées à des isothermes de surface rapprochées (gradient de SST bien marqués ; Figure 2.7 et Figure 2.9). On peut comparer ces pratiques à celles relevées par Podesta *et al.* (1993) dans l'Atlantique Nord-Ouest, où la distribution spatiale des filages des pêcheurs sur la côte est-américaine se fait surtout le long du plateau continental, là aussi zone de pêche habituelle caractérisée par des fronts thermiques quasi permanents. Le déterminisme des pêcheurs palangriers de Hawaii (Olson et Polovina, 1999) est relativement similaire : le positionnement des lignes se fait surtout en fonction des précédentes sorties, des positions des autres navires, des champs de SST à grande échelle et des conditions météorologiques. Young *et al.* (2000) font le constat que les pêcheurs australiens utilisent aussi fréquemment toute une série

²⁹ ces structures sont souvent désignées par les pêcheurs en fonction de la forme générale des courbes de niveau des cartes bathymétriques : par exemple la clé à molette, le bec de canard, etc...

d'indicateurs pour choisir leur zone de filage : proximité aux fronts de température (avec cartes SST), monts sous-marins, présence d'oiseaux, phases de la lune, conditions météorologiques, couleur de l'eau locale... Ils essaient alors de déterminer des « bonnes » et « mauvaises » zones de pêche, mais leur approche reste très intuitive, de la même manière que pour les pêcheurs réunionnais. Il est ainsi intéressant de comparer nos résultats avec ces hypothèses basées sur l'expérience individuelle et le partage d'expériences entre pêcheurs.

Indépendamment des connaissances empiriques des pêcheurs, les scientifiques ont proposé leur propre synthèse. Garcia-Cortes et Mejuto (2003) distinguent ainsi les pêcheries d'espadon selon qu'elles se situent dans des zones de pêche plutôt favorables à la reproduction des individus, plutôt favorables à leur alimentation ou les deux à la fois, dans des zones de transition reproduction/alimentation. Les auteurs ont en effet observé que les sex-ratios et la distribution par taille des espadons étaient sensiblement différents selon qu'ils étaient pêchés dans des eaux équatoriales, subtropicales ou tempérées. Les eaux chaudes équatoriales sont favorables à la reproduction de l'espèce toute l'année, et on y pêche des individus immatures et des mâles en plus grande proportion que de femelles (zone « reproduction »). Dans des zones tropicales et subtropicales, les femelles et mâles matures ne sont pêchés ensemble que pendant quelques mois durant la saison chaude, mais l'océanographie y est relativement favorable à la disponibilité de quantités de proies fourrage (malgré leur caractère généralement caractérisé d'oligotrophes; zone mixte « reproduction/alimentation »). Au contraire, aux latitudes plus élevées et dans des eaux plus froides (eaux « vertes »), des systèmes océanographiques à grande échelle assurent le développement de grandes quantités de proies sur lesquelles seuls les plus gros individus viennent chasser (zone « alimentation »). D'autres auteurs comme Ward et Elscot (2000) proposent une classification des zones de pêche à l'espadon basée uniquement sur son alimentation sans considérer les traits d'histoire de vie. Les auteurs distinguent ainsi d'une part les pêcheries à petite échelle associées à des structures du fond marin, comme les pentes continentales, les bancs et les monts sous-marins (« pêcheries topographiques »), et d'autre part les pêcheries à grande échelle associées aux grands systèmes de courants et aux fronts de plein océan (ce que les auteurs appellent « pêcheries de convergence », bien que des phénomènes de divergences leur soient aussi le plus souvent associés ; le terme « pêcheries de fronts » serait ainsi plus approprié). A la lumière des résultats de nos analyses GAM et de l'océanographie de la zone Réunion (Encadré 4), nous allons essayer de synthétiser les caractéristiques de la pêcherie palangrière ciblant l'espadon basée à La Réunion, en regard des autres pêcheries d'espadon décrites dans la littérature (Tableau 2.3).

Questions écologiques	Hypothèses sur l'espadon	Variables associées
Reproduction de l'espadon Structure de la population	La zone Réunion est une zone de reproduction ?	SST, gradients de SST
Alimentation de l'espadon Zones favorables : • Fronts • Structures topographiques	La zone Réunion est une zone d'alimentation ?	SLA, courants géostrophiques Gradients (SST, SLA, courants) Chlorophylle Bathymétrie

Tableau 2.3: Récapitulatif des questions et hypothèses écologiques sur l'espadon et variables environnementales associées

Encadré 4 : Océanographie générale de la zone Réunion

D'un point de vue biogéographique, la zone Réunion exploitée par les palangriers réunionnais est située au confluent de plusieurs entités homogènes (Annexe B). Elle supporte à l'ouest l'influence forte du Courant Est-Malgache (CEM, le long de la côte est-malgache), lui-même largement influencé par le système de mousson de la partie Nord du bassin occidental de l'océan Indien : les variations saisonnières du Courant Sud Equatorial (CSE, de 10°S à 15°S, qui donne source au CEM) déterminent celles de l'océanographie de l'arc et du bassin des Mascareignes (Figure 2.6). A l'est, la zone de pêche réunionnaise est située en bordure occidentale du large gyre subtropical de l'océan Indien sud (à l'est de la longitude 53°E).

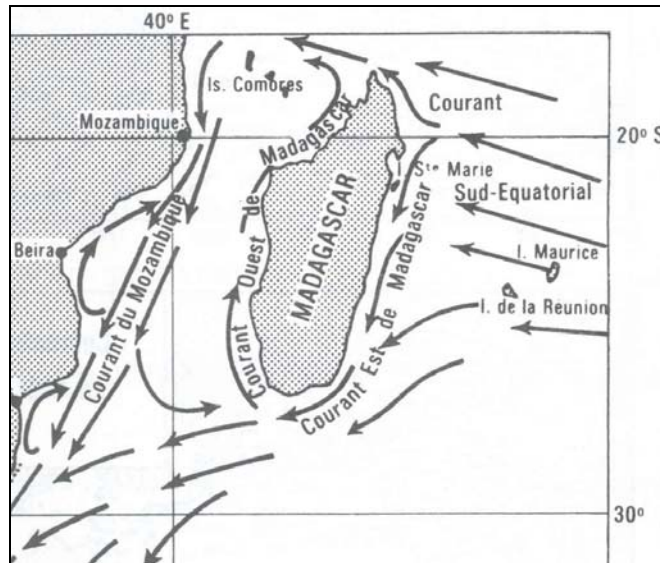


Figure 2.6 : Principaux courants du sud-ouest de l'océan Indien (la rétroflexion sud-malgache n'est pas représentée ; source : Tchernia, 1978)

Le flux du Courant Est Malgache est plus intense en été austral : il est relativement puissant mais reste cantonné au talus insulaire malgache, et décroît lorsqu'on s'éloigne de la côte. Une rétroflexion peut aussi s'effectuer au niveau de la pointe australe de Madagascar (vers 26°S au large de Fort Dauphin, du fait de la topographie particulière du fond), permettant au flux du gyre subtropical sud de reprendre vers l'est et occasionnant un upwelling au large de cette pointe. A ce niveau, des larges tourbillons cycloniques³⁰ et des méandres de courant sont souvent observables par télémétrie satellitale, à la fois sur les cartes de SST et de contenu chlorophyllien (Figure 2.7) : ces circonvolutions définissent la zone de front subtropicale, caractérisée par des phénomènes puissants de convergences et de divergences de courants de surface (Bakun, 1996; Seki *et al.*, 2002).

La zone de pêche est de plus caractérisée par le fait que le Bassin des Mascareignes est parsemé de structures topographiques (Figure 2.8), notamment des monts sous-marins et des îles qui émergent du bassin océanique (La Réunion, l'île Maurice et Rodrigues).

Enfin, la zone Réunion est soumise au transport de larges ondes internes planétaires (ondes de Rossby à circulation vers l'ouest et ondes de Kelvin à circulation vers l'est), qui modifient la structure de la couche homogène, ce qui apparaît notamment dans l'évolution spatio-temporelle des champs de SLA et des courants géostrophiques (Figure 2.7 et Figure 2.9 : les flèches représentent l'intensité des courants géostrophiques, dont l'orientation suit bien les contours des fronts de surface, à la fois de SLA, mais aussi de SST et de chlorophylle).

³⁰ au sein de la circulation générale anticyclonique

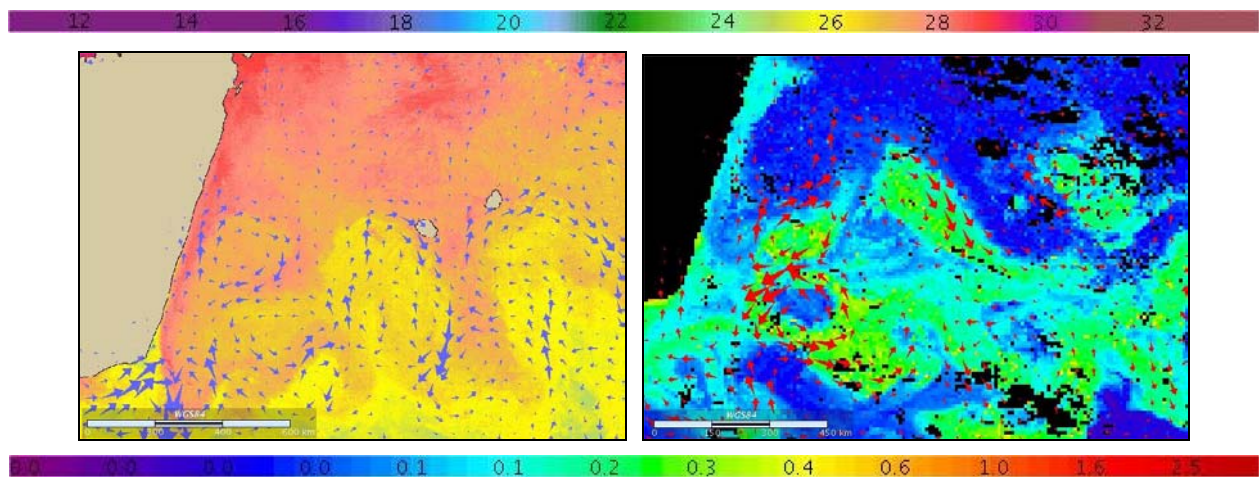


Figure 2.7 : Illustration des méandres de la rétroflexion sud-malgache sur une carte de SST (printemps 1998 ; échelle au dessus) et de contenu chlorophyllien (été 1999, échelle en dessous)

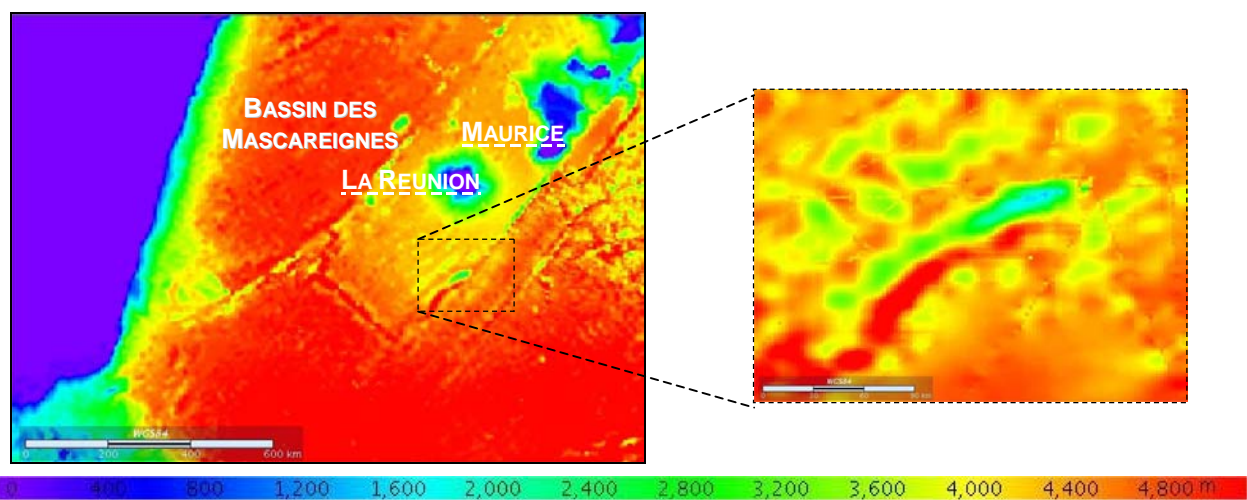


Figure 2.8 : Bathymétrie de la zone Réunion (à gauche : altimétrie générale de Smith et Sandwell, 1997 ; à droite : mont sous-marin cartographié par Baudry *et al.*, 1994)

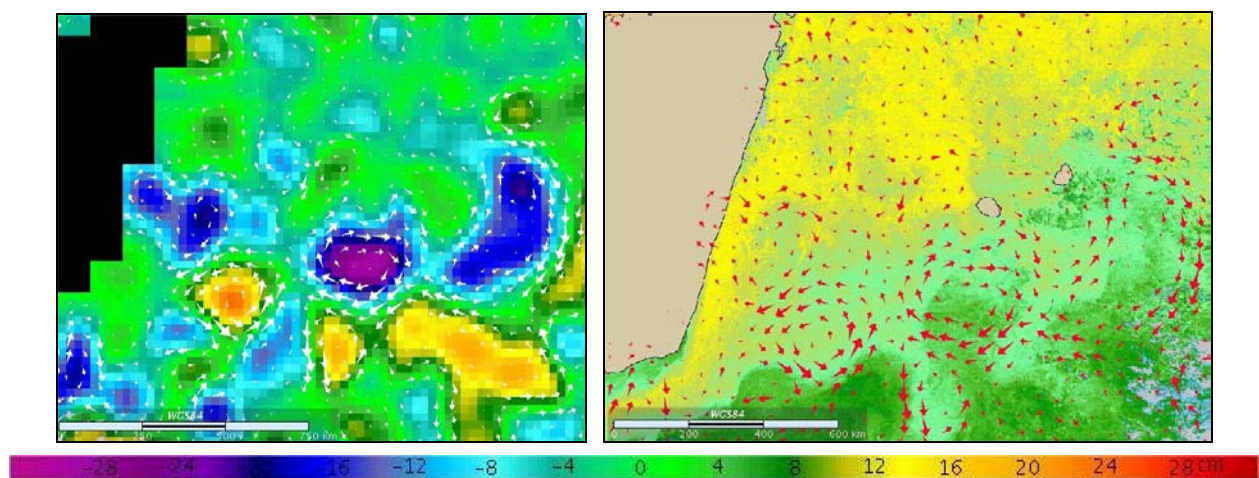


Figure 2.9 : Champs de SLA et de SST synchrones (hiver 1998) au niveau de la zone Réunion (échelle SLA en dessous)

2.2.2 Une zone de reproduction ou d'alimentation ?

Les résultats des GAM suggèrent que la température de surface influence en partie les captures de la pêcherie palangrière réunionnaise. Deux gammes de température sont plus favorables : 1) entre 24°C et 25°C et 2) au delà de 28°C (ce qui est particulièrement vrai pour les CPUE ; Figure 1.46b). Ces dernières valeurs correspondent au réchauffement des eaux environnant l'île de La Réunion, au plus fort de l'été austral (décembre, mais surtout janvier à mars ; Figure 2.10).

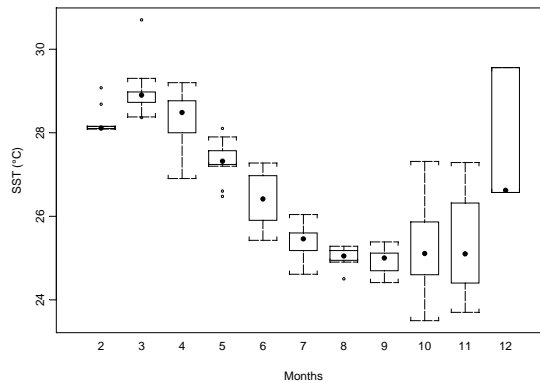


Figure 2.10 : Distribution des valeurs de SST extraites des positions médianes des lignes de pêche en fonction des mois de l'année (l'effet saisonnier apparaît nettement)

Les connaissances acquises lors du PPR concernant la reproduction de l'espèce (Poisson *et al.*, 2001a) laissent augurer que l'augmentation des températures de surface dans la zone Réunion pourraient constituer, avec l'augmentation de la photopériode, un facteur déclenchant ou accompagnant le début des pontes fractionnées des femelles. Le suivi mensuel de la maturité sexuelle des individus capturés montre que la saison de ponte dans la zone Réunion (au cours de laquelle la majorité des femelles capturées est mature) s'étale de octobre à avril, soit en plein été austral. Ces résultats vont dans le même sens que les études réalisées dans l'est de l'Australie (Young *et al.*, 2000) et en Atlantique Nord (Ward et Elscot, 2000).

Poisson *et al.* (2001a) ont de plus analysé l'évolution saisonnière des sex-ratios d'espadons capturés par les pêcheries palangrières basées à La Réunion (1960 individus) et en zone équatoriale aux Seychelles (1222 individus). Le sex-ratio (nombre de femelles/nombre de mâles) autour de La Réunion montre de nettes variations: les femelles sont toujours plus nombreuses que les mâles (sex-ratio annuel 1.8), particulièrement en période de repos sexuel. Elles restent plus nombreuses que les mâles, mais en proportion moindre (sex-ratio de 1.1 à 1.5) en tout début et en milieu de saison de reproduction (différence significative aux mois d'octobre, janvier et février). A cette période de l'année, les mâles seraient plus ainsi capturables que le reste de l'année. Dans les échantillons prélevés et comparativement aux Seychelles, les mâles sont ainsi moins nombreux que les femelles autour de La Réunion et ce tout au long de l'année.

Pendant le PPR, certains espadons ont été à la fois mesurés et sexés (2107 individus). Les résultats ont pu démontrer que la maturité sexuelle est atteinte à une taille d'environ 127 cm LMF (Longueur Maxillaire-Fourche) pour les femelles et 101 cm pour les mâles, et que 50% des femelles étaient matures à environ 170 cm LMF (120 cm pour les mâles). Il a aussi été observé que parmi les plus gros individus (LMF>200cm), les femelles sont largement majoritaires (plus de 80%), particulièrement en période d'activité sexuelle. A âge équivalent, les femelles sont plus grosses que les mâles (Palko *et al.*, 1981; Ward et Elscot, 2000). En considérant alors que les individus de grande taille sont en grande majorité des femelles, l'étude de l'évolution des

fréquences de tailles des espadons mesurés pendant le PPR (10 553 individus) permet de compléter l'analyse. La taille moyenne des espadons capturés augmente très significativement à partir du mois d'octobre, signifiant à la fois que les plus grands individus matures (mâles et femelles) se retrouvent autour de La Réunion à cette période pour se reproduire, mais aussi que les femelles les plus grosses deviennent plus accessibles à cette période. Les plus gros individus se trouvent le plus souvent à l'est de La Réunion dans des eaux plus fraîches.

En zone équatoriale seychelloise par ailleurs, les captures de petits individus (tailles intermédiaires de 125-170 cm LMF) ont tendance à être toujours plus fortes qu'autour de La Réunion (Poisson *et al.*, 2001a). Cette observation confirme le fait que la distribution de l'espèce dépend de la taille des animaux, très corrélée à la latitude (petits individus en zone équatoriale, plus gros en zone tropicale) (De Martini *et al.*, 2000). Les femelles matures effectuent des pontes fractionnées de novembre à avril autour de La Réunion, dans des températures qui se réchauffent, augmentant en moyenne de 24-25°C en octobre à 28-29°C de janvier à avril (Figure 2.15). Dans les premiers stades de vie de l'animal, les conditions de surface (salinité, température, stabilité) déterminent la survie des jeunes espadons. La distribution des adultes matures et des larves semble donc être exclusivement limitée aux régions tropicales et équatoriales, dans des eaux chaudes et des conditions de mer plus clémentes. Les individus plus âgés atteignent par la suite des régions plus tempérées, au fur et à mesure que leur taille augmente.

On peut ainsi proposer une structuration de la population d'espadons dans l'océan Indien à la lumière de la classification de Garcia-Cortes et Mejuto (2003). La zone Réunion semble constituer une zone favorable à la reproduction en été austral, lorsque les mâles deviennent moins minoritaires vis-à-vis des femelles (sex-ratio de 1.6 à 1.1 en mois estivaux). Les femelles redeviennent beaucoup plus nombreuses quand les eaux sont plus froides. On peut alors émettre l'hypothèse que les mâles privilégient de zones plus équatoriales où la reproduction des individus matures les plus jeunes a lieu toute l'année. Les eaux tempérées au sud de 30°S, peu ou pas exploitées par la pêche réunionnaise, sont par contre vraisemblablement plus favorables à la croissance des gros individus, plutôt des femelles. On distingue ainsi schématiquement les régions équatoriales, « zones de «reproduction», des régions tempérées, « zones d'alimentation », la zone Réunion étant une zone mixte de « reproduction / alimentation » (Garcia-Cortes et Mejuto, 2003).

Les connaissances issues du PPR peuvent alors être interprétées en regard de l'hypothèse développée par certains auteurs (Arocha *et al.*, 1994 ; Ehrhardt *et al.*, 1996), qui envisagent un dimorphisme sexuel de la croissance du à des cycles de migration distincts en fonction du sexe des individus : les femelles les plus grosses explorent des zones plus tempérées et plus riches en proies, les mâles plus petits restant dans des eaux plus chaudes où leur croissance est moindre. On retrouve les deux sexes en proportions plus égales dans les eaux tropicales lorsque les températures de surface augmentent. Dans l'océan Indien, on peut ainsi considérer que les plus jeunes individus sont distribués dans les eaux chaudes toute l'année aux Seychelles, et que les mâles et les femelles matures se retrouvent autour de La Réunion pour se reproduire. Les observations très fréquentes de couples d'espadons nageant littéralement « flanc à flanc », pendant les mois d'été autour de La Réunion, confirment cette idée (CRPMEM, 2001). Cette observation apporte un élément supplémentaire à l'idée selon laquelle une forte contrainte génésique est exercée sur les individus matures, puisqu'ils ont plutôt tendance à se tenir à une certaine distance les uns des autres³¹. Les grosses femelles ont peut-être la capacité d'explorer des eaux tempérées, plus au sud et à l'est de la zone Réunion, mais il faudrait des pêches expérimentales pour le confirmer.

³¹ comme illustré au § 1.4.5.1 (p.57) par l'influence de la distance moyenne entre hameçons sur les captures d'espadon

A la lumière de ces hypothèses et de nos observations dans l'océan Indien, l'influence positive de la température ($>28^{\circ}\text{C}$) sur les captures d'espadon peut être vue comme une conséquence du cycle de vie de l'espèce. L'augmentation de la proportion de mâles et de grosses femelles pendant l'été austral autour de La Réunion peut être interprétée comme la convergence d'habitats préférentiels différents : en été, les femelles migrent des zones plus tempérées vers les zones tropicales (vers le nord et l'ouest), tandis que les mâles étendent leur aire de répartition vers les eaux tropicales qui se réchauffent (vers le sud). L'évolution saisonnière du réchauffement des eaux et particulièrement de l'isotherme 28°C conditionnent alors vraisemblablement le comportement de ces individus matures en période d'activité sexuelle.

Paradoxalement, le premier pic d'augmentation des captures observé dans les GAM se situe à des températures basses. Ces températures ($24\text{-}25^{\circ}\text{C}$) correspondent en fait à la moyenne des eaux réunionnaises en plein hiver (juillet à septembre) mais aussi aux minima des saisons de transition : ces minima signalent des apports d'eau plus froide au sein de masses d'eau qui se réchauffent au printemps (novembre) ou se refroidissent à l'automne (mai-juin ; Figure 2.15). A la rencontre de ces masses d'eau, du côté froid, les espadons semblent alors plus accessibles. Et on y retrouve vraisemblablement toute l'année les plus grosses femelles, moins nombreuses qu'en été, dans ces frontières de masse d'eau que Ward et Elscot (2000) qualifient de zones « de convergence » (plus généralement zones de gradients), particulièrement favorables à l'alimentation des espadons.

2.2.3 Une pêcherie de gradients ?

Cette hypothèse est explorée à partir des interprétations des GAM et pour chaque paramètre océanographique introduit dans les analyses.

2.2.3.1 Des indices observables sur les champs thermiques de surface

L'espadon est une espèce dont la distribution géographique est très étendue (50°N-50°S), dans tous les océans, tropicaux, subtropicaux et tempérés, où ils se répartissent selon leur taille. La large gamme des températures des eaux où elle est exploitée témoigne de son ubiquité. De plus, l'espadon est capable d'explorer des eaux profondes et froides (jusqu'à 5°C ; Ward et Lescot, 2000) grâce à un système de thermorégulation sanguin (Encadré 5) : dans ses déplacements nyctéméraux, il n'est donc vraisemblablement pas limité par la température de l'eau. Les effets des températures les plus favorables aux captures et CPUE d'espadon mis en évidence par différents auteurs sont très variés, souvent non significatifs (Podesta *et al.*, 1993 ; Young *et al.*, 2000) et leur interprétation doit intégrer la situation latitudinale des pêcheries et la dynamique océanographique de la zone (Tableau 2.4).

Auteurs et zone géographique	Valeurs de SST	Effet observé
Draganik et Cholyst (1986) Méditerranée	< 18°C 18-20°C 26-28°C	CPUE très faibles (-50%) Pic de captures Pic de captures
Podesta <i>et al.</i> (1993) Atlantique nord-ouest ³² .	9-30°C (mode 19-21°C)	Aucun effet notable
Bigelow <i>et al.</i> (1999) Pacifique nord - Hawaii	16-19°C (zone subtropicale) > 23°C (zone subtropicale) 25°C (zone sub-arctique)	CPUE plus élevées (hiver) CPUE plus faibles (hiver) CPUE plus élevées (été)
Bertrand, 1999 Pacifique sud - Polynésie	19°C (zone subtropicale)	CPUE plus élevées
Olson et Polovina (1999) Pacifique sud-est -Chili	13-20°C 14°-18°C	Captures Pic des captures
Notre étude	26-27°C	Captures plus faibles

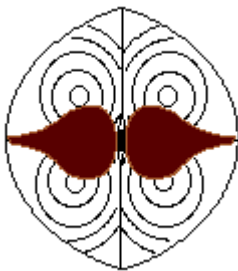
Tableau 2.4 : Tableau récapitulatif des effets de la SST sur les captures et CPUE d'espadon

³² les lignes de pêche employées par la pêcherie nord-américaine sont des *deep longline*, plus profondes que les longline de surface employées à La Réunion, vraisemblablement peu sensibles à l'effet de la température de surface en soi.

Encadré 5: La thermorégulation chez l'espadon

La chair des thons est surtout constituée de muscle « rouge », alors que celle de l'espadon est surtout du muscle « blanc ». Les muscles « blancs » apportent de l'énergie pour des efforts brusques et violents. Les muscles rouges ont une forte concentration de mitochondries et de myoglobine pour des activités d'endurance, permettant aux thons de nager pendant de longues périodes, sans fatigue (Gordon, 1968). L'espadon, au contraire, se déplace avec les courants principaux. Il utilise sa vue affûtée pour repérer ses proies, emploie ses accélérations fulgurantes pour les chasser et utilise souvent son rostre pour les assommer ou les tuer.

Plusieurs espèces de thons comme le thon rouge (*Thunnus thynnus*) sont capables de maintenir la température de leur corps au-dessus de la température de l'eau environnante. L'espadon ne peut pas élever la température globale de son corps ainsi, mais il dispose d'un muscle unique et d'un tissu brun qui réchauffe le flux de sang vers son cerveau et ses yeux quand il descend dans des eaux froides (Carey, 1990 ; Moyle et Cech, 1996). L'espadon dispose d'un organe spécial lui permettant de retenir la chaleur de sa nage ou celle de la surface. Le sang est redirigé dans le corps par de larges artères le long des flancs de l'animal, situées sous la masse musculaire (Figure 2.11).



Ce schéma montrant la masse (ici en sombre) du *rete mirabile* dans lequel a lieu une circulation du sang à contre-courant dans les artères et veines, assurant une conservation de la température pour les organes tels que le cerveau et les yeux

Figure 2.11 : Schéma d'une coupe latitudinale du corps d'un espadon

Le sang circule à travers un réseau de petites artères et de veines appelé *rete mirabile* (« le réseau merveilleux »). Les artères dans le *rete* transportent le sang froid et oxygéné provenant des branchies, tandis que les veines transportent le sang chaud et désoxygéné du fait du métabolisme. Ces petites artères et petites veines passent très près les unes des autres, transportant le sang dans des directions opposées. Du fait de ce système de contre-courant très imbriqué, la chaleur issue des veines est transmise aux artères et retourne aux organes (cerveau, yeux). Ainsi ces organes restent à des températures nettement plus élevées que celles du milieu extérieur, permettant à l'animal de conserver toute son attention sur la chasse.

Carey (1990) notait que le comportement de *basking* (repos quasi immobile en surface) de l'animal, fréquemment observé chez les gros individus et mis à profit par les pêcheurs pour les harponner en surface, lui permet vraisemblablement de « récupérer » de telles expériences profondes physio-traumatisantes. Il « ré-emmagasine » ainsi de la chaleur et de l'oxygène avant de retourner chasser sur les proies profondes.

La température de surface est un paramètre qui est en fait plus souvent discuté en tant que témoin de l'océanographie générale de la zone de pêche exploitée : les champs de surface de SST permettent en effet de bien suivre les déplacements des grandes masses d'eau et des systèmes frontaux qui les séparent. C'est notamment à partir de la SST que Bigelow *et al.* (1999) décrivent la zone de pêche des palangriers hawaïens : la Zone de Transition Nord Pacifique (NPTZ). Cette zone est située entre la zone frontale subarctique (SAFZ, entre 40° et 43°N) et la zone frontale subtropicale (STFZ, entre 27° et 33°N, Figure 2.12), soit situées à des latitudes plus élevées que celles de la pêcherie réunionnaise (15°S-30°S) mais les contextes océanographiques des deux pêcheries sont comparables, du fait de leur situation en bordure de gyre subtropical. La Zone de Transition Nord Pacifique est intensivement exploitée par les palangriers hawaïens, lesquels ciblent principalement l'espadon, mais la répartition spatio-temporelle de leur effort de pêche est très saisonnière. Les pêcheurs hawaïens suivent les champs de température de surface au cours de l'année. En hiver, les filages du premier trimestre se font dans des eaux de 15-20°C, dans la zone du front subtropical et les CPUE d'espadon sont plus élevées quand les SST des zones frontales majeures sont proches des minima saisonniers. Ceci correspond à la situation observée sur les SST en hiver à La Réunion. Au second trimestre (printemps), la zone subtropicale est toujours exploitée, dans des eaux plus chaudes autour de 20-25°C. Les CPUE les plus basses se retrouvent dans les eaux au dessus de 23°C. Les incursions d'eau froide du front de transition au nord favorisent les captures. L'effort de pêche hawaïen est surtout soutenu pendant cette première moitié de l'année, pendant laquelle le front subtropical est proche de l'archipel d'Hawaii. Aux troisième (été) et quatrième (automne) trimestres, les eaux hawaïennes sont chaudes et homogènes, l'effort de pêche diminue et se décale alors plus au nord, au niveau de la zone de transition et jusqu'au front subarctique. Les CPUE d'espadons y sont alors plus élevées dans des eaux près des maximum saisonniers (soit 25°C), dans les incursions d'eau tropicale au sein des eaux plus froides de la zone de transition (Seki *et al.*, 2002).

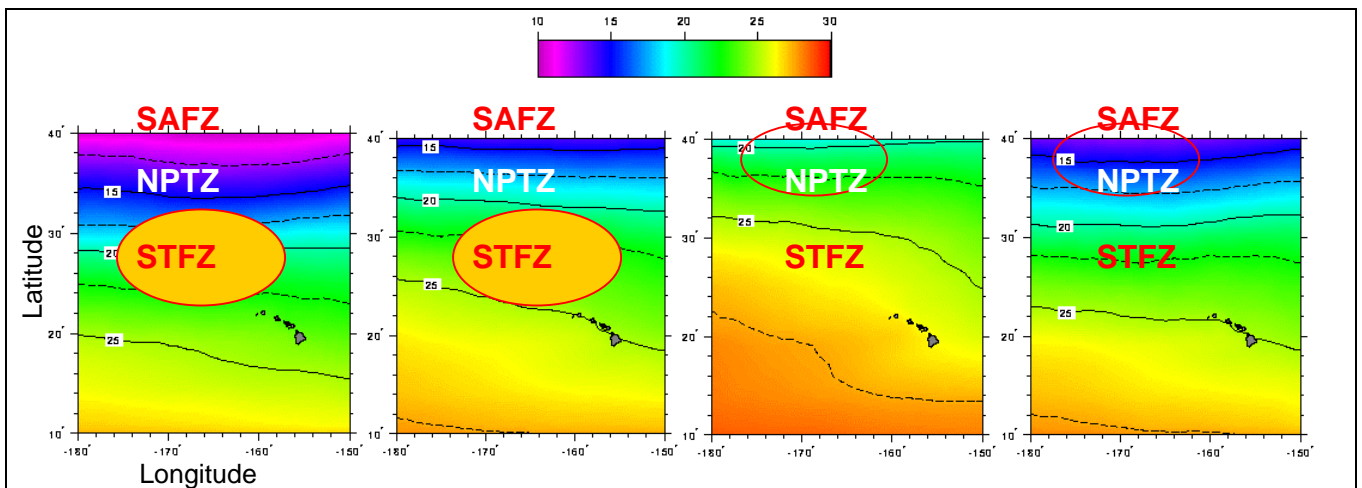


Figure 2.12 Températures moyennes de surface de la zone exploitée par la pêcherie hawaïenne (cercle rouge) et limites des zones océanographiques définies par Bigelow *et al.* (1997) (de gauche à droite: hiver, printemps, été et automne boréal ; températures au dessus en °C ; source : University of Hawaii)

Podesta *et al.* (1993) décrivent aussi la zone de pêche des palangriers américains en Atlantique Nord-Est, en bordure du Gulf Stream permanent comme une zone caractérisée par des fronts thermiques de surface observables par satellite presque toute l'année. Le passage d'anneaux chauds issus du Gulf Stream provoque la création de fronts bien visibles sur les champs de SST (Figure 2.13). Des concentrations d'encornets (*Illex illecebrosus*), proies de l'espadon (Encadré 3, p.70), sont souvent observées dans les parages de ces systèmes frontaux.

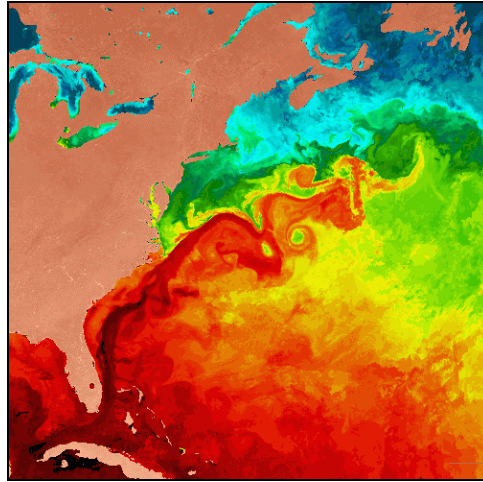


Figure 2.13 : Image journalière synthétique de température de surface de l'Atlantique Nord Ouest, montrant la très forte structuration thermique en surface du Gulf Stream (flux de surface plus chaud – rouge-orange -au sein d'une masse d'eau plus froide –vert-bleu) et de ses méandres (source : NOAA)

Identiquement, Young *et al.* (2000) décrivent la pêcherie est-australienne comme caractérisée par le Courant Est Australien qui supporte des phénomènes océanographiques typiques des grands courants côtiers, de manière quasi symétrique au Gulf Stream en Atlantique Nord (upwelling sur la bordure côtière, réflexions, décrochements et méandres sur la bordure hauturière). Dans cette vaste zone de pêche, de 10 à 40°S, jusqu'à 165°E, les influences sont à la fois subtropicales et subantarctiques. Au Nord, entre les latitudes 14 et 18°S, le Courant Sud Equatorial nourrit le Courant Est-Australien qui continue le long de la côte jusqu'à 30°S, où il se sépare en un méandre vers l'Est connu sous le nom de front de Tasmanie. Une série de méandres et de tourbillons générés continue alors vers le Sud le long de la côte (Figure 2.14). Cette situation du Courant Sud Equatorial est extrêmement comparable à celle observée au niveau du Courant Est-Malgache dans la partie la plus australe de la zone de pêche réunionnaise.

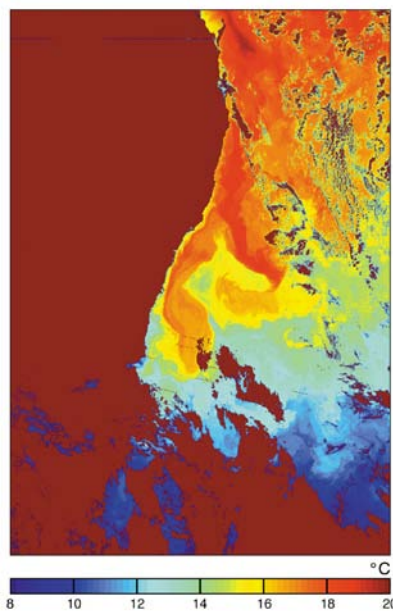


Figure 2.14 : Illustration des méandres du Courant Est-Australien par télédétection satellitale thermique (source : NOAA) et de l'effet de « cul de sac » des eaux chaudes bloquées au sein d'une masse plus froide au sud

A La Réunion, les captures palangrières d'espadon sont réalisées dans des eaux entre 23°C et 31°C, soit des eaux plus chaudes que celles concernant la pêche hawaïenne. La zone de pêche réunionnaise est moins étendue en latitude et située uniquement en zone subtropicale, au nord du front subtropical. Les navires ne « suivent » pas la progression des isothermes en été vers le sud et les zones frontales subantarctiques comme les navires hawaïens. Ils exploitent des eaux dans des températures dont l'étendue est plus restreinte. Les zones frontales en hiver et au printemps sont exploitées et semblent propices aux captures d'espadon, au sein des eaux plus froides (Figure 2.15). Des méandres et des tourbillons apparaissent aussi nettement sur les cartes de SST, ainsi que certaines cartes de contenu chlorophylle (Figure 2.7), au niveau de la réflexion sud-malgache (Encadré 4).

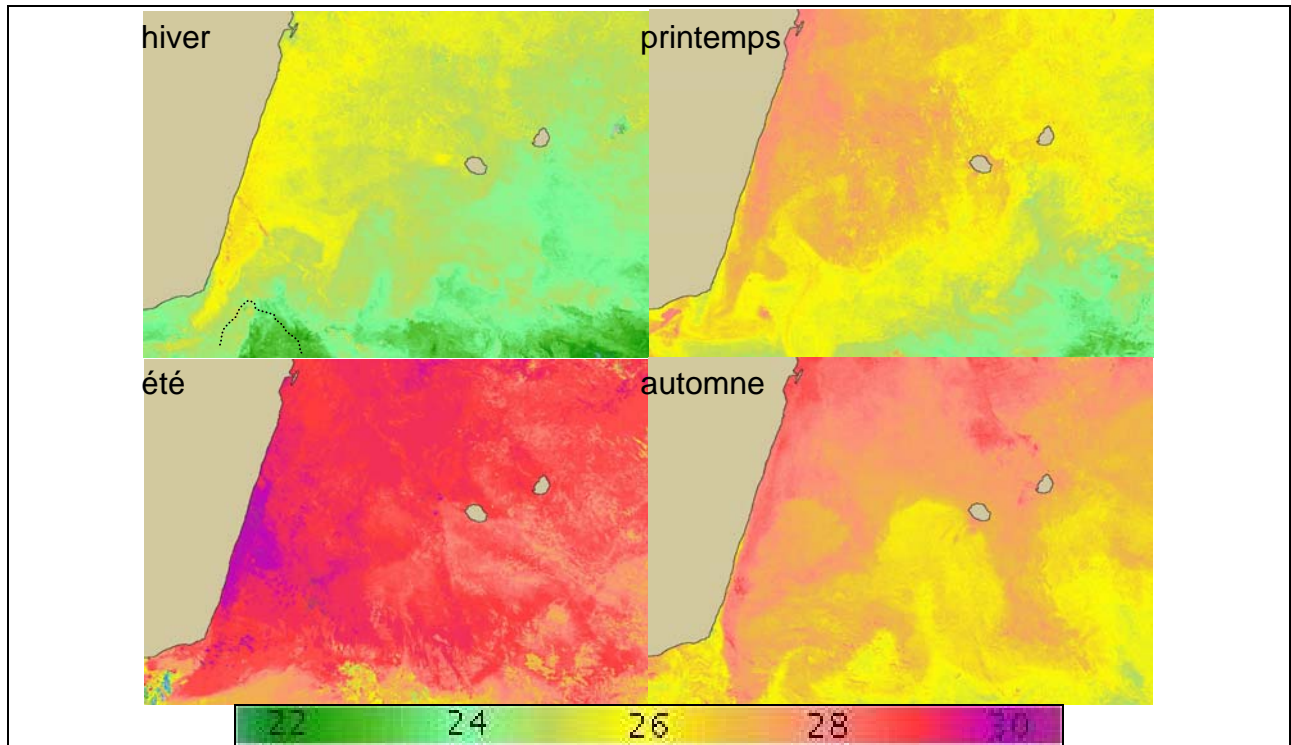


Figure 2.15 : Illustration de l'évolution des températures moyennes de la zone Réunion et de l'hétérogénéité des champs de SST à partir de cartes satellitaires journalières

Les résultats des différents modèles GAM que nous avons testés montrent un effet parfois significatif mais relativement marginal (16 % d'inertie dans le meilleur cas ; Annexe A) de la SST sur les captures et CPUE d'espadon dans la zone Réunion. Dans l'étude de Bigelow *et al.* (1999), c'est la latitude qui expliquait la plus grande part de la variance des CPUE hawaïenne d'espadon, un effet très lié aux grands déplacements de la pêche hawaïenne. Ils expliquaient une part plus faible de cette variation par la SST.

Du point de vue des gradients thermiques de surface, Podesta *et al.* (1989) s'étaient heurtés à un biais important dans leurs analyses puisque les pêcheurs recherchaient activement ces fronts thermiques. Tous les filages de la pêche nord-américaine avaient tendance à être associés à ces discontinuités. La seule association clairement mise en évidence par les auteurs était celle, positive, reliant les CPUE et la distance aux fronts (mais seulement significative pour les très grandes valeurs de CPUE). Paradoxalement, c'était plutôt l'éloignement aux fronts qui favorisait les fortes CPUE, en contradiction avec l'hypothèse d'association. Les auteurs insistaient sur le problème de l'imprécision spatiale des données (filage *vs.* fronts concentrés et peu larges) et émettaient l'idée d'un décalage temporel des concentrations de poissons par rapport aux fronts,

constaté pour les baleines et les saumons, mais aussi pour les thons par Stretta (1990). Le principal problème reste celui de l'identification de la bonne échelle spatio-temporelle des processus impliqués dans la distribution locale des espadons. Dans l'étude de Bigelow *et al.* (1999), l'indice de gradient thermique de surface (énergie frontale, décrite au § 1.3.2.2) exerçait une influence positive sur les CPUE d'espadon. Dans l'étude de Young *et al.* (2000), la proximité aux fronts thermiques était le troisième facteur déterminant la variabilité des rendements d'espadons. Leur modèle montrait que les captures augmentaient jusqu'à une distance de 10 milles à un front thermique, puis baissaient au delà. L'hypothèse d'association entre les fronts thermiques et les CPUE d'espadon n'était là non plus pas probante.

Dans nos analyses, il apparaît aussi que la part d'inertie des gradients de température de surface est faible, même si elle est significative dans plusieurs modèles (Figure 1.47). La présence de gradients de températures de l'ordre de quelques degrés ($<3^{\circ}\text{C}$) semble bénéficier à la fois aux captures et aux CPUE d'espadon autour de La Réunion. L'existence d'une association forte entre l'abondance locale d'espadons et les structures frontales de surface semble être en partie vérifiée avec la SST, mais ce sont les gradients d'anomalies de hauteur d'eau qui témoignent le mieux de cette association.

2.2.3.2 Des anomalies de hauteur d'eau témoins de la dynamique de la couche homogène

Parmi les variables environnementales les plus significatives de nos analyses figurent les variables dérivées de la SLA. La valeur du gradient maximum de SLA (Mgr.SLA) indique la présence d'un gradient marqué de l'anomalie de hauteur d'eau, correspondant à une « pente » de la surface de la mer à proximité de la ligne de pêche. L'effet sur la pêche est nettement positif lorsque le gradient est marqué, correspondant à une augmentation respective de environ 1.3 espadons capturés et 1.5 espadons capturés pour 1000 hameçons lorsque le gradient augmente de 20 à 40 cm. Ces forts gradients de SLA sont particulièrement marqués autour des méandres et tourbillons des zones de forte vélocité géostrophique. Olson et Polovina (1999) avaient aussi utilisé les données d'altimétrie du satellite Topex/Poseidon pour mettre en évidence les associations entre les CPUE hawaïennes d'espadon et les variations de la hauteur d'eau. Ils décrivaient ainsi le front subtropical au nord de Hawaii comme un système océanographique nettement caractérisé par de nombreux méandres et de tourbillons à méso-échelle. Selon les auteurs, il existe notamment des relations entre des CPUE d'espadon décroissantes dans la zone et l'affaiblissement de la composante du courant de Kuroshio qui « alimente » la zone de transition frontale et ces tourbillons. Nos résultats tendent à montrer que la situation est comparable dans notre zone d'étude.

Concernant les effets des courants géostrophiques, on a observé que les valeurs nulles de la composante nord-sud (V) étaient les plus favorables : la zone Réunion étant largement soumise à l'influence du Courant Sud-Equatorial (qui porte essentiellement vers l'ouest), il n'est pas étonnant que les meilleures captures soient observées au sein de masses d'eau dont les déplacements nord-sud sont faibles. Par contre, pour la composante est-ouest (U), l'effet favorable des valeurs positives signifie que les courants portant vers l'est (à l'encontre donc du flux principal d'ouest) constituent des conditions propices. On peut d'ailleurs rapporter ce résultat de celui observé sur la valeur du maximum de gradient de la composante zonale du courant géostrophique (Mgr.U), qui est aussi significative dans plusieurs modèles GAM testés. Cette variable indique la présence d'une zone de variation des masses d'eau à la surface, où l'intensité des courants horizontaux varie relativement rapidement : c'est un indice de la présence de variations ou de zones de contacts entre les courants de surface, ici dans la composante zonale.

Nos analyses suggèrent que les variations de ces courants dans la direction est-ouest ont une influence positive sur les pêches réunionnaises (jusqu'à des gradients de 50 cm.s^{-1}).

Nos résultats concernant les variables dérivées de l'altimétrie sont ainsi très cohérents : les espadons sont plus capturables lorsque les gradients de SLA sont élevés, signes de courants géostrophiques significatifs (les équations de base de la géostrophie démontrent que le transport de masse est directement proportionnel au gradient de pression, donc au gradient de SLA). L'analyse des résultats sur les composantes méridienne et zonale des courants géostrophiques permet d'affiner l'interprétation : les palangres sont plus efficaces lorsque les courants sont forts mais aussi lorsqu'ils s'inversent, particulièrement dans la direction est-ouest. L'influence du Courant Sud Equatorial, particulièrement sur les palangres filées dans la partie nord de la zone de pêche, explique vraisemblablement en grande partie cet effet. On peut éventuellement aussi interpréter l'effet favorable des valeurs nulles – autant pour la composante méridienne que zonale- comme généralement liés à de courants qui s'inversent, traduits par des inversions de pentes à la surface. Cette interprétation est d'ailleurs confirmée par les pêcheurs réunionnais (CRPMEM, 2001) : pour eux, une ligne cassée témoigne de courants cisailants et est souvent synonyme de bonne pêche. Les renverses de courants sont très recherchées, même si leurs effets peuvent être inconfortables lors du virage (lignes emmêlées, bouées goniométriques en dérive, etc...). Les observations faites lors du PPR quant aux phénomènes de marnage liés au cycle lunaire (cf. § 2.1.1.4, p.74) vont dans le même sens. Ces zones de variations de courant sont typiques des zones de convergence, au contact de masses d'eau différentes (Seki *et al.*, 2002).

Plus généralement, l'importance des courants de surface et des zones de contact a été soulignée par plusieurs auteurs. Les courants sont des indices indirects pouvant influencer la capturabilité de l'espadon, particulièrement en frontière de grands courants comme le Gulf Stream en Atlantique Est, le Kuroshio dans le Pacifique ou le Courant Est Australien (Olson et Polovina, 1999). Les espadons semblent aussi pouvoir se déplacer au sein des courants généraux, lors de mouvements à plus grande échelle (Carey et Robison, 1981 ; Carey, 1990). Mais si l'océanographie de la zone Réunion est assez différente de celle des systèmes frontaux bien établis du Pacifique Nord étudié par Olson et Polovina (1999), il n'est pas impossible que les variations de l'intensité du Courant Est Malgache et de la rétroflexion sud-malgache vers l'est exercent une influence comparable à celle observée par ces auteurs sur les résultats de la pêcherie réunionnaise. Olson et Polovina (1999) ont aussi souligné l'importance des systèmes frontaux pour l'espadon, citant notamment la zone du plateau continental et du Gulf Stream en Atlantique Nord (Podesta *et al.*, 1993) ou celle des courants Kuroshio et Oyashio au large du Japon dans le Pacifique. Les auteurs indiquent que l'alternance de divergences et convergences de courants a tendance à provoquer l'agrégation des producteurs tertiaires, proies des proies de l'espadon (Encadré 3). La convergence de courants peut aussi supporter le développement de proies en profondeur. Cités par Olson et Polovina (1999), des études ont ainsi mis en évidence l'existence à Hawaii d'un front de subduction thermohalin à 29°C : l'eau froide plus dense du front plonge sous l'eau chaude tropicale moins dense (très aisément repérable par satellite), alimentant une zone de maxima de chlorophylle vers 75-100 m de profondeur, avec apport de nitrates et augmentation de la production de zooplancton. Cet enrichissement profond permet le développement d'une forte biomasse d'encornets, notamment l'encornet volant (*Ommastrephes bartramii*) que l'espadon vient chasser (Encadré 3, p.70). Les gradients de SST en surface sont dans ce cas-ci aussi largement observables par satellite et exploités par les pêcheurs.

Auteurs	Valeurs de SLA et courants associés (courants géostrophiques)	Effet observé sur les captures et CPUE d'espadon
Olson et Polovina, 1999	Tourbillons Gradient de SLA élevé (vitesse géostrophique)	CPUE plus élevées
Notre étude	1) Bordure du Courant Sud Equatorial Gradients de courant géostrophique 2) Gradient marqué de SLA 3) SLA négative (upwelling)	Captures et CPUE plus élevées

Tableau 2.5 : Tableau récapitulatif des effets de la SLA et des gradients dérivés sur les captures et CPUE d'espadon

A la Réunion toutefois, seuls quelques patrons pêcheurs ont pu exploiter des cartes d'anomalies de hauteur d'eau. Les zones de fort upwelling, considérés comme très favorables, sont les plus recherchées et les anomalies de hauteur d'eau sont considérées par certains professionnels comme le deuxième paramètre d'importance après la SST. Ces paramètres satellitaires sont encore relativement peu exploités en routine par les pêcheurs et chercheurs, en tous cas beaucoup moins que la SST. Les effets de l'environnement océanographique sur les pêcheries d'espadon ont d'ailleurs été plus décrits à partir des champs de SST plutôt que de SLA. Les signatures de surface des deux paramètres sont souvent proches au niveau des systèmes frontaux (Figure 2.9). La relation entre les variations de SLA et celles de SST a souvent été observée en plein océan tropical, particulièrement à partir de cartes satellitaires à meso-échelle (Marsac *et al.*, sous presse). La SLA devient négative lorsque la thermocline remonte vers la surface, ce qui a tendance à faire remonter les isothermes (extrêmement resserrés au niveau de la thermocline, par définition) près de la surface, apportant ainsi des eaux plus froides dans la couche superficielle de l'océan. Même si nous n'observons pas de stricte corrélation entre les valeurs de SLA et de SST issues de nos extractions environnementales (Figure 2.16), ces deux paramètres semblent avoir des effets proches sur les résultats de pêche à l'espadon. On remarque ainsi que les valeurs de SST autour de 24-25°C correspondent approximativement aux valeurs négatives de SLA (autour de -10 cm), et que dans nos analyses elles coïncident avec les meilleures captures d'espadon.

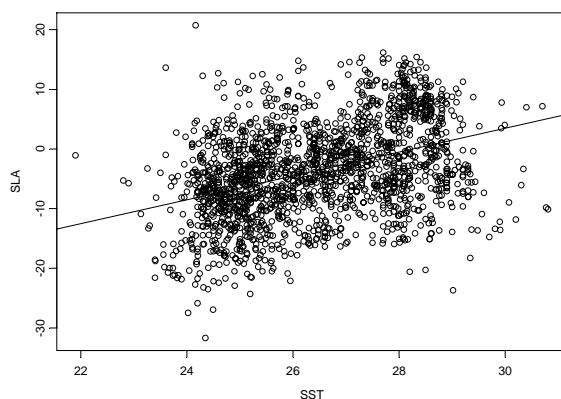


Figure 2.16 : Régression linéaire de la SST par rapport à la SLA aux positions médianes des lignes de pêche réunionnaises ($\rho=0.39$, $p<0.001$)

Les upwellings repérés par les pêcheurs à partir des gradients observés sur les cartes de SST, et la présence de courants ascendants sont ainsi particulièrement recherchés. Olson et Polovina (1999) avaient aussi noté que les pêcheurs de Hawaii suivaient le passage des fronts et qu'ils essayaient de cibler les zones de gradient de SST en surface de 5 à 6°C: la ligne était alors généralement

placée du côté froid où le courant est moindre, puis dérive vers le côté chaud. La signature de surface des fronts thermiques a été plus étudiée que la celle de la SLA dans la littérature (Podesta *et al.*, 1993 ; Power et May, 1991; Fiedler et Benard, 1987 ; Polovina *et al.*, 1998).

Alors que l'association entre les fronts thermiques de surface et les CPUE d'espadon n'était pas bien marquée dans la partie nord de leur zone d'étude (25°S-30°S), Young *et al.* (2000) avaient observé dans la partie sud de leur zone d'étude que la structuration des champs thermiques de surface exerçait une influence décisive dans les pêches d'espadon. Les auteurs avaient en effet observé durant l'été austral 1998 un afflux exceptionnel d'eau chaude issue du Courant Sud Equatorial, qui avait provoqué un réchauffement et une homogénéisation des eaux de surface jusqu'à des latitudes plus élevées qu'habituellement (jusqu'à 36°S ; Figure 2.17). Les CPUE d'espadons étaient alors particulièrement faibles par rapport aux autres années. Toutes les pêches étudiées ici étaient réalisées dans des eaux d'origine tropicale, favorables aux captures d'albacores, notamment dans ce « cul de sac » d'eau chaude riche en proies (Figure 2.14). Ce phénomène de cul de sac d'eau chaude dans laquelle seraient « piégés » les albacores, mais où ils trouveraient des proies en abondance, a été aussi constaté par Laurs *et al.* (1984), puis Fiedler et Bernard (1987) le long de la côte californienne et par et Power et May (1991) dans le Golfe du Mexique. Il est probable que l'absence de fronts thermiques dans la zone, liée à ce phénomène de masse d'eau chaude, n'a pas au contraire fourni les conditions favorables à la pêche des espadons.

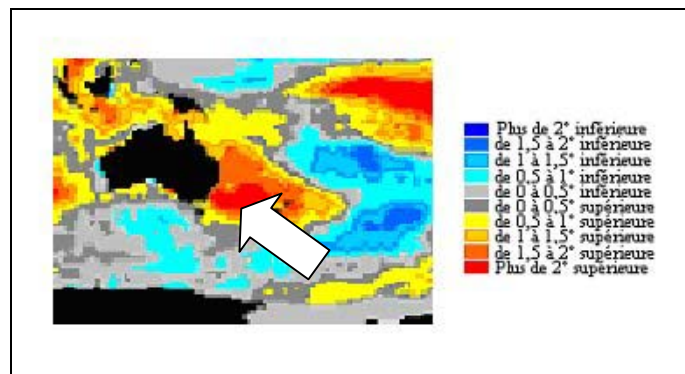


Figure 2.17 : Illustration du réchauffement anormal des eaux de surface de la côte est-australienne en février 1998, sur les champs d'anomalies de température de surface moyenne ; toute la zone concernée par l'étude de Young et al. (2000) se trouve en très forte anomalie positive (températures supérieures de 2°C ou plus à la « normale » climatologique ; source : Etat du Queensland, www.longpaddock.qld.gov.au)

L'effet positif de la forte structuration des champs de thermiques (avec des formes circonvolutionnées marquées – cf. Figure 2.7, p. 85- , dont l'effet est imparfaitement rendu par les indices utilisés dans nos analyses) est aussi vraisemblablement rendu par nos résultats en ce qui concerne le sud de la zone d'étude.

2.2.3.3 Des fronts chlorophylliens peu significatifs mais recherchés

Dans cette zone extrêmement dynamique du courant de Tasmanie et du Courant Est-Australien , lequel se scinde en méandres le long de la côte, des fronts de chlorophylle se développent habituellement. Young *et al.* (2000) ont montré que le contenu chlorophyllien de l'eau exerçait une influence significative sur les CPUE d'espadon : ces dernières étaient plus faibles en zone de forte fluorescence (« eaux vertes », contenu chlorophyllien > 0,5 mg.m⁻³). Dans notre analyse, la relation avec la chlorophylle n'était jamais significative mais plutôt décroissante au delà de 0.05 mg.m⁻³. Les résultats de Young *et al.* (2000) indiquent que les espadons seraient plus facilement

capturables dans des eaux peu chargées en phytoplancton : on peut comprendre que même en zone de front chlorophyllien, l'espadon aura plus de facilité à chasser ses proies à vue dans des eaux claires (où il sera aussi plus capturable). Pour les pêcheurs réunionnais rencontrés, la chlorophylle est en général considérée comme un bon indice des captures, les pêcheurs reliant la productivité primaire de la zone à la présence de poissons « pêchables ». Mais la chlorophylle est souvent utilisée conjointement à la SST (CRPMEM, 2001) : une forte concentration chlorophyllienne associée à des isothermes rapprochés est considérée comme une configuration extrêmement favorable, indiquant la présence d'un upwelling. La pêche est alors réalisée dans la zone de faible concentration en chlorophylle (zone « claire »), à côté d'une poche d'eau concentrée en chlorophylle, l'explication étant pour les pêcheurs que l'espadon privilégie ces eaux pour chasser et que les leurres lumineux équipant les lignes de pêche y attirent plus l'espadon. Selon les pêcheurs réunionnais de forts gradients de SST (appelés gros « breaks ») ne sont pas nécessairement synonymes de fortes captures.

Selon la région océanique, les gradients de SST horizontaux n'ont pas la même signification fonctionnelle et le même intérêt. Ainsi, un pêcheur rapport qu'au large de l'Afrique du Sud, au niveau de la convergence subtropicale, un « break » de 4°C est intéressant. Inversement, aux Seychelles, une zone très homogène en SST peut être très « pêchante ». Plus au sud vers 30°S, des cellules d'eau chaude (19-20°C) entourées d'eau plus froide (ou d'eau froide entourée d'eau chaude en basses latitudes) sont aussi favorables. Une structure « enroulée » est encore plus attractive, c'est là que la ligne sera filée : les structures circonvolutionnées (particulièrement bien observées sur les cartes de contenu chlorophyllien) en surface témoignent des phénomènes dynamiques en sub-surface (upwelling-downwelling ; cf. Figure 2.7, p. 85).

2.2.4 Une pêcherie associée aux accidents topographiques?

Ward et Elscot (2000) avaient constaté que lorsqu'elles n'étaient pas situées autour de zones de convergence, les pêcheries d'espadon se concentraient autour d'accidents topographiques et structures bathymétriques comme les monts ou les canyons sous-marins (Carey et Robison, 1981 ; Carey, 1990). Près de la côte Est-Américaine, les Bancs de Georges et du Charleston sont privilégiés par les pêcheurs ciblant l'espadon, et les observations directes de Carey et Robison (1981), Carey (1990) et Sedberry et Loefer (2001) montrent que les poissons effectuent des déplacements autour de ces hauts-fonds et y reviennent régulièrement. Sedberry et Loefer (2001) notent que le Banc de Charleston est ainsi considéré comme une zone de nourricerie des jeunes espadons, qui y trouvent vraisemblablement les conditions favorables à leur croissance rapide (forte disponibilité de biomasse benthique notamment). Bigelow *et al.* (1999) avaient aussi introduit la bathymétrie³³ dans leur analyse: ce facteur influençait positivement les CPUE d'espadon près des hauts-fonds, mais aussi au large en eau très profonde. L'hypothèse d'association semble ainsi en partie vérifiée, mais l'effet n'est pas simple. De plus, ce facteur n'était pas un facteur explicatif important.

Dans nos analyses, l'effet de la bathymétrie sur l'efficacité des palangres apparaît de manière aussi significative. Comme pour Bigelow *et al.* (1999), deux pics de captures et de CPUE apparaissent, d'une part au niveau des grandes profondeurs correspondant au plancher océanique hauturier (4500 m et en dessous) et d'autre part au niveau des pentes des monts sous-marins, du plateau insulaire de Madagascar à l'ouest de la zone de pêche et des îles de l'arc des Mascareignes, notamment La Réunion (3000 m et au dessus). La Figure 2.18 illustre la répartition des données de profondeur introduites dans l'analyse en fonction de la longitude des points de pêche : on remarque ainsi que la plupart des eaux profondes du plancher océanique

³³ la variable introduite dans leurs analyses correspondait à la valeur de la profondeur la plus élevée dans un rayon de 65 km autour de chaque filage.

(autour de 5000 m) correspondent aux longitudes de 50°E à environ 54°E, soit la situation géographique du bassin des Mascareignes entre l'arc des îles Mascareignes et le plateau insulaire malgache (Figure 2.8). C'est justement dans cette partie sud de notre zone d'étude que le front subtropical et les méandres de la rétroflexion sud-malgache se développent, surtout en hiver austral (Figure 2.9, p. 85). On peut alors se demander si l'effet des plus grandes profondeurs observé dans les GAM n'est pas plutôt lié à l'océanographie générale de cette zone. Ces grandes profondeurs étant caractérisées par une océanographie de zone de gradients propice aux espadons, elles apparaissent alors significativement favorables dans nos analyses, sans qu'il existe nécessairement de relation directe avec la concentration d'espadons autour de structures comme des monts sous-marins.

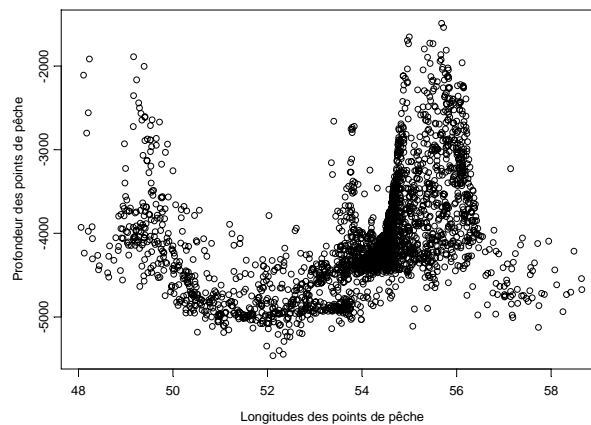


Figure 2.18 : Profondeurs de pêche en fonction des longitudes des points de pêche

Selon Olson et Polovina (1999), l'influence de la topographie sous-marine sur les concentrations d'espadon est plus généralement liée au développement de configurations océanographiques locales favorables, notamment au dessus des monts sous-marins de plein océan, et les effets induits laissent une signature en surface discernable dans les champs de SST et de SLA. L'océanographie locale des monts sous-marins a été particulièrement étudiée : leur productivité biologique est souvent plus élevée que celle des eaux environnantes (Borets et Darnitsky, 1983 ; Rogers, 1994), du fait d'effets hydrodynamiques originaux qui interviennent à la verticale de ces monts. Des tourbillons anticycloniques s'y développent en colonnes, appelés « colonnes de Taylor » (Taylor, 1917), qui concentrent la production biologique dans les couches d'eau situées au dessus de ces monts tout en ramenant vers la surface les éléments nutritifs profonds. Ces colonnes agissent alors comme des « pièges » pour les organismes planctoniques, qui s'y agrègent en abondance comparativement aux eaux environnantes (Figure 2.19). Genin et Boehlert (1987) y notent la présence d'organismes typiques des couches diffusantes comme les encornets, proies favorites des espadons. La capacité de rétention des colonnes de Taylor dépend en grande partie de la profondeur et la forme du mont sous-marin, mais aussi de sa position en latitude (rétention moins forte aux hautes latitudes) et de la force du courant en surface (Brink, 1989). Brink (1990) signale ainsi que les courants de marées et courants géostrophiques associés au passage des ondes de Rossby sont les plus susceptibles de provoquer la création et la stabilisation de ces colonnes dans les latitudes intermédiaires des océans tropicaux (10° à 30° de latitude). Genin et Boehlert (1987) notaient déjà que la rétention des organismes au dessus des monts sous-marins, et donc leur intérêt écologique pour les prédateurs apicaux comme l'espadon, dépendait de la stabilité et de la durée des phénomènes physiques impliqués (plusieurs semaines pour y concentrer le zooplancton, plusieurs mois pour le micronecton et les organismes fourrages des grands pélagiques).

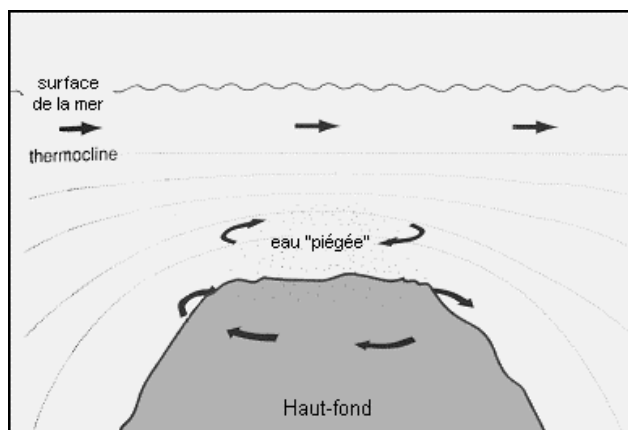


Figure 2.19 : Schéma d'une colonne de Taylor stratifiée, se créant au dessus d'un mont sous-marin en plein océan (repris de Bakun, 1996)

Même si les monts sous-marins sont plus productifs en zone équatoriale (l'effort de pêche des thoniers senners y est en général plus concentré que dans les eaux environnantes ; Fonteneau, 1991 ; Holland *et al.*, 1998 ; Sibert *et al.*, 2000), il est vraisemblable que les hauts-fonds de l'arc des Mascareignes supportent aussi une forte production biologique, surtout lorsque les courants géostrophiques de surface sont suffisamment intenses. Ce doit notamment être le cas du mont sous-marin cartographié par Baudry *et al.* (1994), au sud de La Réunion (Figure 2.8), même si les cartes de contenu chlorophyllien ne montrent pas forcément d'enrichissement phytoplanctonique significatif directement associé.

Les îles des Mascareignes (Réunion, Maurice, Rodrigues) elles-mêmes jouent aussi vraisemblablement un rôle écologique double pour l'espadon. Les eaux peu profondes qui les environnent abritent des proies potentielles de l'espadon, prédateur opportuniste. Mais des effets océanographiques plus complexes leur sont aussi associés. On appelle « effets d'îles » les perturbations hydrologiques produites par une île sur les conditions hydrologiques de l'océan qui l'entoure. Une terre émergée peut d'abord induire des phénomènes de vents thermiques locaux, par des ascendances des masses d'air sur les terres dont le volant thermique est plus faible que celui de l'océan, susceptibles de modifier la circulation océanique de surface aux abords de l'île. De petits upwellings côtiers, fugaces et de faible amplitude, peuvent ainsi modifier substantiellement les conditions hydrologiques aux abords de l'île. Mais une île peut constituer aussi un obstacle aux courants généraux, et en arrière de l'île (« sous le vent ») peuvent alors se former deux tourbillons opposés, qui provoquent alors des phénomènes de convergence/divergence propices au développement biologique (Uda et Ishino, 1958). Dans l'océan Indien, Piton (1976) note ainsi que les conditions les plus favorables aux remontées d'eau profonde le long des accores du banc des Seychelles sont observées quand le banc se situe en plein milieu du Contre Courant Equatorial en mousson de nord-est (été austral). Leroy et Barbaroux (1977) avaient aussi noté que le Courant Sud Equatorial, qui s'étend jusqu'à 20°S, était susceptible de provoquer de tels effets « sous le vent » de l'île de La Réunion. Toutefois leurs observations ponctuelles (avril et août 1977) n'avaient pas permis de mettre en évidence un tel enrichissement et les auteurs avaient conclu à une dynamique insuffisante du courant pour provoquer des remontées d'eau significatives.

L'imagerie satellitale permet aujourd'hui de revoir cette hypothèse. On observe en effet des phénomènes de convergence/divergence « sous le vent » de Maurice et de La Réunion, particulièrement lorsque les alizés renforcent le Courant Sud Equatorial et la circulation générale

zonale d'est. Les données satellitales rendent assez souvent compte de ces effets, notamment sur les images de transport d'Ekman et de vorticité, du fait des phénomènes de modification des vents autour des îles, et surtout sur les images de SST, où les divergences/convergences locales peuvent provoquer des plongées/remontées d'eau près des côtes (« au vent » et « sous le vent ») et un réchauffement/refroidissement du signal thermique de surface. La Figure 2.20 illustre un tel effet : « sous le vent » de La Réunion, les pixels bleus sur la carte de vorticité (Figure 2.20a) indiquent une tendance à la remontée d'eau profonde, plus froide, bien rendue par la signature thermique de surface sur la carte de SST (Figure 2.20b) : la persistance du phénomène sur plusieurs jours confirme que l'effet n'est pas un artéfact lié au calcul de la SST). Dans l'ouest immédiat de La Réunion, zone hautement exploitée par les palangriers réunionnais, il est probable que de tels effets influencent aussi les conditions de concentrations des proies des espadons.

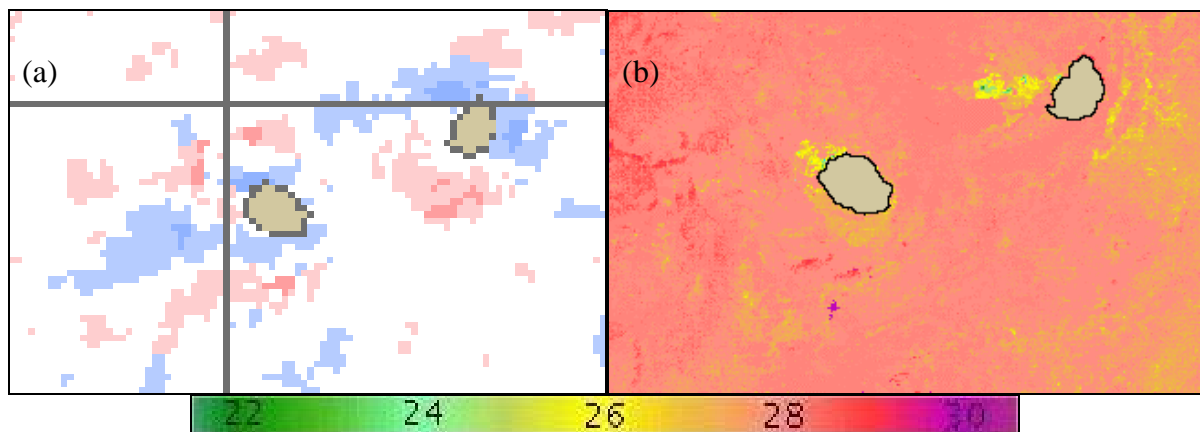


Figure 2.20 : Effets d'île sur une carte de vorticité du 26 janvier 1999 (a) et une carte de SST du 24 janvier 1999 (b) ; le refroidissement « sous le vent » de La Réunion et de l'île Maurice est bien observable sur la carte de SST

Outre l'effet d'enrichissement trophique provoqué par ces structures bathymétriques, une théorie cohérente sur le comportement des grands pélagiques, proposée notamment par Petit *et al.* (1994), considère que ce sont globalement les discontinuités de l'environnement océanique qui conditionnent la concentration des individus dans le milieu hauturier. D'un point de vue de l'agrégation des bancs de thons, Dagorn et Fréon (1999) expriment l'hypothèse du « point de rencontre », qui suppose que les effets océanographiques sont secondaires dans le processus d'augmentation locale des abondances de thons tropicaux autour des monts sous-marins (et plus généralement des Dispositifs Concentrateurs de Poissons), puisqu'ils agissent d'abord comme des attracteurs des thons en termes comportementaux, les bancs rassemblés autour de ces discontinuités permettant une recherche plus efficace de nourriture par rapport à des individus isolés. Baudry *et al.* (1994) notaient à l'inverse que l'effet haut-fond pouvait apparaître comme « gommé » par l'effet hydrologique puissant en surface : c'est vraisemblablement le cas pour l'espadon, une espèce qui, au contraire des thons, n'est pas grégaire.

Conclusion sur l'accessibilité

La relative faiblesse des relations statistiques obtenues dans nos analyses GAM semble indiquer que les pêches d'espadon sont peu influencées par l'environnement océanique. Le fait de ne disposer que des données de captures à l'échelle des lignes de pêche a sans doute occulté des effets observables à une échelle inférieure, *i.e.* au niveau des captures ou groupes de captures individuelles. C'est cet écueil que Young *et al.* (2000) avaient précisément pu éviter en divisant chaque ligne de pêche en segments d'environ 200 hameçons : ils avaient pu ainsi analyser les taux de capture par segment de ligne de 200 hameçons en fonction des variables environnementales établies à la même échelle. Leurs résultats ont alors permis de mettre en évidence des associations statistiques significatives entre les captures d'espadon et l'environnement océanique. Dans notre analyse, l'échelle des individus statistiques était la ligne de pêche dans sa globalité (soit souvent plus de 1000-1500 hameçons) : même si nous avons pu caractériser l'environnement océanique de chaque ligne par des variables descriptives des variations horizontales des champs de surface (gradients océaniques ; cf. §.1.3.3, p. 30), sans une décomposition détaillées des captures par section de ligne, il est probable que nos analyses ont du souffrir des mêmes problèmes d'interprétation que celles de Podesta *et al.* (1993) et Bigelow *et al.* (1999).

De fait, la forte définition spatio-temporelle des données d'environnement utilisées dans nos analyses a aussi vraisemblablement affaibli le caractère explicatif des variables introduites dans les GAM, particulièrement pour la SST. Bigelow *et al.* (1999) avaient ainsi mis en évidence que la SST expliquait une part plus faible de la variabilité des CPUE d'espadon selon l'échelle des données de température introduites dans l'analyse : un gros grain (1deg/mois) expliquait plus de variance qu'un grain plus fin (18km/semaine), l'apport étant toutefois faible. De même, Marsac *et al.* (*sous presse*) avaient obtenu dans l'océan Indien de meilleures relations statistiques que les nôtres, dans la mesure où ils utilisaient des données de température et de captures agrégées à une échelle plus grande. En comparaison, la très grande résolution de nos données (2km/jour) ne permet pas de dégager un effet net de la SST sur les captures d'espadon. Concernant les gradients de SST, la forte incertitude subsistant dans la relation est aussi à attribuer à la qualité des cartes de température de surface exploitées dans nos analyses : les cas de structures thermiques incongrues, d'absence de données liées aux nuages ou d'effets de mosaïque ne sont pas rares sur les cartes de SST (Desruisseaux *et al.*, 2001a), ce qui a tendance à « exagérer » les valeurs réelles des convolutions dont sont issues les données de gradients horizontaux. Les fortes valeurs de gradients sont ainsi peu vraisemblables et les relations statistiques de fait moins fiables. Lorsque les données utilisées (pêche et environnement) sont disponibles à haute résolution, il devient difficile de distinguer entre les effets liés au véritable signal fonctionnel recherché et ceux liés aux artefacts (rapport « signal/bruit »).

Le manque de significativité de nos résultats et la synthèse des connaissances issues de l'expérience des pêcheurs et de la bibliographie militent pour considérer qu'une simple prise en compte des facteurs de l'environnement par des mesures de certains paramètres *in situ* (avec le risque de ne pas considérer la bonne échelle spatio-temporelle) est insuffisante pour réellement comprendre la manière dont l'espadon peut exploiter son environnement, notamment en termes de déplacements et de répartition spatio-temporelle. Il apparaît notamment décisif de prendre en compte la configuration de l'environnement, en termes de « paysage océanique » : en s'inspirant de la démarche de l'écologie du paysage (cf. Encadré 7, p.107) il s'agit de considérer la structure (la forme) des éléments du paysage, mais aussi le rôle écologique fonctionnel de ces configurations particulières, rôle difficile à restituer à travers de simples études de corrélations statistiques, et qui « émergent » des relations qu'entretiennent les organismes avec les structures du paysage.

L'analyse empirique de la pêche réunionnaise apporte toutefois un certain nombre d'éléments d'information sur les conditions les plus favorables aux captures de l'espadon, qu'il faut interpréter en relation avec une description plus qualitative de l'océanographie. Au delà de l'interprétation « statique » des relations observées, on a cherché à mettre en évidence les caractéristiques liées au comportement de l'espèce susceptibles de déterminer ses déplacements dans le paysage océanique et sa distribution. On peut ainsi synthétiser ces différentes hypothèses et y associer les variables et leurs effets probables sur le comportement des espadons (Tableau 2.6).

Hypothèse	Variables	Effet
Zone de reproduction en été	SST Mgr.SST	- Suivi de l'isotherme 28°C - Recherche de gradients
Pêcherie de gradients	- Mgr.SLA, Mgr.U, Mgr.SST - U, V - SST	Exploration plus intense des zones : - de gradients de SLA/U/SST - de renverses de courants - de températures minimales
Pêcherie topographique	profondeur	Exploration plus intense des zones de hauts-fonds

Tableau 2.6 : Hypothèses sur le comportement de l'espadon et variables environnementales

Afin d'explorer ces hypothèses fondées sur les résultats de notre analyse statistique et la comparaison avec les principales pêcheries d'espadon, nous proposons de formaliser la problématique en sens inverse par un modèle de simulation informatique basé sur des hypothèses de comportement simples mais robustes au niveau d'individus espadon, afin de faire émerger artificiellement différents scénarios affectant la population. Il s'agit ainsi d'étoffer une approche empirique (*top-down*) par une approche constructiviste (*bottom-up*). En l'absence d'observations réelles de marquages d'espadon, les résultats des analyses GAM serviront à paramétrer les comportements individuels. Les individus espadons sont modélisés sous forme d'entités informatiques autonomes au sein d'un paysage océanique représenté par les différentes cartes satellitaires disponibles, dans leur complexité structurelle. C'est cette approche de simulation au sein du « paysage océanique tropical » qui est présentée dans la troisième partie de ce document.

3 Modélisation du comportements et des déplacements des grands pélagiques dans l'océan tropical

L'objectif de cette partie est de proposer un modèle de simulation de déplacements d'espadons dans l'océan Indien afin d'explorer les différentes hypothèses synthétisées au chapitre précédent. Les déplacements des grands pélagiques, notamment des espèces tropicales, s'effectuent le plus souvent à l'échelle d'un bassin océanique entier. Dans l'étude de la répartition spatio-temporelle des populations, il convient donc de déterminer quels processus dominent la dynamique à chaque échelle spatio-temporelle pertinente (Figure 3.1). Si on le suit pendant quelques minutes à quelques heures, le comportement des individus va influencer leurs déplacements à des échelles de grandeur de l'ordre du mètre à quelques centaines de mètres. Les « groupes » d'individus et leur dynamique seront eux étudiés à des échelles plus vastes, de l'ordre de la dizaine de kilomètres et de la journée. C'est ce qu'on appelle la « méso-échelle », qui correspond particulièrement à l'échelle spatio-temporelle maximale captée par les satellites dans le cadre de l'océanographie opérationnelle (Petit *et al.*, 1994). Au delà, à l'échelle du bassin océanique et pour des durées de plusieurs semaines, les populations de grands pélagiques auront pu effectuer de grands déplacements et le signal étudié sera plus facilement observable dans les données de captures de pêches collectées avec une résolution comparable (comme nous avons pu le constater dans les chapitres précédents). Les déplacements à l'échelle océanique, appelés parfois incorrectement « migrations » (Encadré 6), sont la résultante de déplacements individuels mais il est crucial de bien appréhender la question de ce transfert d'échelle entre les comportements et déplacements locaux des individus et les mouvements de grande ampleur observés sur les populations.

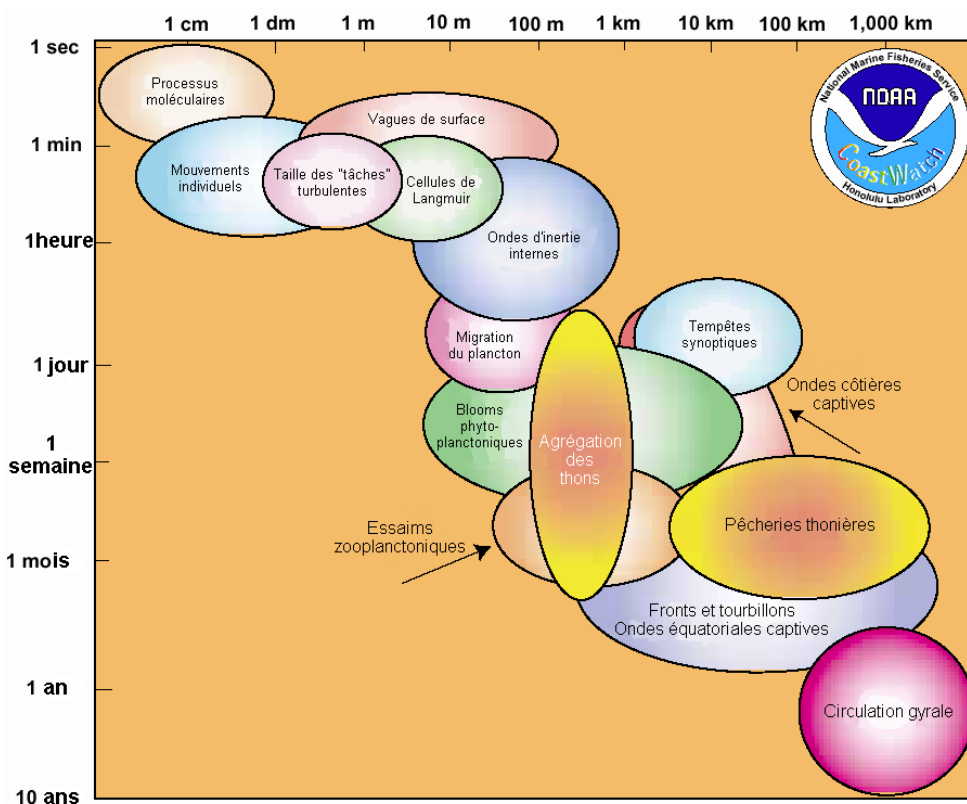


Figure 3.1 : Echelles des processus spatio-temporels de l'océan (source : NOAA, d'après Sund *et al.* 1981)

Encadré 6: des déplacements individuels aux migrations

Dingle (1996) établit une classification des mouvements animaux, que l'on se propose de classer en trois grands types pour ce qui est des organismes marins :

1) stasie et station keeping : cela concerne les organismes sessiles (coquillages, anémones, corail...) et les organismes qui se meuvent sur de très petites distances afin de conserver une position fixe dans leur habitat (*home range*) ;

2) kinésie : il s'agit des mécanismes de réactions locomotrices élémentaires en réponse à des conditions de l'environnement local (physico-chimique, congénères, ressources/prédateurs). Ces réactions sont régulatrices d'un mouvement aléatoire. Les mouvements d'exploration de l'habitat à but trophique à méso-échelle (*foraging*) et les mouvements réguliers à court-terme (*commuting* ; ex : migrations nyctémérales de la couche diffusante dans l'océan hauturier) peuvent ainsi être considérés comme des formes de kinésies particulières ;

3) ranging et migrations : il s'agit alors de mouvements sur de très grandes distances.

Le *ranging* correspondant à la stratégie opportuniste présentée par Le Page (1996) : les mouvements sont réalisés pour la recherche d'un nouvel habitat, le plus proche possible des conditions propices à la réalisation d'une fonction biologique des organismes, généralement la reproduction.

Selon Dingle (1996), les migrations *vraies* sont des mouvements à grande échelle, où les influences locales de l'environnement (ressources, congénères, etc...) sont inhibées pendant le déplacement. L'environnement local induit par contre l'origine des migrations (ex: photopériode, élévation saisonnière de la température de l'eau, etc...).

C'est vraisemblablement le cas des oiseaux dits migrateurs mais Cayré (1990) considère que les migrations des thons (des *pseudo-migrations* alors ?) sont effectivement déclenchées par l'environnement, mais qu'elles sont aussi orientées de proche en proche par les indices locaux de l'environnement. C'est le cas des stratégies obstinées décrites par Le Page (1996).

Cette approche a aussi été suivie par Dagorn (1994), Maury (1998) et Humston (2000) pour simuler les déplacements à grande échelle des thonidés. On peut considérer que des stimuli motivationnels (d'origine extérieure environnementale et intrinsèques hormonaux) prédisposeraient les animaux à un déplacement migratoire (motivation génésique). Toutefois, la motivation trophique interviendrait systématiquement au niveau des comportements individuels (stimuli orientateurs et déclencheurs). Les mouvements à petite échelle sont de type kinétique.

Cette approche permet aussi d'envisager que des déplacements « accidentels », dus aux événements environnementaux exceptionnels (climatiques, hydrologiques, etc...), sont possibles : ils peuvent alors générer la séparation de la population globale en sous-populations voire la spéciation à une échelle évolutionniste.

Afin de bien motiver nos choix de modélisation, nous synthétisons tout d'abord les grands types de modèles de déplacement de poissons trouvés dans la littérature, particulièrement ceux modélisant les comportements des grands pélagiques en fonction de l'environnement océanique. Une brève présentation des différents types de modèles spatiaux utilisés en halieutique permet d'introduire cette partie.

3.1 Etat de l'art de la modélisation spatiale en halieutique

Les modèles « classiques » de dynamique des populations utilisés en halieutique servent à évaluer et diagnostiquer l'exploitation par la pêche afin de la rationaliser. Ces modèles peuvent être structurés en classes d'âge ou en sous-populations distinctes géographiquement, mais ne permettent généralement que de soulever des questions à l'échelle de la population entière. Ils reposent sur l'hypothèse que tous les individus sont identiques et évoluent dans un milieu unique (Tyler et Rose, 1994). La dynamique de la population est modélisée à l'échelle de son aire de distribution et généralement la dynamique de l'environnement ou les différences de comportement entre individus ne sont pas explicités.

Toutefois depuis une quinzaine d'années, certains modèles ont été développés pour décrire la dynamique de populations distribuées dans l'espace et se déplaçant au cours du temps. Ils ont été créés afin de répondre aux questions sur les causes du développement et du maintien de structures spatio-temporelles et leurs conséquences en termes de dynamique des populations et de leur exploitation (Pelletier, 2003). Plusieurs types de modèles structurés dans l'espace peuvent être distingués, selon qu'ils considèrent un espace et un temps continu ou discret, et selon le type de la variable décrivant la population dans chaque unité spatio-temporelle.

Les modèles structurés en *métapopulations* permettent de considérer des habitats différents pour une même population. L'espace est discrétisé en fragments spatiaux non référencés. La dynamique de la population est alors modélisée, avec des échanges entre les métapopulations distribuées entre ces différents sites. Les déplacements ne sont pas explicitement simulés puisque aucune notion de distance ne décrit l'espace. Ainsi les modèles de type « *stepping stone* » (« gué » en français) ont été initialement conçus pour étudier les processus de colonisation des îles par des animaux et plantes terrestres, sans expliciter les trajets entre îles.

Les premiers modèles à proposer une représentation très simplifiée d'un espace référencé le formalisent par des relations de voisinage au sein d'un espace topologique structuré. L'espace modélisé en deux dimensions est composé de cellules adjacentes, permettant de rendre compte des distance entre entités, de l'orientation et de la vitesse des processus. On peut ainsi considérer les modèles à base d'*automates cellulaires* comme les premiers modèles de type spatial : ils permettent de modéliser des processus théoriques affectant les cellules de proche en proche et d'en simuler la progression spatiale.

A un niveau supérieur de réalisme, les modèles « *en patchs* » considèrent des agrégats de cellules qui discrétisent l'espace topologique en entités homogènes du point de vue de leur fonction écologique (densité de ressources ou succès reproductif par exemple). La composition et la configuration des patchs modélise l'hétérogénéité de l'environnement. La distribution de la population et ses déplacements sont simulés entre les patchs. Ces modèles sont utilisés pour étudier les processus de colonisation, d'expansion et d'extinction de la population dans son aire de distribution, entre les différents sites qui la composent, généralement établis de manière théorique. Lorsque la représentation de l'environnement est établie à partir de données réelles issues d'une observation des différentes composantes du milieu où se distribuent les populations étudiées, cette approche a donné naissance à une discipline appelée écologie du paysage (Encadré 7). Issus plutôt de l'écologie terrestre, ces modèles ont été surtout appliqués à des populations marines benthiques ou démersales, pour lesquelles les habitats sont bien différenciés, notamment en fonction des différents stades de développement des animaux. Ils proposent une représentation de l'environnement plus ou moins réaliste mais intègrent relativement difficilement la dynamique propre de cet environnement.

Encadré 7 : L'écologie du paysage

L'écologie du paysage est une discipline dont les principaux développements ont été appliqués au milieu terrestre. Elle étudie les liens entre la structure du paysage (l'hétérogénéité de l'environnement) et les aspects fonctionnels liés au fonctionnement des écosystèmes et des populations : utilisation de l'habitat, dynamique spatiale, échanges entre zones. L'écologie du paysage est souvent appliquée à la de gestion des territoires. Là où l'écologie classique considère les relations physico-biologiques qui gouvernent les différentes unités spatiales d'un écosystème d'un point de vue « vertical » (étude d'une ou plusieurs espèces au sein d'une unité spatiale homogène), l'écologie du paysage se penche sur les relations « horizontales » entre unités spatiales différentes (Forman et Godron, 1986). Un écosystème est alors considéré comme un élément homogène du paysage, et on peut définir un paysage comme un bouquet d'écosystèmes entre lesquels on peut caractériser des interactions. Cette définition peut toutefois être restreinte à des entités moins étendues qu'un écosystème dans le domaine océanique où les écosystèmes peuvent atteindre des dimensions bien supérieures à celles du milieu terrestre. L'approche de l'écologie du paysage peut ainsi être appliquée au domaine océanique (Cushing, 1995 ; Maury, 1998 ; Reeb et al., 1998).

Les concepts scientifiques utilisables dans cette perspectives d'étude des interactions entre éléments physiques³⁴ du paysage sont:

- *Structure*: relations spatiales entre les différents écosystèmes ou éléments présents- plus spécifiquement, la distribution de l'énergie, des éléments et des espèces en relation avec les tailles, formes, nombres, types et configurations des écosystèmes.

- *Fonction*: les interactions entre les éléments spatiaux, i.e. les flux d'énergie, d'éléments, et d'espèces entre les écosystèmes constitutifs.

- *Changements*: l'altération de la structure et de la fonction de la mosaïque écologique dans le temps (dynamique).

Cette définition d'un élément constitutif du paysage permet de comparer différents paysages (typologie) et d'établir des indices synthétiques pour caractériser leur dynamique d'évolution. Le caractère fonctionnel (au sens écologique) d'un élément de paysage est intimement lié à sa structure et « émerge » des relations que les populations entretiennent avec ce milieu. La classification fonctionnelle du paysage se définit comme une mosaïque d'éléments fonctionnels en interaction :

- La *matrice* : c'est l'élément « continu » qui constitue la trame de fond homogène du paysage ;

- Les *taches* (ou *patches*) : ce sont des zones d'habitat potentiel particulières, « plongées » dans la matrice ; on distingue le milieu intérieur de la lisière (écotone) ; la forme de la tache (digitation, circonvolutions, etc...)

- Les *corridors* : ce sont des structures linéaires permettant le contact entre les taches, où il existe une forte probabilité de déplacement de la population ; ces corridors peuvent avoir plusieurs rôles : habitat, conduit, barrière, filtre, source ou puits ; des corridors génétiques peuvent être définis entre différentes parties d'un océan, le long desquels des échanges d'individus permettent un brassage génétique entre sous-populations. Les corridors soulignent l'importance de la notion de *connectivité* dans l'hétérogénéité du paysage.

³⁴ mais aussi biologiques, notamment du fait des effets majeurs du couvert végétal sur les structures géomorphologiques dans le domaine terrestre

La compréhension et la représentation de la variabilité du paysage environnemental et de son hétérogénéité spatio-temporelle a bénéficié des développements parallèles des outils de collecte de l'information environnementale, notamment le suivi satellital, des outils de représentation, de manipulation et d'analyse cartographique de cette information à des résolutions pertinentes (Systèmes d'Information Géographique). Il a été difficile d'imaginer représenter l'hétérogénéité de l'environnement océanique jusqu'à ce que les techniques de télédétection satellitale permettent d'en extraire les composantes à l'échelle spatiale d'un océan et avec une régularité temporelle pertinente au regard des dynamiques observées. Les données récoltées par satellite ne permettent que de caractériser les paramètres de la surface de l'océan, et certains des processus animant sa couche superficielle. Outre l'hétérogénéité de l'environnement, la variabilité individuelle des populations est une des caractéristiques essentielles des dynamiques spatiales des populations (Tyler & Rose, 1994). La prise en compte au sein d'une population étudiée d'individus aux caractéristiques différentes (variabilité phénotypique) a elle surtout bénéficié du développement des outils informatiques de modélisation et de simulation, notamment des progrès récents en termes de capacité de calcul.

En ce qui concerne plus particulièrement les comportements et les déplacements de grands pélagiques, et leur exploitation, nous nous limiterons ici aux modèles avec une prise en compte réaliste de l'environnement pélagique. Deux types de modèles ont été développés : les modèles à formalisme plutôt « physique » (modèles de diffusion-advection) et les modèles plutôt « constructivistes » de type individus-centrés.

3.1.1 Un formalisme « physique » : les modèles de diffusion-advection

Le modèle dit de diffusion-advection-réaction (DAR) est basé sur le modèle de bassin de Mac Call (1990) qui est très robuste à l'échelle de la population. C'est un modèle heuristique fondé sur les notions de *distribution libre idéale* et de *sélection densité-dépendante des habitats*. La sélection de l'habitat par les poissons est gouvernée par ces deux principes. La distribution libre des individus implique que les poissons sont libres de choisir l'habitat qui leur convient le mieux (notamment en terme de succès reproductif). Le concept de sélection densité-dépendante de l'habitat indique que la « favorabilité » d'un habitat diminue avec la densité de poisson l'occupant. On arrive alors à une « égalité » des habitats en terme d'affinité biotique : la *distribution libre idéale* est ainsi une stratégie évolutivement stable, qui assure un partage optimal des ressources (*optimal foraging*), dans une situation sans cesse à l'équilibre au sein de la population moyenne. Les deux premiers termes du modèle (diffusion et advection) désignent les déplacements de la population de poissons, déplacements contraint par un paysage océanique continu et fonctionnel, défini en tout point de l'espace par un indice *d'affinité biotique* (ou *fitness* ou encore *favorabilité*). La population ainsi modélisée dans un paysage océanique entièrement connecté, « en bassin », se comporte comme un liquide qui se répand dans une cuvette au fond bosselé, dont l'inclinaison varie avec les saisons: les zones favorables sont représentées par des « vallées » où le liquide se concentre, les zones défavorables par des « pics » d'où il s'échappe (Mac Call, 1990). La démarche de simulation par ADR est basée sur des hypothèses de comportement, une approche phénoménologique et un formalisme mathématique forts.

Plusieurs auteurs ont ainsi développé des modèles de type DAR, pour diverses espèces de grands pélagiques notamment (Tableau 3.1). Maury (1998) a ainsi modélisé les déplacements de la population de thons albacore *Thunnus albacares* exploitée en Atlantique. L'indice d'affinité biotique utilisé par l'auteur était défini à partir de l'analyse par GAM des relations statistiques entre des données d'indices d'abondance (CPUE palangrières) et des données d'environnement satellitales, en écartant les effets dus à la variabilité de la capturabilité. La plate-forme informatique développée à cet effet est un outil de simulation associant les fonctionnalités SIG à la simulation du déplacement de la population de thons, décrit par un système d'équations

différentielles. Au cours du temps, la population modélisée suit alors le déplacement des isoplèthes d'affinité biotique maximale, avec une inertie (terme de réaction du modèle) qui représente les phénomènes démographiques intrinsèques à la population (mortalité naturelle) et à son exploitation par la pêche. Maury (1998) établit l'indice d'affinité biotique à partir des résultats des GAM confrontant les captures de thons albacores des palangriers japonais œuvrant dans l'Atlantique tropical agrégées à l'échelle 5°x 5°x 30 jours, avec des variables d'environnement à une résolution spatio-temporelle comparable. Les relations observées sont assez robustes³⁵ pour que les déplacements de la population simulée se conforment bien à l'évolution dans le temps et l'espace des captures de la pêcherie des senneurs FIS agrégées à l'échelle de 1°x 1°x 15 jours. Le paysage fonctionnel qui contraint les déplacements de la population est ainsi très bien décrit à cette échelle, puisque il permet de rendre compte des phénomènes qui influencent les concentrations de poissons saisonnières qui gouvernent à la dynamique des pêcheries hauturières.

Les phénomènes « encore plus locaux » influençant les dynamiques individuelles ou celle des bancs de poissons par rapport aux structures fines du paysage océanique ne sont pas considérés dans la modélisation. Le formalisme continu de la description de l'habitat environnemental des thons est ici intimement lié à l'échelle d'analyse. Un habitat microscopiquement discret pouvant être considéré comme continu à une échelle macroscopique, on écarte la composante structurelle du paysage qui apparaît à une échelle inférieure (fronts thermiques, convergences et structures biotiques et abiotiques décrivant la « peau de panthère » de l'océan tropical). L'homogénéité des comportements individuels est posée comme hypothèse sous-jacente au modèle de bassin: elle implique que la prise en compte de phénomènes marginaux dans la stratégie individuelle de déplacement des animaux notamment, et de leurs conséquences au niveau supérieur (bancs, concentrations de poissons, sous-populations) n'est pas envisagée. On souligne encore l'importance des échelles d'observation : il existe une notion d'hétérogénéité seuil, avec un niveau de résolution à partir duquel le grain (dimension du pixel) devient si petit ou grand que l'animal cesse d'y répondre (le monde propre *Umwelt* de l'animal devient fonctionnellement homogène). La population simulée par DAR « épouse » les structures du paysage d'affinité biotique, laquelle suit en partie les courbes de niveau des variables environnementales introduites. L'hétérogénéité fonctionnelle suit l'hétérogénéité structurelle et un équilibre dynamique maintient ainsi les populations en phase avec l'évolution de l'environnement océanique (Encadré 6).

Au niveau individuel, les déplacements sont interprétés comme la résultante d'un mouvement aléatoire (dit *brownien* ou de *marche au hasard*) contraint par un gradient d'affinité biotique qui l'oriente vers les plus forts potentiels. Ce déplacement polarisé dans le sens d'un gradient est appelé *topotaxie*. L'animal est capable de directement détecter un gradient de stimulus et d'orienter son mouvement le long de ce gradient, plutôt que de répondre à des stimuli d'origines différentes par une modification de la direction ou de la vitesse de son mouvement. L'animal est capable à tout instant de mesurer le gradient de stimuli autour de lui. Le système de contrôle du comportement (Encadré 8) est ici entièrement exogène : seul l'environnement défini par des champs de potentiels d'affinité biotique intervient dans le déplacement de la population, au niveau de la motivation de ses déplacements. Maury (1998) donne une interprétation microscopique du phénomène : les sens du poisson sont très développés, il dispose ainsi d'une mémoire à court-terme de la température externe grâce à des thermorécepteurs épidermiques et une mémoire à plus long-terme grâce à des thermorécepteurs profonds. En intégrant ces deux types informations (peut-être aussi par l'intégration des informations sensorielles le long de son

³⁵ L'échelle correspond à celle des analyses de Marsac et al. (*in.press.*) et Bigelow et al. (1999), dont nous avons vu que les résultats étaient plus significatifs qu'à une échelle plus fine.

corps), il est capable d'ajuster son déplacement par corrections successives suffisamment fines qu'elles permettent une « remontée » du gradient. Les stimuli déclencheurs et orientateurs du comportements seraient ainsi explicités.

De ce type de comportement, De Angelis et Yeh (1984) parlent aussi de *klinokinésie avec adaptation*, correspondant à une exploration kinétique³⁶ de l'environnement, puis une orientation selon le gradient quand les conditions s'éloignent du préférandum. La température jouerait le rôle de stimulus orientateur (*topotaxie*) et/ou déclencheur induisant une rétroaction (adaptation). Cette notion de rétroaction (ou *feedback*) est liée aux principes d'autonomie et de survie des animaux, les rétroactions agissant sur d'autres comportements déjà déclenchés. Les rétroactions négatives agissent en sens inverse du comportement engagé, produisant un effet stabilisant sur l'animal et un équilibre à un instant donné. Les mécanismes hormonaux intervenant dans la régulation du taux de glycémie chez les mammifères fournissent une analogie physiologique familière pour éclairer les processus de rétablissement des équilibres qui favorisent cette *autoconservation* (Encadré 8). Concernant les comportements animaux, ils ont pu être mis en évidence expérimentalement : l'élimination de la source ou de la transmission des stimuli induisant une rétroaction négative fait apparaître des comportements aberrants chez les animaux étudiés, ceux-ci poursuivent l'action engagée sans qu'elle ne soit « réfrénée » par le mécanisme de *feedback*, provoquant une certaine forme de déstabilisation de leur état. La stabilité observée de la *topotaxie* à l'échelle de la population résulte d'un équilibre de contraintes exploratrices et correctrices agissant sur les comportements de déplacements individuels.

Cette hypothèse microscopique est sûrement pertinente concernant la température et on peut envisager que la température de l'eau soit suffisamment bien perçue par les poissons pour diriger des déplacements à grande échelle. La pertinence du comportement de klinokinésie avec adaptation avait déjà été mise en évidence par Neill (1979) pour expliquer la thermorégulation comportementale des poissons soumis à des contraintes physiologiques fortes dans le choix de leur habitat thermique. La SST constitue ainsi souvent un paramètre important dans la détermination des déplacements de grands pélagiques, et ici particulièrement des albacores. Toutefois, d'autres paramètres introduits dans la définition de l'indice d'affinité biotique (vents de surface, anomalies de hauteurs d'eau) ne sont vraisemblablement pas aussi bien perçus par les poissons. Il est moins probable qu'ils soient capables de détecter et remonter des gradients de ces paramètres de la même manière. A l'échelle d'analyse, on peut difficilement interpréter les résultats très satisfaisants de la représentation de la dynamique de la population comme une résultante de comportements individuels stimulés par les mêmes champs de potentiels.

Auteurs	Espèce/objet de l'étude	Echelle spatiale
Mullen, 1989	Thon albacore <i>Thunnus albacares</i> Marquages-recaptures	Océan Pacifique
Bertignac <i>et al.</i> , 1998	Bonite <i>Katsuwonus pelamis</i> Migrations saisonnières	Océan Pacifique
Maury, 1998	Thon albacore <i>Thunnus albacares</i> Migrations saisonnières	Océan Atlantique
Sibert <i>et al.</i> , 1999	Bonite <i>Katsuwonus pelamis</i> Marquages - recaptures	Océan Pacifique
Polovina <i>et al.</i> , 1999	Langouste <i>Panulirus marginatus</i> Transport larvaire	Méso-échelle (Hawaïi)

Tableau 3.1 : Exemples de modèles DAR utilisés en écologie marine et en halieutique pour appréhender les comportements et dynamiques spatiales des espèces marines

³⁶ Avec des variations de vitesse et de directions

Encadré 8: Etude du comportement animal et systèmes de contrôle

Les déplacements constituent une des manifestations les plus évidentes et les plus facilement observables de la mise en œuvre d'activités organisées chez les animaux. La notion d'organisation s'oppose intuitivement à l'idée du « pur hasard » et est observable dans tous les phylums animaux. L'approche méticuleuse d'un félin en chasse, la construction complexe et très élaborée de structures collectives chez les fourmis ou les routes régulières des oies migratrices ne peuvent résulter d'un déterminisme aléatoire du déclenchement de la contraction des muscles du prédateur, du transport et du dépôt des matériaux de construction des insectes sociaux ou de la modification de la position des ailes des oiseaux. Un tel comportement est organisé ; il implique une orientation des actions de l'animal sur lui-même, un congénère ou son environnement, qui ne soit pas uniquement le fait de son métabolisme « passif » (système végétatif), mais qui tend à réaliser un objectif, à accomplir une action visant à satisfaire un besoin vital ou identifié comme tel.

Une brève histoire de l'étude des comportements animaux

L'école classique dite de la psychologie finaliste (Lorenz, 1984) a longtemps attribué la finalité des comportements à la vague notion d'instinct animal, approche qui n'explique rien aux causes et repose fortement sur le principe d'infailibilité, teinté d'une certaine mystique. Cette notion d'instinct animal, même si elle cadre déjà les grands principes vitaux (l'instinct de survie ou l'instinct de reproduction), évacue toute tentative d'explication sur les raisons ayant mené la mise en œuvre de tels comportements. Longtemps, les grandes migrations de populations animales ont été considérées comme l'accomplissement d'un tel dessein immuable et définitif. Les cas d'extinction massives de poissons pélagiques en période de migration (Sinclair, 1987) étaient ainsi mises sur le compte d'une « erreur naturelle de distribution », au même titre que les caractéristiques d'une population peuvent être représentées en termes statistiques de moyenne, de dispersion, etc...

A l'inverse, l'école behavioriste (de « *behavior* ») a toujours tenu à éluder la question du « pourquoi » des comportements, se fixant comme objectif uniquement l'étude expérimentale contrôlée des comportements animaux et leur niant toute finalité intrinsèque. Cette attitude hyper-rationnelle repose sur l'observation de caractères objectifs des comportements, avec la volonté d'appliquer à l'étude du comportement animal la méthodologie scientifique rigoureuse héritée de la philosophie positiviste. L'observation était ainsi souvent limitée à des critères par trop anthropomorphiques et les conditions expérimentales « objectives » risquaient souvent de biaiser les interprétations, justement parce que les objectifs poursuivis par un animal peuvent dépendre des conditions rencontrées dans son milieu naturel... Cette forme de « réaction » excessive vis-à-vis du courant finaliste a surtout occulté toute explication cohérente des comportements animaux basée sur des observations avérées.

Dans le cadre de la théorie darwinienne de l'évolution, qui a permis de mettre fin à cette querelle d'écoles de comportementalistes, on peut considérer qu'un comportement est adapté lorsque sa réalisation est favorable à la conservation de l'espèce (*autoconservation*), au delà de la satisfaction d'objectifs individuels à court terme (caractéristique *téléonomique*). Elle considère qu'un comportement a une fin, mais que ces causes doivent nécessairement être étudiées par une approche évolutionniste si l'on souhaite comprendre les mécanismes mis en œuvre. Cette approche darwinienne de l'étude du comportement animal a donné naissance à la discipline de *l'éthologie*, ou étude comparée du comportement animal. L'étude comparée des espèces dans leurs différents milieux de vie a permis de saisir et de comprendre les différentes adaptations physiologiques et fonctionnelles des organismes au cours des processus de sélection naturelle. L'étude des comportements animaux a aussi bénéficié de cette approche avec les premiers travaux de Lorenz et Tinbergen.

Les systèmes de contrôle du comportement

L'éthologie moderne permet de mettre en perspective les observations de terrain avec les hypothèses éco-éthologiques qui permettent de comprendre les régularités et variabilités des déplacements des animaux. L'analyse des causalités et des processus de sélection de l'action (problème du *contrôle*) constitue l'un des pans de recherche les plus actifs de l'éthologie moderne. Lorsqu'on cherche à comprendre et modéliser les déplacements animaux, la question du contrôle est alors associée à la compréhension des mécanismes *d'orientation (klinokinésie)* et de *sélection de la vitesse (orthokinésie)* des déplacements. La *topotaxie* est un mouvement pour lequel l'animal est capable de directement détecter un gradient de stimulus et d'orienter son mouvement le long de ce gradient, plutôt que de simplement répondre à des stimuli différents par la modification de certains types de comportements comme les changements de direction ou la vitesse. L'animal est capable à tout instant de mesurer le gradient de stimuli autour de lui, ce qui est discuté dans la réalité...

Tel que défini par les éthologues, le *système de contrôle* est constitué à la fois des structures organiques sensori-motrices sollicités lors du déclenchement de comportements (dont l'organisation n'est encore comprise que partiellement, des récepteurs sensoriels aux contractions musculaires) et des mécanismes fonctionnels mis en œuvre par ces structures (qui sous-tendent le but du mouvement). On propose souvent une architecture de contrôle établie selon l'analogie sensori-motrice: le système comprend ainsi des « entrées » (les causes) et des « sorties » (les actions), qui permettent la décomposition des processus. Au niveau des entrées du système, on distingue classiquement des facteurs internes à l'animal, qualifiés de *motivations* et *tendances (système motivationnel)*, des facteurs externes liés à l'environnement, qualifiés de *stimuli*. Cette définition peut être nuancée, comme Guyomarc'h (1995) le propose, en distinguant 3 types de stimuli :

- stimuli *déclencheurs*, qui induisent des discontinuités instantanées dans la qualité des comportements exprimés ;
- stimuli *orientateurs*, qui n'induisent pas forcément une prise d'orientation (au sens de l'orientation spatiale) mais plutôt une disposition à l'action ;
- stimuli *motivacionnels*, liés aux phénomènes de régulation neuroendocriniens, comme la faim, provoquée par des messages hormonaux internes à l'animal qui « déclenchent » la motivation à rechercher de la nourriture.

Les deux premiers types de stimuli étant le fait des perceptions de l'animal de son environnement, on les qualifie de *percepts*. Au sein du système de contrôle, le *système décisionnel* réalise au final l'intégration de l'ensemble des informations (motivations et stimuli) et déclenche les actions (Figure 3.2). Cette notion de décision est évidemment la clé du système : la question est avant tout de comprendre quels sont les stimuli et tendances qui seront au final pris en compte par le système de contrôle et aboutiront au déclenchement d'un comportement, *i.e.* le choix d'une orientation et/ou d'une distance en ce qui concerne les comportements de déplacements.

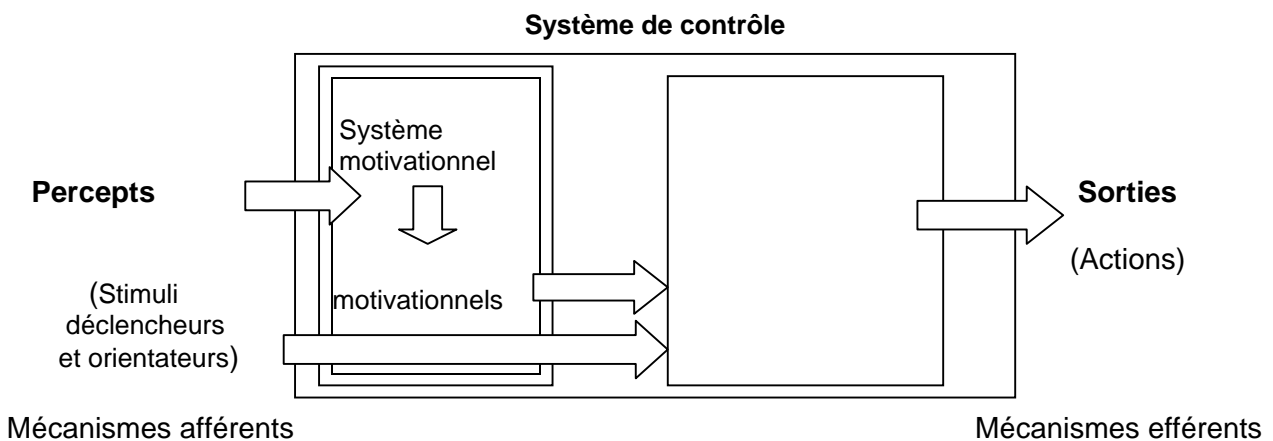


Figure 3.2 : Schéma de principe du système de contrôle

3.1.2 L'approche « constructiviste » : les modèles individus-centrés

Les modèles individus-centrés proposent une description plus « naturelle » du domaine en considérant la diversité des individus et de leurs comportements (De Angelis et Gross, 1992 ; Coquillard et Hill, 1997). Ces modèles rétablissent l'information occultée par le fait de n'employer que des références « moyennes » aux caractéristiques des populations étudiées, et permettent la prise en compte de la « localité » des phénomènes, du point de vue de l'espace ou des processus. Ils permettent de modéliser les comportements à partir de systèmes de contrôle pertinents au niveau individuel (Encadré 8) et sont partiellement validés par les résultats observés au niveau du déroulement des processus collectifs émergents des patrons individuels.

L'étude de la variabilité des processus affectant une population de poissons en fonction des variations individuelles de ses composants (individus ou groupes d'individus) est relativement récente. Elle repose sur une démarche constructiviste (*ascendante* ou « *bottom-up* »), consistant à simuler des processus populationnels à partir d'hypothèses sur les individus, et à étudier l'émergence d'organisation en résultant à l'échelle de la population. Les modèles individus-centrés servent à la simulation exploratoire du « possible » : ils sont appliqués à la simulation de phénomènes naturels « tels qu'ils pourraient être » : c'est l'objet de la discipline appelée *Vie Artificielle*³⁷ (Heudin, 1994).

On appelle « *animats* » les animaux artificiels simulés : c'est une forme de modélisation de l'être vivant, en considérant le problème du contrôle du comportement comme une conséquence de celui de la survie. Elle permet de poser des hypothèses *minimales* sur les mécanismes comportementaux (principe de *parcimonie*), qui soient cohérentes d'un point de vue physiologique et évolutionniste, et d'explorer les conséquences de ces hypothèses posées au niveau de chaque « animat ». L'établissement de tels modèles s'effectue en général au sein d'environnements informatiques spécialement dédiés, de type *laboratoires virtuels* ou *plate-forme de monde synthétique*. La démarche réductionniste classique considérant à étudier les propriétés d'un système à partir de celles de ses composantes et des relations entre elles (*systémique*) dispose ici de véritables outils d'expérimentation virtuelle en écologie des populations. La méthode consiste à tenter d'abstraire les principes fondamentaux du vivant et d'expérimenter leur mise en œuvre sur des supports nouveaux pour en étudier la complexité émergente. C'est notamment un moyen de re-crée et de comprendre la structure hiérarchisée des systèmes complexes. Les automates cellulaires constituent les premiers supports destinés à l'application de ces principes puis, parmi les domaines de l'informatique, les *systèmes multi-agents* (SMA) proposent une architecture informatique spécifiquement élaborée dans ce sens (Encadré 9).

Les modèles spatialisés représentent les individus dans espace topologique structuré, permettant de rendre compte des relations spatiales (distance entre entités, orientation et vitesse des déplacements). Une grille en deux dimensions composée de cellules connectées entre elles par des relations de voisinage (cellules de forme carré ou hexagonale) constitue le formalisme le plus basique utilisé notamment pour les automates cellulaires, mais toute autre forme d'espace topologique avec deux dimensions permettant de calculer des distances cartésiennes peut être utilisé.

³⁷ Il existe toutefois une différence fondamentale entre les modèles individus-centrée *sensus lato* et les modèles de Vie Artificielle : cette dernière ne se limite pas à la modélisation de phénomènes naturels, mais vise plutôt à extraire les principes issus du vivants. Elle s'applique éventuellement (et paradoxalement) à des domaines non-naturels comme la résolution de problèmes complexes pour lesquels les principes du Vivant peuvent apporter des solutions nouvelles (« *éco-résolution* » ; Drogoul, 1993). Drogoul (2000) propose le terme d'éthologie synthétique, qui peut très bien convenir à cette approche « *d'aller-retour* » entre les observations éthologiques et la modélisation informatique.

Encadré 9: Les Systèmes Multi-Agents

Les *Systèmes Multi-Agents* (SMA) désignent un type de technologie informatique (et ses applications) située à la croisée des disciplines de l'informatique, de l'éthologie et des sciences cognitives appelée *Intelligence Artificielle Distribuée* (IAD). Les SMA et l'IAD utilisent des « agents » (individus informatiques) en mettant l'accent sur leurs formes de communication, de coopération, de coordination et de négociation. L'IAD est basée sur la conception d'agents artificiels capables de *s'organiser* pour accomplir *collectivement* les fonctionnalités qui leur sont demandées, sans forcément que cette organisation soit le fait du modélisateur.

Ferber (1995) définit un SMA comme un système composé des éléments suivants: un environnement E; une série O d'objets; une série A d'agents, qui sont des objets particuliers ($A \subseteq O$), dotés de capacités de perception (capteurs) et d'action (effecteurs); une série de relations R, qui lient les objets (et agents) entre eux; une série de processus P, qui permettent aux agents de percevoir, créer, détruire et manipuler des objets de O. Dans cette définition, Ferber (1995) isole deux types d'environnements: les environnements non géoréférencés, quand l'étude des processus n'implique pas que les simulations soient situées dans l'espace, et les systèmes géoréférencés, qui nous intéressent ici.

Les SMA proposent une architecture informatique élaborée, permettant de simuler des phénomènes distribués, notamment à différents niveaux hiérarchiques. En ce sens ils constituent un domaine à part de l'informatique. Millischer (2000) note à juste titre que les SMA se situent à un niveau supérieur aux modèles individus-centrés: un SMA est un modèle individus-centré lorsque les « agents » qui le constituent sont explicites (au sens d'individus écologiques par exemple) et situés (c'est à dire qu'ils évoluent dans un environnement topologique avec lequel ils interagissent). Mais un modèle individus-centré n'a pas nécessairement besoin d'être conçu selon une architecture multi-agents.

Dans les SMA, les agents peuvent être purement communicatifs ou être « situés », c'est à dire plongés dans un environnement qui est différent de la somme seule de leurs congénères. On distingue aussi les agents « réactifs » (qui font montre de comportements relativement simples et mécaniques de type « *stimulus/réaction* ») des agents « cognitifs », même si un continuum existe entre ces deux définitions. Les SMA reposent sur ce concept d'*organisation collective* qui a permis de faire évoluer la discipline de l'Intelligence Artificielle: du paradigme de « *penseur artificiel solitaire* » et de « *société de penseurs* » comme support d'une société d'agents artificiels (Minsky, 1988), les SMA ont introduit la notion de processus de fonctionnement collectif à partir d'entités simples réactives. Celles-ci permettent la résolution de problèmes complexes, pour lesquels la coopération d'agents simples mais en étroite relation avec leur environnement est cruciale (Drogoul, 2000).

3.1.2.1 Modèles individus-centrés génériques et questions « théoriques »

Les modèles individus-centrés ont souvent été développés afin de répondre à plusieurs questions en écologie théorique (Tableau 3.2). La représentation de l'environnement y est alors très sommaire ou schématisée, voire inexistante sinon dans sa composante topologique. Il s'agit alors d'explorer des hypothèses formulées au niveau des individus et d'étudier les conséquences aux niveaux de la population.

Ainsi le modèle de Le Page (1996) simule un environnement par une grille de cellules auxquelles sont assignées des valeurs de fitness différentes correspondant au succès reproductif: l'hétérogénéité du milieu est décrite par la distribution des valeurs de fitness (assemblage ou dissémination des cellules de même fitness). Le Page (1996) compare alors les stratégies de reproduction des poissons virtuels. Ceux-ci peuvent être motivés par la nécessité de retrouver

exactement les conditions de leur naissance (retour au bercail et stratégie obstinée) ou de sélectionner des conditions propices localement (stratégie opportuniste). Il discute ensuite du succès démographique à long-terme de chacune des stratégies en fonction de l'hétérogénéité de l'environnement. Les poissons obstinés ont un comportement de marche au hasard orthokinétique: ils s'arrêtent lorsque les conditions sont bonnes, tandis que les opportunistes s'orientent par *topotaxie* vers les gradients de maxima locaux. Le Page (1996) observe que les poissons opportunistes survivent mieux lorsque l'hétérogénéité augmente et qu'ils sont mieux adaptés à des environnements bien structurés à long-terme. On peut comparer les deux stratégies à celles des *members* et *vagrants* de Sinclair (1987) : les premiers assurent la pérennité des espèces tandis que les seconds permettent la colonisation de nouveaux environnements et la spéciation.

Une des applications les plus fructueuses des modèles individus-centrés concerne la compréhension de la formation, la structuration et la maintenance des bancs de poissons. Les petits poissons pélagiques et les thons sont ainsi particulièrement pêchés en bancs, notamment associés à des objets flottants. Ces deux problématiques de l'association en bancs et de l'agrégation ont été mieux comprises avec les modèles individu-centrés. On a ainsi pu déterminer que la cohésion des bancs nécessite de proposer des mécanismes comportementaux individuels moins élaborés que prévu (Reuter et Breckling, 1994). Selon le principe de « *parcimonie* », il n'est pas nécessaire de proposer des interprétations biologiques complexes et peu vraisemblables à des processus quand on peut démontrer que de nombreux mécanismes émergents peuvent être plus facilement compris par la simulation³⁸. Considérer l'existence d'une « *conscience* » animale n'est pas une nécessité si l'on souhaite comprendre les comportements animaux. *L'approche constructiviste ascendante* (« *bottom-up* ») *consiste au départ à proposer des architectures de contrôle minimales et des environnements simples, puis à introduire une complexification progressive dans les processus simulés.*

L'agrégation autour des objets flottants et DCP chez les grands pélagiques a aussi été abordée par modélisation individus-centrée, particulièrement pour les thonidés. Dagorn (1994) a ainsi simulé la distribution des poissons en fonction de considérations physiologiques sur les individus (dépenses énergétiques vs bénéfices alimentaires) et de la distribution de taches de nourriture dans un environnement artificiel. Il vérifie ainsi les conséquences de la théorie de la *distribution libre idéale* sur la dimension des bancs en fonction de la richesse de l'environnement, observant que les plus gros bancs, qui facilitent la prospection de l'environnement par leur rayon plus important, se forment en environnement plutôt pauvre, alors qu'en environnement plus riche, les bancs se désagrègent plus facilement selon l'optimum de recherche de nourriture des individus.

Dagorn *et al.* (2000) ont comparé les résultats d'un modèle d'association de thons à un DCP en fonction de leur taux de satiété et de la présence de proies dans l'environnement proche, avec des données issues de suivis acoustiques autour de DCP ancrés. Ils démontrent la pertinence du modèle testé et le fait que les processus d'agrégation/désagrégation pourraient être dominés par un seul stimulus simple lié à la contenance gastrique. Là encore le principe de parcimonie permet d'interpréter des observations réelles selon des mécanismes comportementaux simples mais pertinents. Les auteurs soulignent toutefois que le modèle gagnerait toutefois en réalisme par l'intégration d'une représentation plus fine des proies.

Shin (2000) utilise un modèle multi-agents où les déplacements des populations de petits pélagiques dépendent en partie d'indices environnementaux réels. Le modèle permet de simuler

³⁸ « [il n'est pas nécessaire] de faire appel à des structures psychologiques d'ordre supérieur quand des systèmes explicatifs plus simples (réflexes, par exemple) peuvent rendre compte de façon adéquate d'un comportement donné [sic] » (Vauclair, 1992 *in* Calderoni, 2002).

des fermetures de zones de pêche mais il permet surtout de comprendre de manière plus théorique les successions démographiques et l'évolution de la biodiversité au sein des écosystèmes côtiers d'upwelling, à partir d'hypothèses individuelles simples sur l'opportunité de la prédation.

La dynamique des flottilles a aussi été abordée par ce type de modèle. Millischer (2000) a ainsi développé un modèle de simulation multi-agents pour étudier les conséquences des choix stratégiques des pêcheurs dans la dynamique de répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche. L'architecture qu'il propose est de type SMA, en ce sens que chaque entité individuelle « navire » de son modèle a toutes les caractéristiques d'un agent au sens informatique. Il est doté de capacité de perception de son milieu et d'action sur celui-ci, de communication avec ses congénères et de propriétés évolutives. Les « effets de meute » et de stratégies collectives émergentes des décisions individuelles des pêcheurs sont bien observés dans les résultats de simulations de ce modèle.

Auteurs Type de modèle	Espèce/objet étudié Question abordée	Echelle spatio-temporelle des déplacements
Huth et Wissel, 1994 Individu-centré	Espèce non spécifiée Formation et maintien des structures de bancs	De l'individu au banc
Reuter et Breckling, 1994 Individu-centré	Espèce non spécifiée Formation et maintien des structures de bancs	De l'individu au banc
Dagorn, 1994 Individu-centré	Thonidés Application du modèle de la distribution libre idéale	Individus, bancs, concentrations
Le Page, 1996 SMA	Espèce non spécifiée Comportement et stratégies reproductives en environnement hétérogène	Individus et population
Vaboe et Nottestad, 1997 Automates cellulaires	Hareng <i>Clupea harengus</i> Formation et maintien des structures de bancs en présence de prédateurs	De l'individu au banc
Anneville <i>et al.</i> , 1998 Individu-centré	Espèce non spécifiée Analyse des effets spatiaux des relations densité-dépendantes	Individus et population
Dreyfus-Leon, 1999 Individu-centré	Pêcheurs Comportement de recherche des concentrations de poissons	Individus, flottilles
Dagorn <i>et al.</i> , 2000 Individu-centré	Thonidés Comportement agrégatif autour des objets flottants	Individus, bancs, concentrations
Shin, 2000	Petits pélagiques Effets de la prédation individuelle sur la dynamique des populations	Individus et populations
Millischer, 2000 SMA	Pêcheurs Comportement de recherche des concentrations de poissons	Individus, flottilles

Tableau 3.2 : Exemples de modèles individus-centrés génériques utilisés en écologie marine et en halieutique pour appréhender les comportements et dynamiques spatiales des espèces marines

A propos des modèles individus-centrés, Gauthiez (1997) souligne qu'un risque de l'approche réside dans leur caractère parfois tautologique: les comportements émergent des groupes sont souvent à peu près contenus dans les hypothèses. Il est donc important de bien les formuler en fonction des spécifications du modèle. Il faut aussi conserver cette attitude dans les interprétations qui peuvent être faites des résultats. Le fait de considérer des environnements

réalistes décrits par des mesures directes du « paysage océanique » permet l'introduction d'information extérieure aux hypothèses et de vraisemblablement limiter ces risques.

3.1.2.2 Modèles individus-centrés à environnement réaliste

L'apparence réaliste des résultats de déplacements de poissons pélagiques simulés par le formalisme DAR n'implique pas que les hypothèses sous-jacentes sur les déterminismes comportementaux individuels soient pertinentes. Modéliser des individus au sein d'un environnement réaliste permet d'explorer ces mécanismes (Tableau 3.3).

L'environnement réel peut tout d'abord permettre de contraindre le modèle à exprimer une solution à un problème particulier, à partir d'hypothèses de comportement individuels simples. Afin d'étudier la disposition optimale de DCP ancrés, Kleiber et Hampton (1994) modélisent ainsi une population de thons artificiels se déplaçant dans un réseau de DCP. Le modèle individus-centré est ici basé sur des déplacements simples et une association des thons aux DCP. Cette application d'un modèle constructiviste simple fournit des éléments d'aide à la décision pour l'aménagement des pêches côtières.

Mais ce sont les progrès de la télédétection satellitale et de la modélisation de la dynamique hydrologique qui ont permis une représentation réaliste de l'environnement océanique des populations de poissons. Par exemple, les mouvements des masses d'eau sont particulièrement importants pour la survie larvaire, notamment des petits pélagiques, et des modèles de comportement centrés sur les individus « larves » (Mullon *et al.*, 2003 ; Allain, 2004) ont permis d'expliquer la variabilité de la survie des larves et la productivité biologique des écosystèmes d'upwelling en fonction de la dynamique de l'environnement.

Concernant les grands pélagiques, Dagorn (1994) a aussi développé un modèle de comportement des thons en fonction de l'environnement réel décrit par des cartes satellitales de SST. Il contraint les déplacements d'une population simulée de bancs de thons à reproduire le trajet des flottilles de senneurs qui œuvrent dans le sud-ouest de l'Océan Indien entre le Nord du Canal du Mozambique et la zone des Seychelles, et ce à l'aide *d'algorithmes génétiques par renforcement*³⁹. Les déplacements sont codés par l'optimisation progressive de « suites de comportements », consistant en des choix locaux successifs de direction et de vitesse de déplacement, établis selon des valeurs de gradients bien marqués. Les bancs sont ainsi capables de topotaxie le long des gradients de SST et les meilleures suites de comportements sont conservées pour optimiser les déplacements. Les suites les plus favorables arrivent à reproduire ces déplacements présumés de thons mais il n'existe pas d'explication éthologique claire du mécanisme de convergence des déplacements : les déplacements reflètent les déplacements effectivement observés de la pêcherie mais ils sont peu réalistes si on observe leurs mécanismes élémentaires. On peut aussi se demander si le choix de comportements dictés par des valeurs de gradients n'amène pas nécessairement les bancs simulés à suivre l'évolution saisonnière des isothermes dans la zone.

Le modèle individu-centré qui aborde la question des déterminants environnementaux de déplacement de grands poissons pélagiques de la manière la plus complète a été proposé par Humston *et al.* (2000). Les auteurs étudient les comportements de mise en banc (*schooling*) et de migration des thons rouges de l'Atlantique Nord (*Thunnus thynnus*). L'espèce effectue en effet

³⁹ Inspirés des mécanismes de la sélection naturelle et de la génétique, ils reposent sur un codage des déplacements par des entrées et sorties représentées sous forme de suites de comportements semblables à des gènes ; un processus de sélection des suites optimales (renforcement) est alors mis en œuvre par des combinaisons de suites, selon les principes de la sélection génétique (mutations, crossing over entre suites...).

des migrations annuelles en masse. Les adultes se déplacent des zones de reproduction des basses latitudes (eaux chaudes du Golfe du Mexique et du Déroit de Floride) vers les riches zones d'alimentation des eaux froides des latitudes moyennes et hautes du Cap Hatteras à Terre-Neuve (Golfe du Maine). Les auteurs notent que la distribution spatiale des thons rouges peut varier substantiellement sur des périodes de temps relativement courtes, les agrégations observées ne montrant pas de patrons consistants. Comme Maury (1998), ils considèrent que les positions des bancs sont censées répondre aux variations des conditions biotiques et abiotiques locales, et qu'ils sont notamment souvent associés à des gradients marqués de température de surface, comme Podesta *et al.* (1993) l'avaient déterminé pour l'espadon dans la même zone. Comme l'espadon (Encadré 5, p.90), les thons rouges sont capables de thermorégulation interne, et les températures en elles-mêmes ne semblent pas constituer un facteur limitant de leur distribution verticale et horizontale. Alors que certains thons (comme l'albacore) semblent se concentrer le long des grandes structures océaniques du fait de contraintes physiologiques qui restreignent leur habitat aux eaux chaudes (cf. effet de « cul de sac » observé le long de la côte est-australienne ; §. 2.2.3.1, p.89), les thons rouges répondent vraisemblablement plus à la distribution de leurs proies, qui sont elles-mêmes déterminées par les productions primaire et secondaire le long des fronts thermiques. Dans ce cas, les auteurs considèrent que les structures thermiques de surface constituent des indicateurs approchés (« *proxy indicators* ») de la distribution de l'abondance des proies, affectant la distribution des thons en conséquence.

Humston *et al.* (2000) proposent alors de contraindre les déplacements individuels d'animats thons par un modèle simple de kinésie (ortho et klinokinésie) en réaction aux conditions locales, afin d'explorer les mécanismes explicatifs potentiels des déplacements migratoires observés au niveau de la population. Ils testent deux scénarios : 1) les migrations à grande échelle entre les zones tropicale et boréale et 2) la nature de l'utilisation locale des structures physiques dans les zones d'alimentation du Golfe du Maine. La kinésie est contrainte par des cartes de température de surface à haute résolution durant les mois d'été⁴⁰. Les résultats des simulations montrent que les individus se concentrent dans des zones préférentielles, se conformant bien aux cartes empiriques de distribution de bancs de thons observées par des survols aériens des stocks pendant les mêmes périodes. Les thons rouges se concentrent le long des fronts, bien que les variations interannuelles des gammes de température occupées suggèrent que des facteurs additionnels de forçage sont impliqués. La simulation des migrations nord-sud à grande échelle montre que malgré la simplicité de comportement codé, la kinésie permet de reproduire une variété de patrons de déplacements réalistes.

⁴⁰ les gradients ne déterminent pas l'orientation locale des déplacements, ce qui permet de considérer que le modèle de Humston *et al.* (2000) est moins tautologique que celui de Dagorn (1994)

Auteurs	Espèce/objet d'étude Question abordée	Echelle des déplacements
Dagorn, 1994	Thon albacore <i>Thunnus albacares</i> Migrations saisonnières des thons	Bassin océanique
Kleiber et Hampton, 1994	Bonite <i>Katsuwonus pelamis</i> Déplacements entre DCP fixés	Système insulaire
Humston et al., 2000	Thon rouge de l'Atlantique <i>Thunnus thynnus</i> Migrations saisonnières et agrégations aux structures océaniques frontales	Gulf Stream
Shin, 2000	Petits pélagiques Effet de la mise en réserve de zones de pêche	Ecosystème d'upwelling
Xiao, 2000	Requin <i>Galeorhinus galeus</i> Simulation de marquages-recaptures	Des individus à la population Bassin océanique
Dreyfus-Leon et Kleiber, 2001	Pêcheurs Comportement de recherche des thons albacore <i>Thunnus albacares</i>	Ecosystème côtier, zone de pêche nord-américaine
Hoelker et Breckling, 2002	Gardon <i>Rutilus rutilus</i> Etude de la distribution spatiale et de la croissance	Lac
Railsback et Harvey, 2002	Saumon Sélection de l'habitat	Echelle d'un fleuve Habitat très simplifié
Mullon et al., 2003	Anchois <i>Engraulis sp.</i> Modélisation des déplacements et de la survie des stades larvaires en relation avec l'environnement	Ecosystème d'upwelling
Allain, 2004	Anchois <i>Engraulis encrasicola</i> Modélisation des déplacements et de la survie des stades larvaires en relation avec l'environnement	Ecosystème côtier/upwelling

Tableau 3.3 : Exemples de modèles individus-centrés avec une représentation réaliste de l'environnement utilisés en écologie marine et en halieutique pour appréhender les comportements et dynamiques spatiales des poissons marins

Le modèle de Humston *et al.* (2000) constitue une référence dans le domaine de la modélisation des déplacements de grands pélagiques à partir du codage individuel du système de contrôle du comportement. Conçu avec parcimonie, celui-ci se révèle très puissant dans la simulation de déplacements réalistes. Il se montre bien adapté à la question cruciale du transfert d'échelle entre les comportements et déplacements locaux des individus et les mouvements de grande ampleur observés sur les populations, mais si les auteurs soulignent que la pertinence de leurs résultats est très dépendante de la résolution temporelle choisie dans le codage des déplacements individuels et reste sensible aux paramètres du modèle de kinésie.

3.1.3 Des éléments de réflexion pour la modélisation des déplacements de l'espadon dans le sud-ouest de l'Océan Indien

Après ce tour d'horizon des modèles de déplacements de poissons, on conviendra que les systèmes de contrôle des comportements individuels ne pourront s'appliquer qu'à des échelles relativement petites, et que d'autres types de formalismes seront mieux adaptés à la modélisation des déplacements d'une population globale à l'échelle saisonnière et d'un océan entier. En modélisant le comportement d'individus à partir d'hypothèses valables uniquement à petite échelle, il y a de grands risques que les résultats observés à grande échelle divergent vers des situations aberrantes pour la population dans son ensemble. Pourtant, les populations sont évidemment constituées d'individus, et les mouvements d'une population résultent nécessairement de ceux de l'ensemble des individus qui la composent. Cette question du transfert d'échelle est cruciale. Est-il possible de proposer des systèmes de contrôle du comportement, pertinents au niveau individuel, qui soient suffisamment robustes pour que leur mise en œuvre au sein d'un modèle permettent de représenter ces transferts d'échelle ?

Nous inscrivons notre travail dans cette perspective, en proposant de considérer l'océan tropical comme un paysage fondamentalement structuré, comme l'ont présenté Petit *et al.* (1994) et dans lequel le caractère fonctionnel des éléments n'est pas posé comme une hypothèse d'étude, mais comme la source d'information (au sens de la variabilité, spatiale et temporelle) qui « *organise* » les phénomènes. L'existence de structures océaniques au sein d'un milieu généralement considéré comme homogène n'est plus discutée. La description de leurs caractéristiques et des liens avec la pêche pour certaines d'entre elles fait l'objet d'une abondante littérature exposée dans les précédents chapitres de cette étude. La définition d'entités océanographiques cohérentes établies d'après les différents paramètres de l'environnement (champs de chlorophylles et de température, fronts thermiques, hauts-fonds et îles, pentes et canyons sous-marins, courants, « *bosses* » et « *creux* » de la surface de la mer, *etc...*) avait été envisagée en préambule de notre étude. Un important travail d'analyse d'images, d'expertise physique et océanographique et de modélisation informatique est nécessaire à une telle approche et nous avons préféré ne pas s'engager sur une telle voie. La volonté de ne pas caractériser *a priori* la fonctionnalité de cette information environnementale à résolution fine issue de la télédétection satellitale est une des volontés affichées de notre travail. C'est le travail des simulations qui doit permettre de faire « *émerger* » ces relations fonctionnelles, observées *a posteriori* et discutées comme telles, avec les mêmes principes de parcimonie que Humston *et al.* (2000).

L'espadon se déplace aussi sur de très longues distances dans les grands bassins océaniques. Le suivi des captures sur plusieurs années permet de mettre en évidence certains patrons de distribution de la population d'espadons dans l'Océan Indien, notamment des variations spatio-temporelles de capturabilité, particulièrement nettes selon les classes de taille et vraisemblablement entre mâles et femelles. Si on considère l'hypothèse d'une accessibilité différente entre les sexes et entre les juvéniles et les adultes, il semble que les mâles (et/ou les juvéniles) privilégient les eaux chaudes de la zone intertropicale toute l'année (Seychelles, vraisemblablement Canal du Mozambique), se déplaçant vers les latitudes plus hautes au moment où les femelles sont gravides (Novembre - Avril autour de La Réunion⁴¹), tandis que ces dernières auront tendance à quitter les zones plus tempérées d'alimentation en été. A l'échelle de la pêcherie réunionnaise, les rendements de pêche expriment aussi une certaine hétérogénéité de la distribution de la population d'espadons. Dans les deux cas, les individus qui la composent se déplacent sans cesse, sous l'influence de leur motivation trophique et de l'environnement, suivant des trajectoires complexes pouvant être mises en relation avec certains éléments du

⁴¹ dans la zone Réunion, entre 15°S et 25°S, entre Madagascar (35°W) et Maurice (60°W)

paysage océanique (Carey, 1981). L'effet de la convergence de leurs propres mouvements et de ceux de leurs congénères forme ainsi des « concentrations » à toutes les échelles considérées : concentrations génésiques à l'échelle océanique (rapprochement des mâles des femelles), concentrations trophiques à méso-échelle. Ces concentrations ne présentent pas le caractère stable et auto-entretenu des concentrations de thons tropicaux des zones de pêche de surface, mais elles sont caractéristiques de la population d'espadons. La dynamique de leur formation revêt un caractère à la fois déterminé, du fait des déplacements individuels *a priori* orientés, et stochastique, puisque chaque individu n'est pas lié à ses congénères de la même manière que les thons au sein des bancs et se « retrouvent » concentrés du fait d'une convergence globale de comportements individuels.

Comment les individus exploitent-ils les informations qu'ils perçoivent dans leur environnement proche ? Quels mécanismes de comportement individuel sont mis en œuvre par les individus, qui provoquent de tels déplacements ? Comment les distributions spatiales observées émergent-elles de ces déplacements individuels ? Quelle est l'influence de ces distributions dynamiques sur les captures palangrières ? A la suite des travaux précédemment cités, nous proposons ci-après un modèle informatique conçu pour aborder ces problématiques.

3.2 Le modèle MUFINS- Multi Fish INdian ocean Simulator

Après avoir passé en revue les différents types de modèles de simulation développés ces dernières années dans le domaine de l'halieutique, il nous est apparu nécessaire de disposer d'un outil propre à aborder les questions soulevées précédemment. Un important travail de conception théorique, basé essentiellement sur la thèse de Soulié (2001), puis de développement et de codage informatique a donc été mené pour proposer un modèle opérationnel de simulation de comportements individuels de grands pélagiques dans le paysage océanique du sud-ouest de l'océan Indien, intégrant explicitement la capturabilité palangrière.

3.2.1 Le cahier des charges du modèle

Le modèle proposé repose sur quatre hypothèses fondamentales :

1. L'information environnementale est perçue de manière directe par les poissons, au niveau individuel local;
2. C'est cette information qui détermine leurs déplacements à méso-échelle, sous différentes contraintes éco-physiologiques (système de contrôle du comportement);
3. La fonctionnalité de l'environnement (tel que perçu par les pêcheurs) « émerge » de l'ensemble de ces comportements individuels ;
4. La pêche apporte les éléments de validation et la connaissance globale de l'environnement permet de caractériser le paysage environnemental comme habitat privilégié de l'espèce.

On peut résumer cette approche par le modèle d'information présenté à la Figure 3.3.

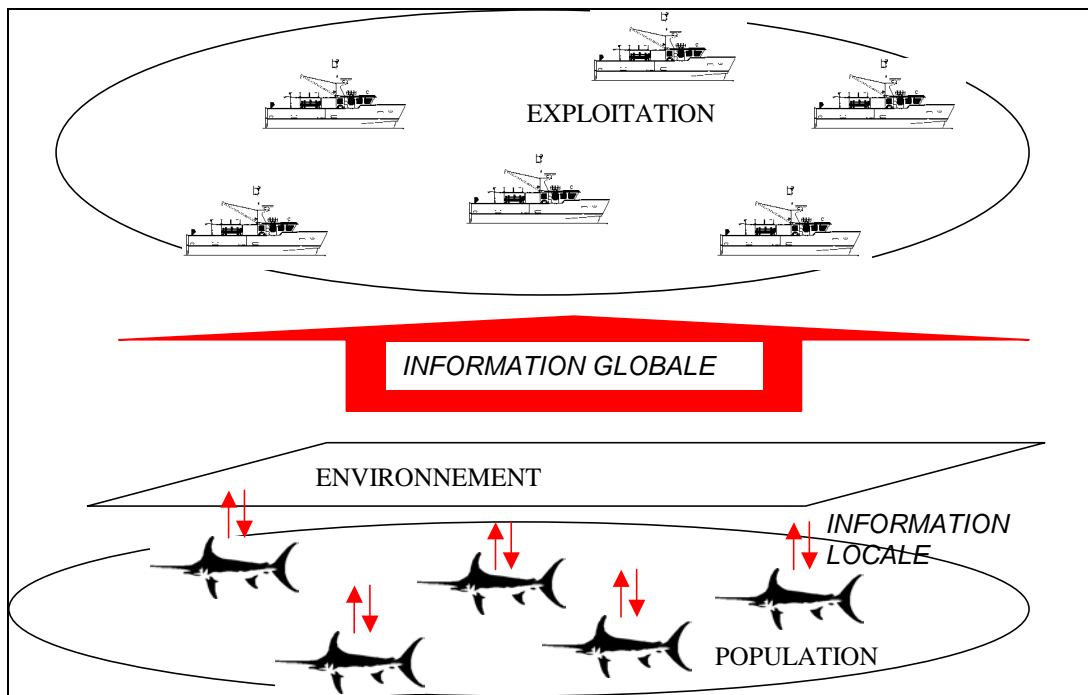


Figure 3.3 : Le modèle d'information

Notre modèle est une plate-forme de simulation de type multi-agents pour la simulation du comportements de grands pélagiques (ici appliqué à l'espadon) et de l'exploitation halieutique (ici appliquée à la pêche palangrière réunionnaise) au sein d'un environnement multi-paramètres (SIG dynamique ici appliqué aux paramètres de l'environnement océanique de surface captés par satellite). Notre approche se situe donc résolument à la croisée des disciplines suivantes :

- la modélisation individus-centrée : des animats espadons se déplacent dans un espace virtuel selon des hypothèses éthologiques et écologiques ;
- l'écologie du paysage : l'environnement est représenté par différents paramètres dont on cherche à comprendre les relations horizontales à travers le comportement du poisson ;
- les systèmes multi-agents : des agents «espadons» et des agents « lignes de pêche » ;
- la Vie Artificielle : modélisation de phénomènes « vivants » et émergence d'objets océaniques fonctionnellement cohérents à partir d'hypothèses sur le comportement d'agents poissons.

Un modèle ou « programme » informatique a été conçu et implémenté. La version opérationnelle de ce modèle, appliquée à la simulation de déplacements d'espadons virtuels au sein d'un environnement multi-paramètres décrit par les données satellitales du sud-ouest de l'océan Indien, a été baptisée *MUFINS* (acronyme de *MULTI Fish INdian ocean Simulator*). La réflexion sur le modèle et sa conception ont fait l'objet d'une thèse de doctorat en informatique de Soulié (2001). En effet, les aspects de gestion de l'environnement, particulièrement lorsque celui-ci peut-être caractérisé par plusieurs « couches » d'information, avaient auparavant été peu abordés dans le domaine de la modélisation multi-agents. La composante dynamique de l'environnement introduit une difficulté supplémentaire à la conception du modèle, qui doit explicitement gérer le déroulement du temps, le renouvellement des cartes et des états des agents (Soulié *et al.*, 2001).

3.2.2 Avant-propos logiciel...

La modélisation multi-agents a été rendue possible grâce au développement de l'approche objet en informatique (Moreau, 1995). La conception d'un programme informatique « orienté objet » repose sur l'organisation du logiciel comme une collection d'entités informatiques appelés « objets », comprenant chacun une structure de données (*attributs*) et un comportement (*méthodes*) dans une même entité (*encapsulation*). Ces objets sont organisés selon une hiérarchie propre aux objectifs du programme et sont liés par des relations explicites. Le formalisme objet est donc bien adapté à la modélisation SMA explicite.

Parmi les langages informatiques « orientés objets », le choix pour implémenter⁴² un modèle sous forme de logiciel (fonctionnel pour un utilisateur qui l'utilise sur un ordinateur) n'est pas neutre. Le langage peut être adéquat pour la programmation « agents » mais ne pas répondre forcément à l'ensemble des contraintes invoquées pour une application particulière. Dans notre cas, la manipulation des cartes satellitales a notamment nécessité de s'orienter vers un langage adapté à l'analyse d'images.

3.2.2.1 JAVA, le langage de développement du modèle

Le langage Java a été initialement conçu par l'entreprise Sun Microsystems pour des applications réseaux (Niemeyer et Peck, 1996). Toutefois, ses applications sont désormais innombrables, dans des domaines extrêmement variés, de la gestion de systèmes informatiques complexes aux applications bureautiques ou domestiques les plus courantes.

Le succès de Java réside notamment dans sa *portabilité*. En effet, ce langage est un langage à la fois *compilé* et *interprété*. Le code *source*, que le programmeur développe sous forme « lisible » par n'importe quel utilisateur, est d'abord transformé en un *pseudo-code* (c'est la compilation, avec la commande `javac`), sous forme binaire. Ce pseudo-code n'est pas exécutable directement par l'ordinateur : il est ensuite interprété par une *machine virtuelle* Java, qui le rend alors exécutable par le processeur de l'ordinateur (la machine virtuelle est codée en langage machine). L'intérêt est que le pseudo-code compilé peut être interprété par n'importe quel type d'ordinateur, du moment qu'il est doté de la machine virtuelle Java adaptée. La programmation en Java s'affranchit ainsi de toute considération de système d'exploitation, et le pseudo-code compilé peut être considéré comme universel, et être échangé entre utilisateurs ne disposant pas forcément des mêmes ressources informatiques. La Figure 3.4 illustre ce principe de fonctionnement de Java.

⁴² Le terme « implémenter » est utilisé en informatique pour décrire le processus de codage opérationnel d'un modèle informatique théorique.

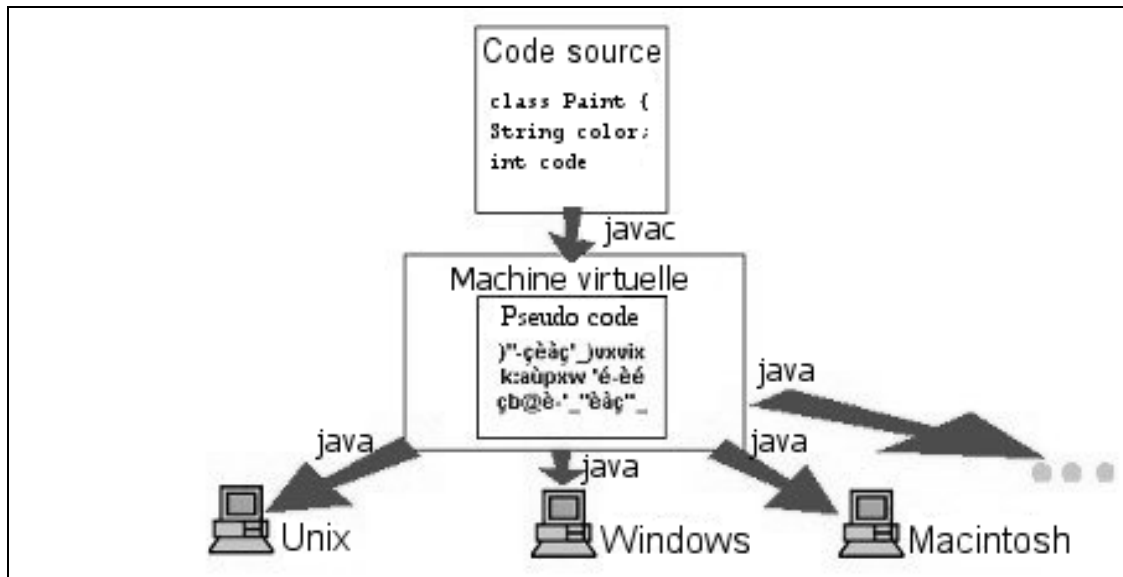


Figure 3.4 : Le fonctionnement du langage Java, compilé (commande *javac*) et interprété par la machine virtuelle Java

Le code source de Java est constitué de *classes* organisées en *packages* hiérarchiques. Une classe est un modèle abstrait utilisé pour créer plusieurs objets présentant des caractéristiques communes : tous les objets d'une même classe partageront les mêmes attributs et méthodes. Une classe n'a pas de représentation physique réelle en termes de capacité informatique sur le disque mémoire de l'ordinateur tant qu'elle n'a pas été *instanciée* pour créer un objet. Plusieurs *instances* d'une même classe auront alors forcément les mêmes noms de méthodes et d'attributs d'un certain type (l'équivalent de variables en mathématiques), qui pourront avoir des *valeurs* différentes selon les instances. Les méthodes sont des fonctions ou transformations appliquées aux objets ou par les objets, constituées de suites d'instructions. Chaque méthode a un objet cible comme argument implicite, en plus d'éventuels autres arguments. Les méthodes peuvent renvoyer une valeur ou modifier l'environnement. Les classes de Java ont la possibilité d'*hériter* les unes des autres, c'est à dire qu'une classe fille aura les mêmes caractéristiques que sa classe mère, mais pourra bien sûr en avoir d'autres. L'intérêt est que certaines méthodes peuvent s'appliquer aux classes héritées (*polymorphisme*) : un message envoyé pourra être compris par toute une hiérarchie de classes, ce qui facilite grandement la programmation.

La notion d'encapsulation (présente dans les autres langages « orientés objets », comme C++) se traduit en Java par un système de protection qui permet de contrôler la visibilité d'une variable ou d'une méthode par les autres classes du logiciel. Java propose ainsi plusieurs *niveaux de protection*, de l'accès possible par toutes les classes (*public*) à l'accès le plus restreint (*private*). Les niveaux de protection s'appliquent à la classe complète, à ses attributs et à ses méthodes. On peut ainsi complètement contrôler les possibilités de modification des objets du logiciel en cours d'exécution, ce qui est un gage d'intégrité dans le déroulement des processus du code informatique. Dans le même ordre d'idée, on peut *déclarer* une classe *finale*, signifiant qu'elle ne peut être dérivée, mais que d'autres objets peuvent accéder à ses méthodes pour réaliser certaines tâches : cela permet de l'utiliser comme une sorte de « boîte à outils » (ses méthodes) dont le caractère *final* assure la sécurité et la stabilité.

On peut aussi utiliser des *interfaces*, qui ne sont pas des classes instanciables en elles-mêmes, mais dont on peut doter des classes afin qu'elles héritent de leurs caractéristiques (on dit qu'une classe *implémente* alors l'interface). Une même interface peut être implémentée par plusieurs

classes, quelles que soient leurs places dans la hiérarchie d'héritage. Ainsi on peut exprimer le fait que des objets de natures très différentes sont capables de rendre un ensemble de services communs (ceux décrits par l'interface implémenté par ces objets). Une même classe peut aussi implémenter plusieurs interfaces.

De plus, outre sa portabilité, l'intérêt de Java réside dans la grande complémentarité entre ses performances de vitesse et de sécurité. La sécurité des données et du fonctionnement des programmes est un des atouts majeurs de Java : on peut ainsi lancer des méthodes (avec l'instruction *try*) dont on n'est pas certain qu'elles puissent effectivement s'exécuter et capturer l'erreur qui en résulte, appelée *exception* (avec l'instruction *catch*). La vitesse d'exécution a aussi été grandement améliorée depuis les débuts du langage.

Le langage Java est composé d'un ensemble de classes fondamentales, dites *natives*, qui permettent d'exploiter certaines ressources telles que le réseau, le système de fenêtrage, les systèmes de fichiers, etc...Il est donc particulièrement adapté au développement d'applications complexes qui font appel à ces ressources, et facilite le développement. Plus généralement, le succès de Java dans la communauté scientifique, en informatique et au-delà, permet de faire bénéficier à chacun (via l'Internet notamment) de nombreux utilitaires déjà développés par d'autres. Ainsi, le package JAI (Java Advanced Imaging) pour la manipulation et le traitement d'images⁴³, et le package FuzzyJ Toolkit⁴⁴ pour la gestion d'événements modélisée par la logique floue, ont été utilisés dans le développement de MUFINS. Les packages *seagis* et *opengis* développés par Martin Desruisseaux dans le cadre du programme PPR sont aussi essentiels au fonctionnement de toutes les applications de MUFINS, notamment les manipulations des cartes satellitales.

3.2.2.2 MySQL, le système de gestion des données

MySQL est un des logiciels de gestion de base de données les plus populaires de la communauté informatique. Son intérêt réside dans sa gratuité⁴⁵, sa rapidité et sa puissance. Ce sont ces caractéristiques qui ont dicté le choix de ce logiciel pour la gestion des données utilisées dans MUFINS, permettant en partie de « soulager » la gestion de flux de données parfois très lourds par le système Java principal.

La gestion des données satellitales dans MUFINS a été établie selon l'approche développée par Desruisseaux *et al.* (2001b). La base de données *seas* contient les informations sur les images satellitales. Elle est structurée de manière à pouvoir manipuler facilement les cartes disponibles dans le cadre du programme PPR : elle permet de disposer des informations sur chaque image (type de données, résolution spatiale, système de coordonnées, unités, plage temporelle, type de codage pour l'affichage) et de faciliter la sélection des images correspondant à une date et un type donnés. Au sein de MUFINS, des requêtes de type *Sql*⁴⁶ sont passées à la base *seas*, qui renvoie les informations nécessaires pour manipuler une carte satellitale (date, chemin d'accès sur le disque de l'ordinateur ou par le réseau, système d'affichage de l'image notamment). Le lien entre le code Java et le logiciel MySQL est effectué au moyen d'un package particulier, le *pilote JDBC*⁴⁷, qui permet d'interroger ou alimenter une base de données depuis Java.

⁴³ Package disponible gratuitement sur le site de Sun (<http://java.sun.com/products/java-media/jai/>)

⁴⁴ Package mis au point par R.A.Orchard (2001), et disponible gratuitement sur le site de l'Institute for Information Technology au Canada (http://www.iit.nrc.ca/IR_public/fuzzy/fuzzyJToolkit.html)

⁴⁵ Disponible pour la plupart des systèmes d'exploitations sur le site www.mysql.com

⁴⁶ **Structured Query Language**: langage standardisé de requêtes de bases de données

⁴⁷ Java Data Base Connectivity, documentation disponible sur le site de Sun (<http://java.sun.com/products/jdbc/>)

De la même manière, les données de pêche, notamment les positions des filages de la pêcherie réunionnaise de 1998 à 2000, ont été stockées sous MySQL dans une base appelée *fishery*. MUFINS peut y accéder à chaque fois que le système a besoin de créer des agents lignes de pêche aux bonnes positions pour la date spécifiée.

La rapidité d'exécution des requêtes formulées sous Java avec le système JDBC et MySQL nous a incité à généraliser l'emploi de cette approche pour stocker et accéder aux données des résultats de simulation de MUFINS en cours d'exécution. A chaque déplacement d'un animat espadon ou lorsqu'un agent ligne de pêche a capturé « virtuellement » un animat (cf. § ultérieurs...), les tables `positions` et `catches` de la base de données `simulations` sont incrémentées. Une simple requête permet alors de disposer des positions de tous les animats à tout instant de la simulation, de même que des captures virtuelles.

Une des caractéristique communes à Java et MySQL est la gratuité de ces outils. Le terme de « gratuité » est en fait usurpé, puisque tout emploi de ces logiciels nécessite de disposer d'un support de stockage ou de téléchargement (via l'Internet) pour y accéder, et ce support n'est jamais complètement gratuit... Le terme plus approprié est en fait le terme anglais *free* (qui peut signifier à la fois « gratuit » et « libre » en anglais...) ou *open-source*. Ces termes désignent en fait une philosophie de plus en plus prisée dans la communauté informatique de partage des ressources informatiques de manière totalement libre entre les utilisateurs, qui sont aussi la plupart du temps des concepteurs de logiciels. Le terme *open-source* signifie notamment que les codes sources des logiciels sont totalement accessibles, et que tout utilisateur peut les modifier à l'envi⁴⁸. Les projets *open-source* les plus connus sont les projets GNU et Linux, qui commencent à se répandre dans la communauté scientifique au delà des informaticiens.

Le développement des logiciels libres a des avantages indéniables pour la communauté scientifique. Le fait de ne pas imposer de standard et de logique de propriété industrielle aussi contraignants que pour des logiciels commerciaux « classiques » permet aux chercheurs non initiés d'essayer plusieurs solutions disponibles avant d'en choisir une satisfaisante. Et bien sûr, ils peuvent adapter toute forme de code informatique à leur problématique sans se soucier de payer des droits sur les licences, souvent exorbitants... Au final, ils pourront à leur tour alimenter la communauté des améliorations qu'ils auront pu apporter aux projets, qui bénéficieront à tous.

MUFINS est composé en grande partie de code développé par d'autres (JAI, FuzzyJ Toolkit, packages `seagis` et `opengis`⁴⁹), et s'inscrit totalement dans cette optique de partage des connaissances.

3.2.3 Les fondements « théoriques » de MUFINS

Le modèle de base de Soulié (2001) a été conçu afin de gérer les différents types de données satellitales et d'obtenir un logiciel de type système d'information géographique dynamique et cohérent (package `mufins/mas`).

3.2.3.1 Du modèle d'agent...

Ferber (1995) a défini un modèle général pour représenter et gérer les interactions ainsi que les priorités entre les agents et l'environnement (Figure 3.5). Soulié (2001) s'est attaché à construire un modèle qui, à partir de l'approche proposée par Ferber (1995), permet de gérer des environnements multiples pour un ou plusieurs agents simultanément.

⁴⁸ sous certaines conditions toutefois, selon les projets *open-source* (charte GNU-GPL, etc...)

⁴⁹ voir le site www.opengis.org

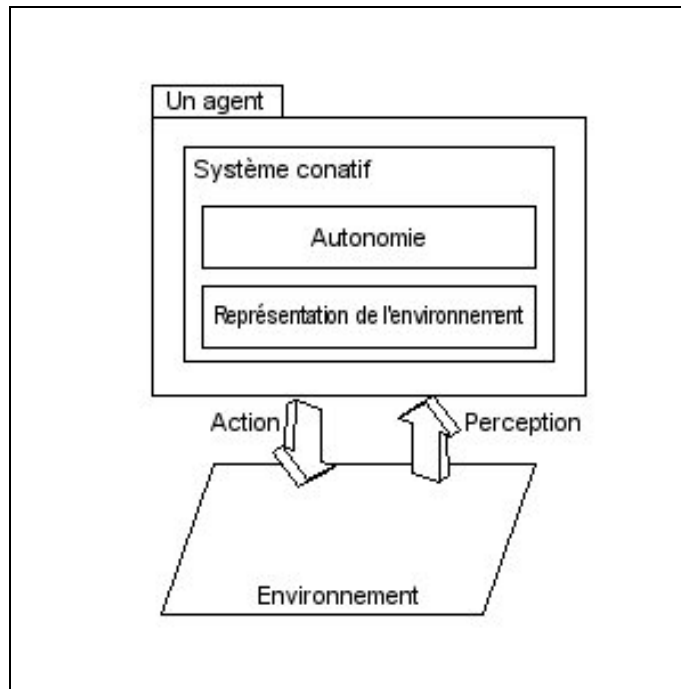


Figure 3.5 : Le modèle d'agent de Ferber (1995)

Soulié (2001) souligne la distinction, classiquement établie par les modélisateurs, entre SMA purement communiquant et situés.

- Lorsque l'environnement est vide, on a un système multi-agents *purement communiquant*.
- Lorsque l'environnement est muni d'une métrique ainsi que d'un espace métrique, on a un système multi-agents *situé*.

L'objectif du modèle est justement de permettre de gérer des agents « animats » et des agents « lignes de pêche » qui appartiennent à la fois à un système multi-agents communiquant et à la fois à un système multi-agents situé. La présence simultanée d'un réseau d'acointances (entre agents) et d'un environnement réel (ici « multicouches ») nécessite de constituer une architecture qui ait des caractéristiques des deux systèmes.

Pour ce faire, Soulié (2001) a, à partir du schéma du modèle général de Ferber (1995), construit un nouveau modèle, dit *multi-environnemental*, en plusieurs étapes:

- séparation des environnements ;
- accès aux données ;
- gestion du temps ;
- maintien de l'intégrité des données ;
- modifications du système conatif lié à l'apport des environnement multiples.

Nous tâcherons de mettre en évidence le déroulement de ces étapes au cours des paragraphes suivants qui présentent le modèle et son fonctionnement.

3.2.3.2 ...au modèle multi environnemental

Soulié propose ainsi une définition « élargie » de l'agent de Ferber (1995) (Figure 3.6). L'agent est ici doté d'un *système conatif* et d'une *instance dans l'environnement* chargée de l'*action* et de la *perception*. Le système conatif est chargé de la partie raisonnement et de l'autonomie, alors que l'instance dans l'environnement gère tout ce qui a trait à l'environnement uniquement. Entre ces deux entités, le *lien de dépendance bidirectionnel* permet de faire transiter des informations.

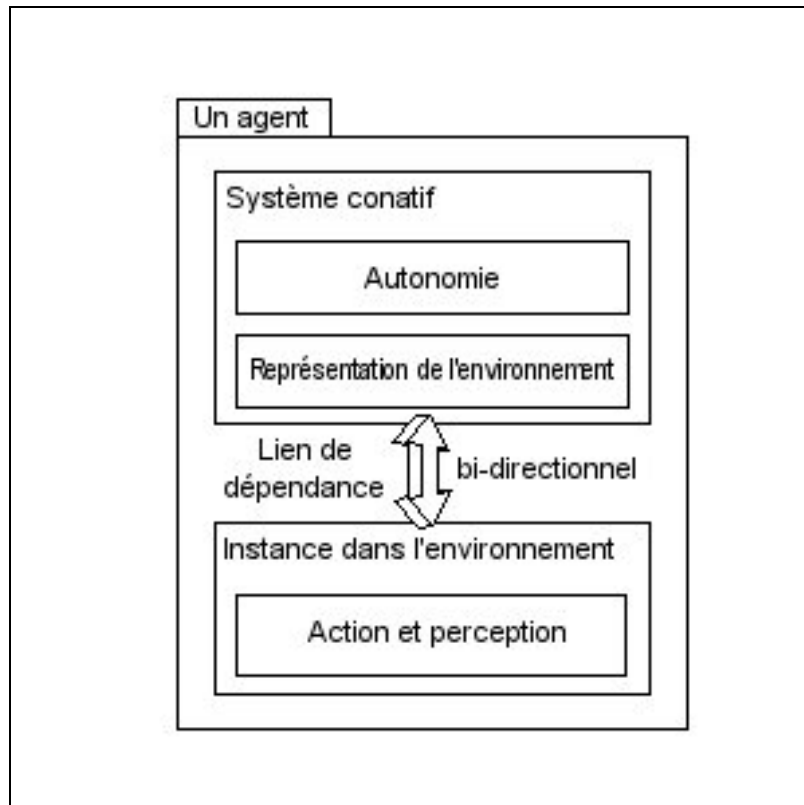


Figure 3.6: Un agent avec ses deux parties et son lien de dépendance

Pour pouvoir agir sur plusieurs couches d'informations environnementales, considérées chacune comme un environnement réel *typé*, il est nécessaire de créer autant d'instances dans l'environnement que de types d'environnement à gérer. Le type de l'environnement est constitué d'une simple chaîne de caractères.

Les types d'environnement réels correspondent ici aux différents paramètres océanographiques décrits précédemment, mais aussi aux modifications appliquées à ces paramètres. L'environnement constitué par les animats eux mêmes, tels que perçus par les agents lignes de pêche, peut être assimilé à un environnement réel de type relationnel, mais son fonctionnement est assez différent (cf. § 3.2.5.2).

Le modèle multi environnemental générique consiste donc dans un premier temps à créer pour chaque environnement de type t_i une instance dans l'environnement qui va correspondre à ce type t_i . Les principes d'actions et de perceptions sont conservés car tous les capteurs et les effecteurs qui sont contenus dans une instance dans l'environnement de type t_i sont effectivement capables d'agir sur l'environnement t_i . La Figure 3.7 illustre cette première décomposition.

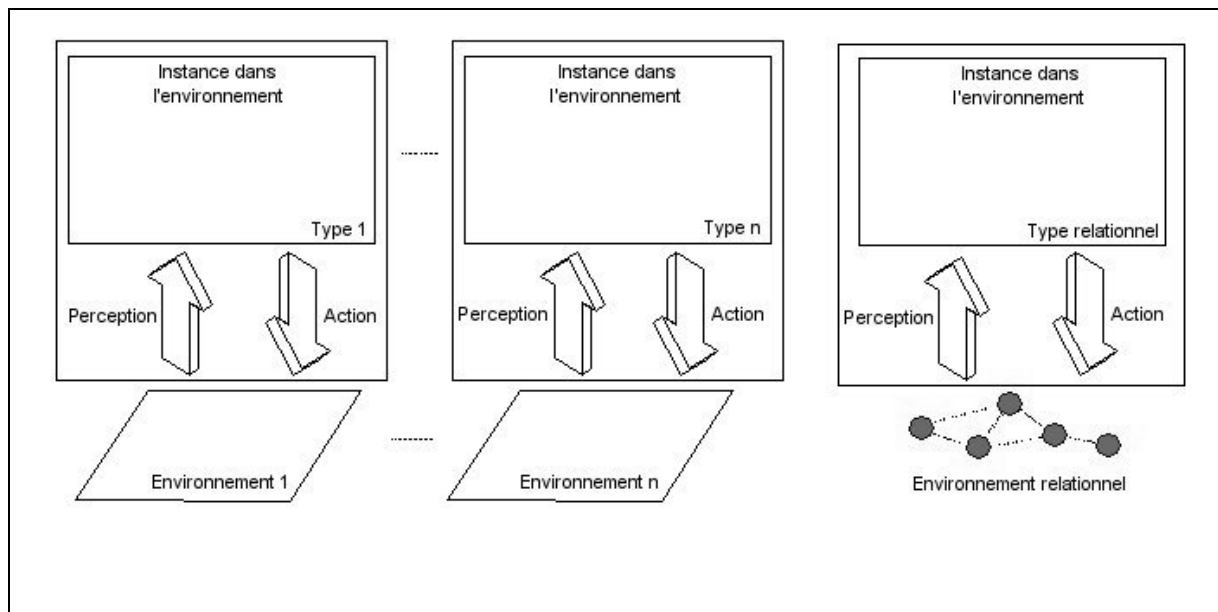


Figure 3.7 : Le découpage des environnements dans MUFINS

Afin de pouvoir faire remonter les informations perçues par les instances de l'environnement grâce à leurs capteurs, et, inversement, que le système conatif puisse envoyer des commandes aux instances de l'environnement, il faut créer pour chaque agent autant de liens de dépendances bidirectionnels que d'environnements. Chaque lien bidirectionnel est ainsi typé, du même type que l'environnement avec lequel il communique. Il peut y avoir au moins un lien bidirectionnel pour un environnement réel et un lien bidirectionnel pour un environnement de type relationnel, par exemple les relations spatiales entre lignes de pêche et animaux, qui vont déterminer en partie le processus de capture virtuelle (§ 3.2.5.2).

Le diagramme des classes génériques de MUFINS (package `mufins/mas/agent`) est construit sur le modèle ainsi décrit et il y a autant de classes que d'éléments spécialisés du modèle d'agent. Un agent créé devra ainsi instancier autant d'éléments que de classes ainsi illustrées, et autant que de types d'environnements. Un seul environnement n'est pas typé (l'environnement virtuel), qui sera présenté ultérieurement dans ce chapitre (§ 3.2.4.2).

Cette décomposition résulte d'une analogie intuitive avec le fonctionnement du système nerveux sensoriel et moteur des vertébrés supérieurs : des cellules spécialisées génèrent, transportent et traitent l'influx nerveux entre les capteurs dédiés dans l'environnement et le cerveau qui traite l'information, qui commande en retour une action sur l'environnement. On peut considérer que chaque classe (entre l'agent et les environnements) correspond à une de ces cellules spécialisées.

De ce diagramme générique, deux packages ont hérité, correspondant aux agents « animaux espadons » et agents « lignes de pêche ». Les agents sont ainsi spécialisés au niveau des classes filles héritées : dans le simulateur MUFINS, les classes `Agent`, `ConativeSystem`, `BDLink`, `PhysicalInstance`, etc...ont été dérivées en classes `Swordfish`, `SwoConativeSystem`, `SwoBDLink`, `SwoPhysicalInstance`⁵⁰, etc...avant d'être instanciées dans le simulateur. Une instance dans l'environnement d'un animal sera caractérisée par une variable de position `point` (deux coordonnées, latitude et longitude) tandis qu'une instance d'une ligne de pêche sera positionnée par deux points (positions de début et de fin de

⁵⁰ idem pour les lignes de pêche avec les classes `Longline`, `LLConativeSystem`, `LLBDLink`, `LLPhysicalInstance`, etc...

filage). La société des agents (classe `Society`) rassemble l'ensemble des agents animats et lignes de pêche, et s'occupe de tenir le registre des entrées/sorties des agents du système.

3.2.4 Les solutions « techniques » de MUFINS

L'architecture générale du logiciel est ainsi basée sur un modèle théorique d'agents et de ses représentations dans les différents types d'environnements introduits. Des solutions plus « techniques » ont du être adaptées afin de gérer les questions de l'accès aux données, de la gestion des conflits et au maintien de l'intégrité des données (notamment des positions spatiales des agents dans des types d'environnement de résolutions spatiales différentes), et enfin de la gestion du temps dans les simulations.

3.2.4.1 L'accès aux données

Chaque type d'environnement nécessite un accès aux données propres qui le caractérisent. Ici, les données auxquelles ont besoin d'accéder les animats sont d'abord les images satellitales, mais les lignes de pêche doivent aussi accéder aux positions des animats pour simuler le processus de capturabilité. L'architecture générale de MUFINS permet de gérer des données de type cartographique, des données provenant d'autres logiciels ou tout simplement des données codées directement dans le simulateur ou calculées et stockées en cours de simulation.

Chaque environnement étant typé, l'accès aux données liées à cet environnement va se faire selon le type de cet environnement. Chaque environnement du modèle sera doté d'une *interface d'accès* qui va faire le lien entre les données nécessaires pour les agents et les environnements. Cette interface devra gérer les données stockées dans des bases de données ou des fichiers (et disposer des fonctions permettant d'y accéder) et les données calculées en temps réel à chaque pas de simulation. Dans le cas d'un environnement de type réseau d'acointances, l'interface d'accès aux données sera capable de fournir à l'environnement les données liées à l'évolution des positions spatiales à chaque fois que ce sera nécessaire.

Dans MUFINS, les données auxquelles accèdent les agents sont donc:

- Les données satellitales typées : SST, SLA, Chla, Bathy, Courants de surface (composantes zonale et méridienne), et produits dérivés (gradients, décalage temporels)
- Les données de position des agents : positions ponctuelles des animats et positions des lignes de pêche.

Accès aux données satellitales

Une classe dédiée à la connexion avec la base de données `seas` (base des images) s'occupe de récupérer l'image satellitale correspondant à la date courante de déroulement de la simulation (classe `SeasConnectivity`, héritée de `DataBaseConnectivity`). C'est cette classe qui ouvre la connexion JDBC avec la base `seas` et exécute les requêtes appropriées. Le type de l'image peut être soit le nom du paramètre simplifié (SST, SLA, Chla, CGU, CGV, Bathy), soit un nom de paramètre modifié par le modificateur `Gradient`. Dans ce cas, l'image renvoyée est modifiée : le filtre de convolution de Sobel lui est appliqué⁵¹.

L'accès aux valeurs des paramètres au sein des images est permis par différentes méthodes. Chaque animat récupère systématiquement la valeur du paramètre de chaque environnement à sa

⁵¹ il est aussi possible de spécifier un décalage temporel en jours (ex : +5, -10) après le type de l'image, l'image renvoyée correspond alors à la date courante modifiée du nombre de jours précisé dans le type modifié (ex : 5 jours après la pêche, 10 jours avant) ; ces décalages temporels n'ont pas été utilisés dans la suite de ce travail.

position géographique courante (valeur du pixel où se situe cette position). Mais le système conatif de l'agent dispose de méthodes plus élaborées (et plus performantes en terme de vitesse d'exécution) qui permettent de récupérer des tableaux de valeurs correspondant à des assemblages – appelées « tuiles »- de pixels: cela évite de multiplier les boucles de programmation (coûteuses en ressources système) pour évaluer le contexte d'un agent.

Accès aux données de positions des agents

Les positions des lignes de pêche sont stockées dans une base de données `fishery` et accédées de la même manière que décrite précédemment (JDBC `MySQL`) par la classe `FisheryConnectivity` (aussi héritée de `DataBaseConnectivity`).

Les agents lignes de pêche accèdent aussi aux positions des animats par une classe appelée `ResultsConnectivity`, qui sert aussi à insérer les positions successives des animats (et les valeurs des paramètres captées) au fur et à mesure de la simulation. Les positions des agents et les valeurs captées à chaque pas de temps pour chaque type d'environnement sont stockées dans la base `simulations` (table `Positions`).

C'est une architecture semblable à une architecture par tableau noir (Ferber, 1995), la base de données contenant l'ensemble des données des états des autres agents. Toute forme d'interactions entre animats est codée de la même manière.

La Figure 3.8 présente la deuxième étape de la construction du modèle multi-environnements.

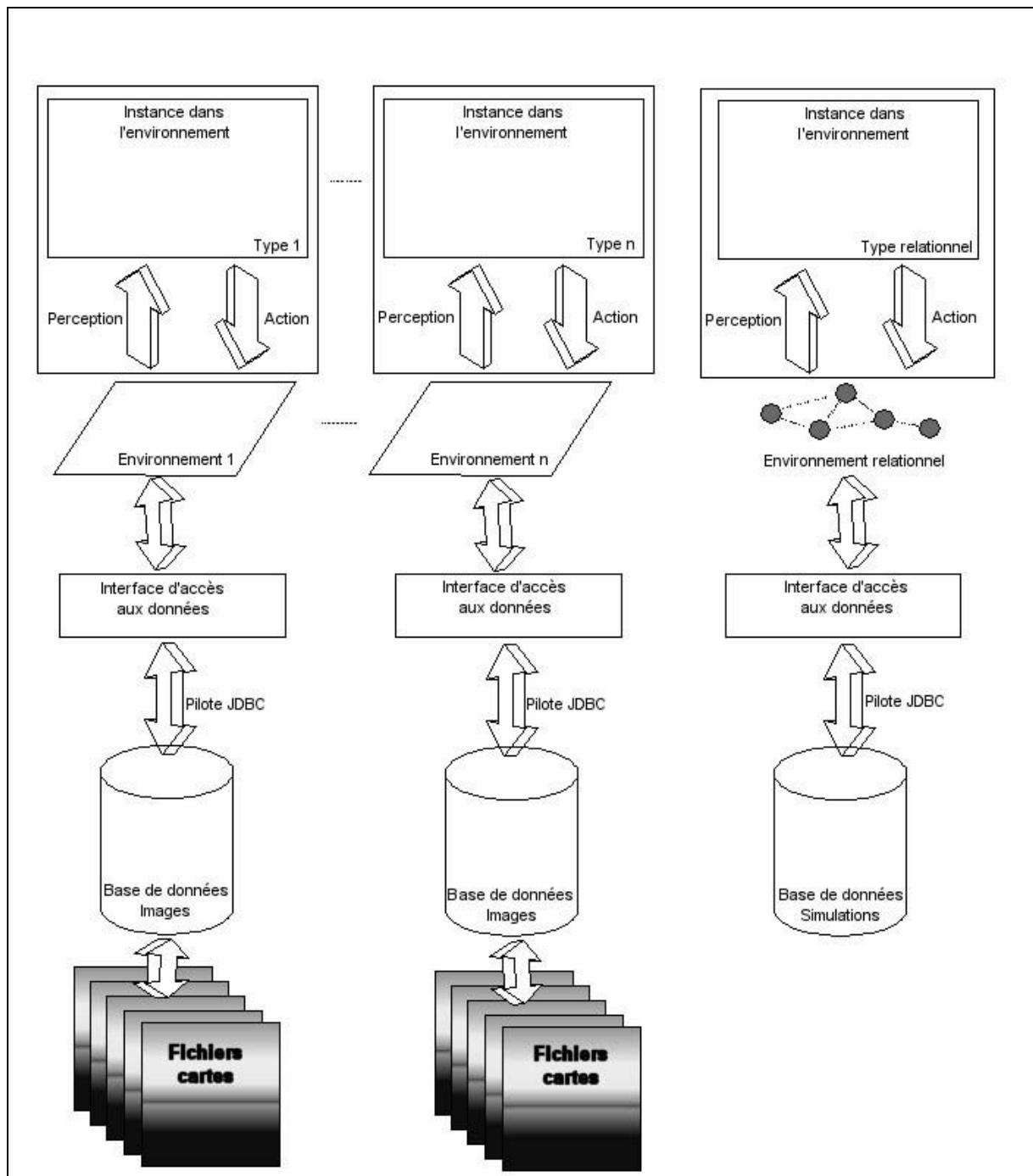


Figure 3.8 : L'accès aux données dans MUFINS

3.2.4.2 Le maintien de l'intégrité des données et la gestion des conflits

Le modèle d'agent (Figure 3.6 et Figure 3.7) montre comment les informations perçues dans l'environnement par les capteurs des instances environnementales remontent au système conatif de l'agent, qui « délibère » et renvoie alors les commandes aux effecteurs de ses mêmes instances environnementales par le lien bidirectionnel.

La commande passée envoie une position en coordonnées géographiques longitude/latitude. Mais elle n'est pas directement appliquée aux environnements réels typés. Dans le cas du déplacement d'un animat par exemple, il s'agit d'une action qui agit sur tous les environnements réels de la

même manière. Envoyer la même commande à tous les environnements serait une perte de performances. On introduit alors un environnement particulier, déjà évoqué précédemment, l'*environnement virtuel*.

L'environnement virtuel a une connaissance de ce que sont et ce que représentent les autres environnements. Lors de l'initialisation du système, chaque environnement présent dans le système va s'identifier auprès de l'environnement virtuel grâce à un message spécial qui va transiter le long des *liens d'intégrité*.

Toute commande commune à tous les environnements, comme le déplacement d'un animat, est ainsi envoyée à l'environnement virtuel. Celui-ci va ensuite sélectionner les liens d'intégrité des environnements qui sont impliqués par ce changement de position (les environnements réels) et ensuite envoyer un message qui va prévenir les environnements que la position de l'agent a été modifiée. Ainsi, chaque agent dispose d'une instance dans l'environnement virtuel qui contient ses coordonnées géographiques longitude/latitude, alors que les instances dans les environnements réels sont caractérisées par des coordonnées en pixels, selon la résolution des données de chaque type d'environnement.

A cet effet, des *transformations affines* sont appliquées par l'environnement virtuel pour garantir l'intégrité des positions des agents dans tous les environnements réels, en fonction de leur propre système de coordonnées. De la même manière, toutes les coordonnées et distances géographiques (en milles) qui sont spécifiées par l'utilisateur (comme la distance de capture par exemple) sont converties en distance en pixels dans les environnements réels concernés.

L'environnement virtuel est une classe mère des environnements instanciés typés, en plus d'être une classe instanciée qui sert à toutes les actions communes. Ce « double rôle » peut susciter une ambiguïté de compréhension, mais est en fait tout à fait logique dans le modèle objet de MUFINS. Cela permet notamment de limiter le trafic le long des liens de dépendance bi-directionnels dans le sens descendant (commandes) des actions communes (type déplacement).

Au delà du gain de performance, l'environnement virtuel sert ainsi à assurer le maintien de l'intégrité des données du système. En cas de modification sur un environnement réel par l'action d'un agent, susceptible de modifier d'autres environnements, c'est l'environnement virtuel qui s'occupe de maintenir l'intégrité du système, en transmettant les messages *ad hoc* par les liens d'intégrité auprès des environnements réels concernés. Dans le cas des applications étudiées, les animats ne modifient pas les cartes satellitaires mais les agents lignes de pêche sont susceptibles de modifier l'environnement relationnel des animats, ce qui est géré par les liens d'intégrité entre la base simulations et l'environnement virtuel (les animats « pêchés » sont enlevés du système et de l'affichage).

La Figure 3.9 présente la troisième étape de la construction du modèle multi-environnements.

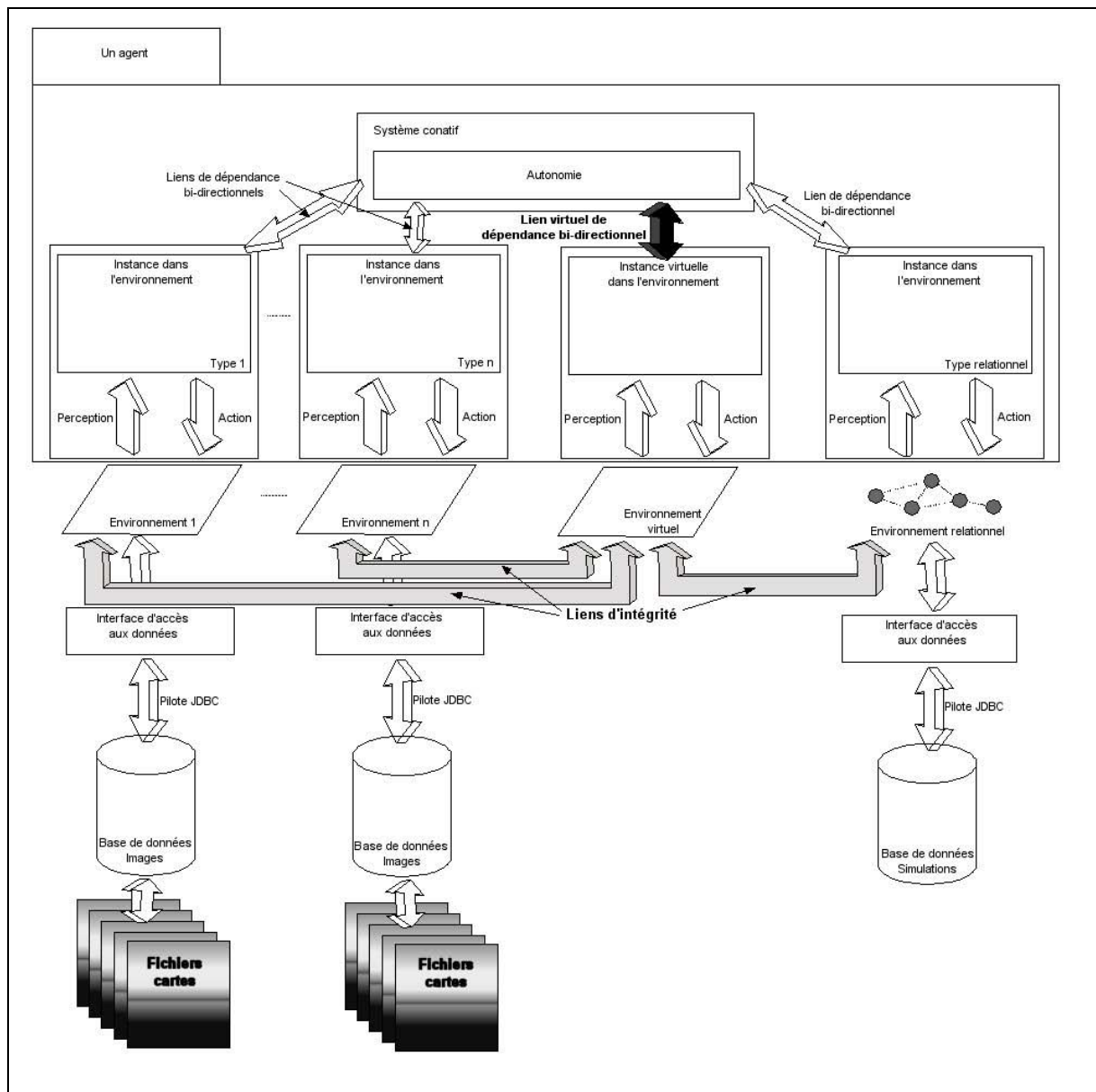


Figure 3.9 : L'environnement virtuel et les liens d'intégrité dans MUFINS

3.2.4.3 La gestion du temps

La gestion du temps dans MUFINS nécessite une bonne organisation des événements, car les environnements réels sont dynamiques, c'est à dire qu'ils doivent renouveler régulièrement leurs données en cours de simulation. De plus, il faut gérer les événements propres aux agents : déplacements des animats et captures virtuelles des lignes de pêche.

Soulié (2001) a proposé un mécanisme de gestion du temps hybride entre la gestion dite *centralisée* du temps, et la gestion dite *dirigée par les événements*. Au sein de l'environnement virtuel, un objet *minuteur* s'occupe de garantir le déroulement des événements dans un ordre cohérent. Le temps est ainsi décomposé en *pas de temps* (en anglais, *step*), correspondant à des fractions égales de la journée de 24 heures, ici d'une heure dans le cas des applications étudiées.

Le minuteur centralise le déroulement des événements, en tenant à jour l'indice des pas de temps (à l'initialisation du système, il est égal à 0) et la date courante du système. Dans le cas des

événements liés aux déplacements des animats, lorsque l'environnement virtuel ne reçoit plus de commandes de la part des animats et qu'il a distribué les commandes aux environnements réels, il prévient le minuteur de passer au pas de temps au suivant.

L'environnement virtuel tient aussi les autres environnements informé de ce déroulement. Lorsque le nombre de pas de temps correspond à une journée, le minuteur avance la date d'un jour, et un message est passé aux environnements pour leur dire de se mettre à jour. Ce message est passé à tous les environnements, même si ceux-ci ne nécessitent pas de renouveler leurs données tous les jours (comme la SLA, la chlorophylle ou la bathymétrie par exemple). C'est l'interface d'accès aux données par l'intermédiaire de la base de données des images (`seas`) qui gère ensuite le renouvellement effectif des données : selon le type de données, la base sélectionne l'image qui correspond le mieux à la nouvelle date.

De la même manière, les agents lignes de pêche sont tenus au courant par le minuteur des pas de temps pendant lesquels ils doivent mettre en œuvre le processus de capture. En effet, il apparaît clairement que les captures d'espadon ne se répartissent pas également au cours de toute la journée, mais s'effectuent en majorité dans les premières heures de l'opération de pêche, correspondant aux dernières heures de la journée. Il est ainsi possible de modifier la proportion de pas de temps au cours d'une journée pendant lesquels les lignes de pêche sont « pêchantes » dans le système. Par exemple, pour un nombre de pas de temps journaliers de 24 (soit un pas de temps d'une durée de une heure), on peut considérer que seules les dernières 6 heures de la journée sont « pêchantes », soit le quart de la journée. Ce paramètre peut être modifié aisément par l'utilisateur.

Afin de faciliter la mise à jour de l'affichage des agents au sein de toutes les fenêtres correspondantes chacune à un type d'environnement réel (cartes satellitaires), la classe d'affichage principale (`Appli`) hérite de la classe `Observer`, ce qui lui permet d'être renseignée des changements de positions des agents en cours de simulation (l'environnement virtuel est ainsi doté d'une interface `Observable`, qui la rend « observée » par `Appli`, laquelle répercute les modifications auprès des fenêtres qui gèrent l'affichage des positions des agents sur les cartes).

3.2.5 Le système conatif, la mise en œuvre des comportements

Le système conatif d'un agent récupère donc facilement toute information de l'environnement à partir de ses instances dans les environnements réels. Il traite ensuite cette information selon les règles de comportements qui lui sont spécifiées par l'utilisateur. Ces règles sont détaillées en détails dans le chapitre suivant (§ 4.2.5, p. 165).

3.2.5.1 Animats et comportements

Le système conatif reçoit des informations typées, encapsulant la valeur au pixel où se situe l'agent et ses coordonnées géographiques en longitude/latitude. Certains comportements peuvent s'en accommoder comme source d'information avant de mettre en œuvre un comportement et envoyer une commande. Mais surtout, le transfert de cette information « marque » le début du processus décisionnel du système conatif dans le système de gestion du temps. Après réception de l'information, le système conatif délibère et renvoie la position de destination aux instances des environnements réels par l'intermédiaire de l'environnement virtuel (cf. § 3.2.4.2).

Les comportements sont codés dans une classe `finale` qui va récupérer diverses données par l'intermédiaire de l'architecture multi environnementale et du système d'accès aux données. Ainsi, chaque comportement établit le contexte environnemental dont il a besoin pour délibérer.

Cela permet d'optimiser la quantité d'information qui doit transiter le long de l'architecture des classes selon le degré de complexité du comportement mis en œuvre.

Les comportements peuvent récupérer l'ensemble des valeurs dans une zone située autour du point de départ, d'autres des valeurs captées par l'agent précédemment (mémoire de l'agent). Les comportements explorés sont détaillés dans la dernière partie de ce document.

3.2.5.2 Lignes de pêche et capture virtuelle

Le comportement des lignes de pêche est différent du comportement des animats : les lignes ne se déplacent pas en cours de simulation, mais elles interagissent avec les animats par le processus de *capture virtuelle*.

A tout instant de la simulation, les lignes de pêche peuvent percevoir les positions des animats au moyen de l'interface dédiée (connexion à la table `POSITIONS` de la base `SIMULATIONS`). Le processus de capture virtuelle est basé sur les distances géographiques entre les lignes et les animats : si un animat est proche d'une ligne de pêche, il est considéré comme « capturable ».

Toutefois, pour optimiser les performances du simulateur, plusieurs options méthodologiques ont été choisies. Ainsi, chaque ligne de pêche ne récupère pas la totalité des distances de tous les animats présents dans la société des agents : un périmètre de capture est défini, en considérant le rectangle défini par la ligne de pêche, élargi d'une distance correspondant grossièrement au déplacement possible des animats au cours de la durée de simulation pendant laquelle la capture est mise en œuvre (soit une demi-douzaine d'heures à environ 3.5 km/h). Ainsi, tous les animats présents dans ce périmètre élargi sont susceptibles d'être capturés par cette ligne.

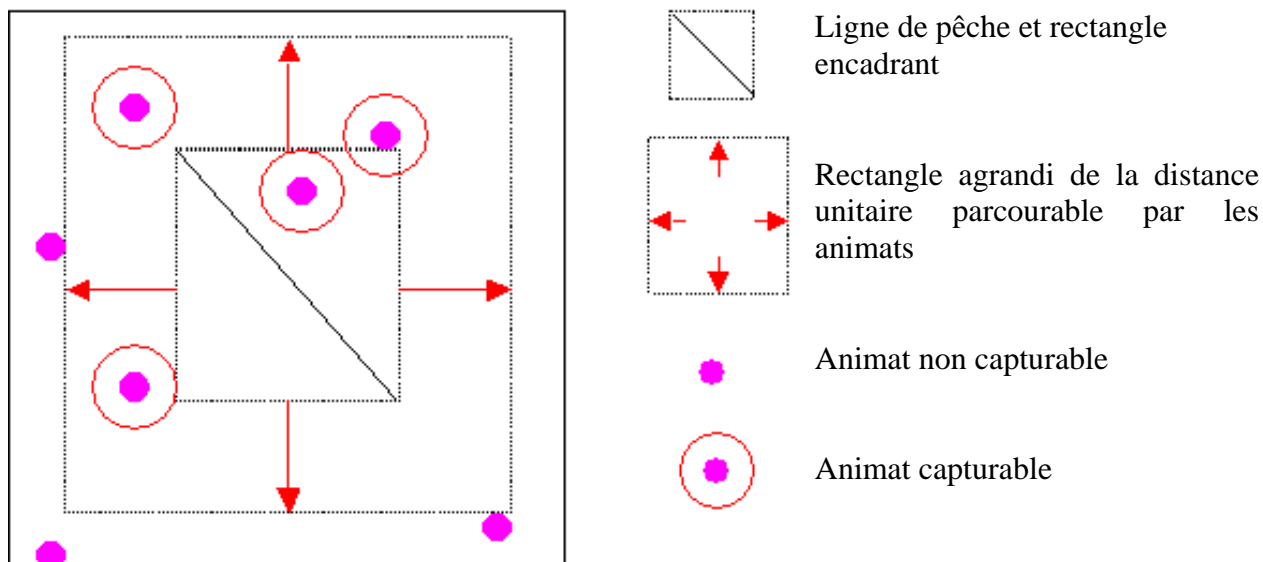


Figure 3.10 : Schéma de la sélection des animats « capturables » par les lignes de pêche

Une fois la liste des animats « capturables » disponible pour chaque ligne, deux types de processus de capture ont été codés.

Le premier type correspond à la capture caractérisée de *statique*. Dans ce cas, seule la distance de l'animat à la ligne conditionne la capture au pas de temps considéré (cf. § 3.2.4.3). La distance de capture est spécifiée par l'utilisateur, en milles nautiques. Si un animat se trouve à une distance euclidienne inférieure à cette distance, il est alors capturé.

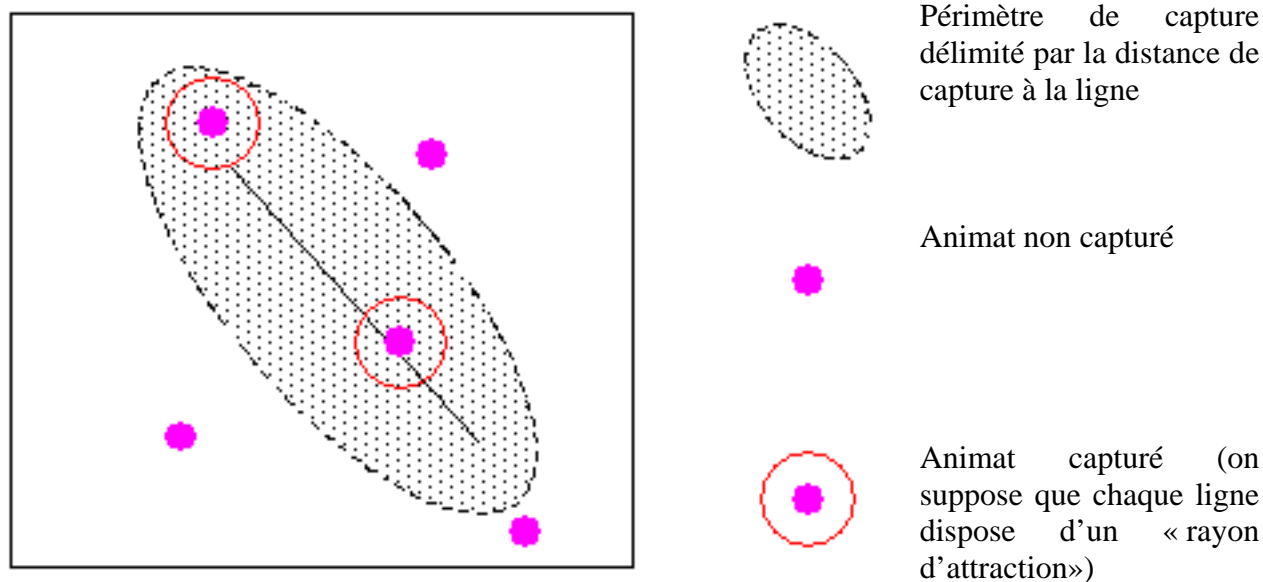


Figure 3.11 : Schéma du processus de capture statique

Le deuxième type de capture est appelé capture *dynamique*. Cette fois, ce n'est pas la distance de l'animat à la ligne à un instant donné qui détermine la capture. Il est ici nécessaire de disposer de la trajectoire de chaque agent entre l'instant précédent et l'instant considéré : si cette trajectoire croise la ligne de pêche (intersection non nulle), l'animat est capturé. Il peut ensuite être enlevé du système selon la spécification de l'utilisateur.

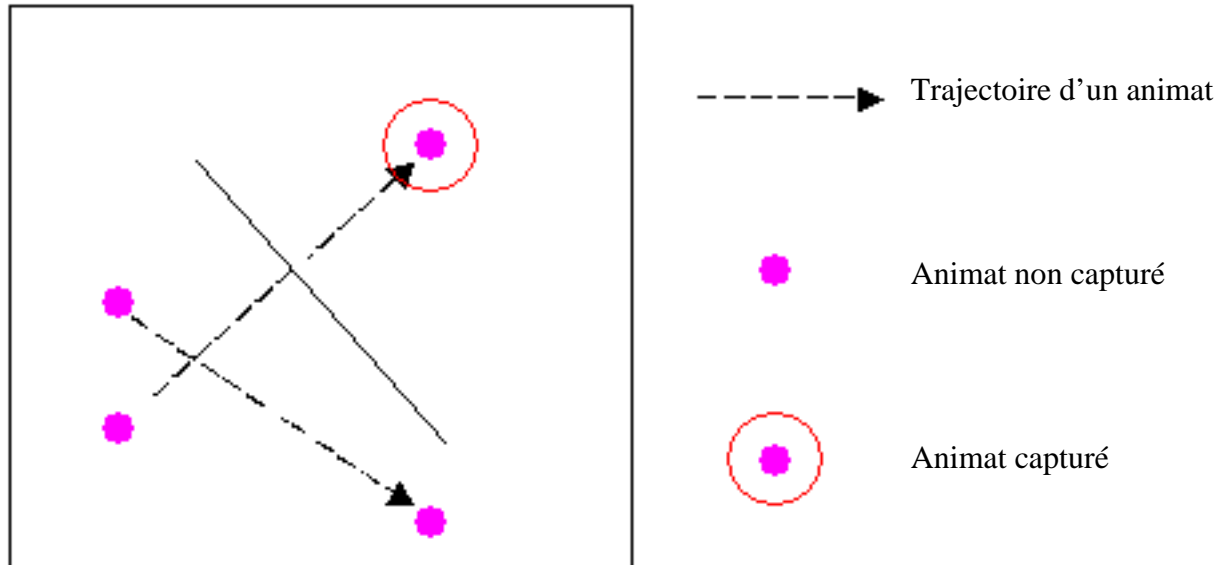


Figure 3.12 : Schéma du processus de capture dynamique

3.2.6 L'utilisation du modèle MUFINS

Avant de véritablement présenter les paramétrages du modèle tels que nous les avons établis pour répondre aux différentes questions posées dans notre étude, nous présentons ici brièvement les différentes manières d'utiliser le modèle, en détaillant notamment les entrées et les sorties du modèles, ainsi que l'interfaçage graphique de MUFINS.

3.2.6.1 Les entrées du modèle

Le modèle MUFINS est paramétré à partir d'un fichier de configuration (Figure 3.13), que l'utilisateur modifie à l'envi selon les caractéristiques des simulations qu'il veut lancer. La spécification du modèle repose d'abord sur le choix et le codage des comportements explorés en association avec les paramètres de l'environnement et les périodes de simulation impliquées, mais d'autres éléments doivent être fixés initialement pour contraindre les simulations : nombre et positions initiales des agents « espadon », choix des caractéristiques de la pêche virtuelle et paramètres de connexion aux bases de données. Le fichier de configuration permet ainsi de déclarer au modèle un ensemble de spécifications propre à chaque simulation, et on peut ainsi préparer autant de jeux de simulation que de fichiers de configuration désirés. Le Tableau 3.4 récapitule l'ensemble des éléments paramétrables à partir du fichier de configuration.

```

# Fichier de configuration pour Mufins
# -----

# Agents initial positions
# -----
positions file = /mufins/pos/pos200WR.txt
#positions file = click

# Fuzzy Speed File (orthokinesis)
# -----
fuzzySpeed file = /mufins/fuzzySpeed.csv

# Fuzzy Angles File (klinokinesis)
# -----
fuzzyAngle file = /mufins/fuzzyAngle.csv

# Fuzzy Values for kinesis
# -----
fuzzyVariables file = /mufins/OrthoFuzzyVariables.csv

# The type of behavior: randomWalk, orthoKinesis, klinoKinesis, etc..
# -----
behavior = orthoKinesis

# The parameters for kinesis
parameter 1 for kinesis = SLA (Reunion)
parameter 2 for kinesis = SST
parameter 3 for kinesis =

# Do swordfish agents have to be removed when caught?
removeSwordfish = true

# Nb of steps during one day
steps = 24

# The fraction of the night during which catches occure (in %)
# -----
catches = 50

# The distance of catch from the longlines (in nautical milles, integer)
# -----
distanceOfCatch = 2

# Beginning of the simulation
# -----
start time = 20/01/1999:00:00:00

# Number of days of simulation (integer)
# -----
days = 15

# Parameters used in the simulation
parameters = SST, SLA (Reunion), GradientChla, CGU, BathySandwell

# Database connection parameters
# -----
host name = localhost
domain name = localdomain
user name = mufins
database name = seas
time zone = Indian/Reunion

```

Figure 3.13 : Un exemple de fichier de configuration utilisé en entrée de MUFINS

Paramètres de simulation	Champs du fichier de configuration	Modalités	Commentaires
<u>Spécification des comportements</u>			
Type	behavior	<u>Ex:</u> randomWalk orthokinesis klinokinesis ...	Les comportements appelés par le fichier de configuration sont codés « en dur » dans le code de MUFINS
Paramètres utilisés dans la simulation	parameters	<u>Ex:</u> SST, SLA (Reunion), CGU, CGV, BathySandwell, Chla, GradientChla, Chla+10, SLA-15	Les paramètres transformés par l'opérateur de Sobel sont appelés précédés du préfixe Gradient Des décalages temporels sont possibles en indiquant un suffixe adapté (+10 signifie 10 jours après la pêche du jour, -15 signifie 15 jours avant...)
Codage	FuzzySpeed file fuzzyAngle file fuzzyVariables file	chemin d'accès au fichier chemin d'accès au fichier chemin d'accès au fichier	Les codages des comportements faisant appel à des références quantitatives ⁵² sont formalisés dans ces fichiers
Périodes de simulation	parameter 1 for kinesis parameter 2 for kinesis ... start time days steps	<u>Ex:</u> SST SLA (Reunion) <u>Ex:</u> 20/01/1999:00:00:00 15 <u>Ex:</u> 24	Les paramètres concernés par les comportements cinétiques ⁵³ sont spécifiés ici, dans l'ordre de leur importance La date de départ doit être spécifiée au format JJ/MM/AAAA :HH :MM :SS Le nombre de jours de simulation doit être un entier Nombre de pas de temps / jour
<u>Nombre et positions initiales des agents « espadon »</u>	positions file angle	chemin d'accès au fichier ou click	Le fichier doit comprendre les positions initiales en lon, lat de tous les agents introduits (séparés par une virgule) et l'angle de direction initiale Ou Les positions sont spécifiées directement par l'utilisateur en cliquant (Alt+click gauche) sur les fenêtres de n'importe quel paramètre (les agents sont automatiquement insérés sur les autres fenêtres des autres paramètres, avec la valeur angle spécifiée pour la direction initiale)

⁵² Les comportements et la description de ces références quantitatives sont décrits dans la dernière partie du document.

⁵³ Même remarque.

Paramètres de simulation	Champs du fichier de configuration	Modalités	Commentaires
<u>Caractéristiques de la pêche virtuelle</u>	removeSwordfish	true ou false	Les agents capturés par la pêche virtuelle doivent ils être enlevés du système
	catches	<u>Ex</u> : 50	Pourcentage de temps au cours d'une journée (24h) pendant lequel les captures peuvent avoir lieu (ex : 50% signifie que les captures peuvent avoir lieu toute la nuit)
	distanceOfCatch	<u>Ex</u> : 2	Distance (en milles nautiques) à partir de laquelle les agents « espadon » peuvent se faire virtuellement capturés (type de capture n°1 –cf. § 3.2.5.2)
<u>Connexion à la base de données</u>	host name	<u>Ex</u> : localhost	Nom d'hôte de la machine (serveur MySql)
	domain name	localdomain	Nom de domaine (idem)
	user name	mufinsuser	Nom de l'utilisateur de la base
	database name	seas	Nom de la base de données des images
	time zone	Indian/Reunion	Format de zone temporelle de la base

Tableau 3.4 : Paramétrage du modèle MUFINS à partir du fichier de configuration

Les détails des fichiers de codage des comportements (fuzzySpeedDay, fuzzySpeedNight, fuzzyAngle, fuzzyVariables) et de l'utilisation des paramètres de kinésie sont discutés dans la dernière partie du document.

On note ainsi que certains champs du fichier de configuration n'ont pas nécessairement à être renseignés (parameter 1-2, ou 3- for kinesis).

3.2.6.2 Les sorties du modèle

Deux types de sorties sont disponibles à la suite des simulations : d'une part les positions et valeurs extraites des cartes satellitales pour chaque agent « espadon » à chaque pas de temps de simulation (qui décrivent ainsi les trajectoires de tous ces animats) et d'autre part les captures virtuelles issues des comportements de pêche virtuelle des agents « lignes de pêche ». Tous ces résultats sont stockés dans les tables Positions et Catches de la base MySql simulations qui est abondée par MUFINS à chaque pas de temps. En fin de simulation, on peut très rapidement extraire l'ensemble des résultats à partir d'une simple requête Sql et les placer dans un fichier de sortie au format désiré (ASCII ou tableur par exemple). L'intérêt de stocker les résultats de simulations dans une base de données spécialement dédiée est qu'il est alors très facile de lancer des simulations par « paquets » (*batch*), puis de stocker les résultats dans des fichiers créés au fur et à mesure des simulations.

Les champs abondés dans la table Positions sont décrits dans le Tableau 3.5. Le Tableau 3.6 décrit lui les champs de la table Catches.

Champ	Unité	Description
ID	Entier	Identifiant de la ligne de la table
type	Caractères	Type du paramètre (SST, Chla...)
number_ID	Entier	Identifiant de l'agent
step	Entier	Pas de temps de simulation
gregorian	Entier	Jour grégorien du mois de simulation
month	Entier	Mois de simulation
year	Entier	Année de simulation
value	Décimale (flottant)	Valeur extraite à la position de l'agent au pas de temps considéré pour le type de paramètre considéré (unité selon le type)
lon	Décimale (double)	Longitude de l'agent
lat	Décimale (double)	Latitude de l'agent
distance	Décimale (double)	Distance parcourue depuis le pas de temps précédent (en km)
angle	Décimale (double)	Direction du déplacement précédent (en degrés) NB : pour le premier pas de temps, cette valeur est fixée par l'utilisateur dans le fichier de positions (ou le paramètre « angle » avec l'option « click »)
Dangle	Décimale (double)	Variation d'angle (en degrés) depuis le déplacement précédent (changement de direction), positif (vers la droite) ou négatif (vers la gauche)

Tableau 3.5 : Champs de la table Positions stockant les résultats de simulation de MUFINS pour les agents « espadon »

Champ	Unité	Description
ID	Entier	Identifiant de la ligne de la table
ID_LL	Entier	Identifiant de l'agent « ligne de pêche » ayant effectué la capture virtuelle
ID_SWO	Entier	Identifiant de l'agent « espadon » ayant été affecté par la capture virtuelle
lon	Décimale (flottante)	Longitude de la capture
lat	Décimale (flottante)	Latitude de la capture
gregorian	Entier	Jour grégorien de la capture
month	Entier	Mois de la capture
year	Entier	Année de la capture
step	Entier	Pas de temps de simulation pendant lequel a eu lieu la capture
catch	Entier	Type de capture (1 : capture « statique », 2 : capture « dynamique »)

Tableau 3.6 : Champs de la table Catches stockant les résultats de simulations de MUFINS pour les agents « lignes de pêche »

3.2.6.3 L'interface graphique

Une interface graphique a été implémentée pour permettre de suivre les simulations des comportements des agents sur les cartes satellitaires. Le package `mufins/gui`⁵⁴ se charge de « suivre » les simulations pour mettre à jour les affichages (interface `Observer` et classe `Observable`).

La Figure 3.14 montre l'interface de simulation à l'initialisation des environnements (une distribution régulière de 200 animaux dans l'ouest de La Réunion), avec plusieurs des types d'environnements disponibles dans l'étude.

⁵⁴ Pour « graphical user interface »

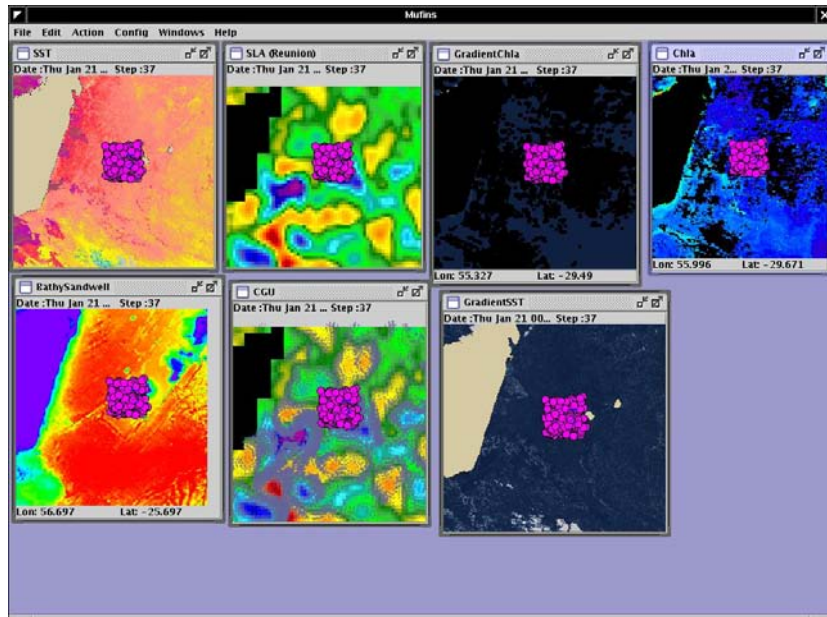


Figure 3.14 : Interface graphique de MUFINS : à l'initialisation, en attente du départ de la simulation (types d'environnements représentés : SST, SLA, gradient de chlorophylle, chlorophylle, bathymétrie de Smith-Sandwell, courants géostrophiques – composante zonale-, gradients de SST)

La Figure 3.15 montre une initialisation de MUFINS avec la commande « click » : les agents se distribuent aux positions adéquates sur les différents environnements.

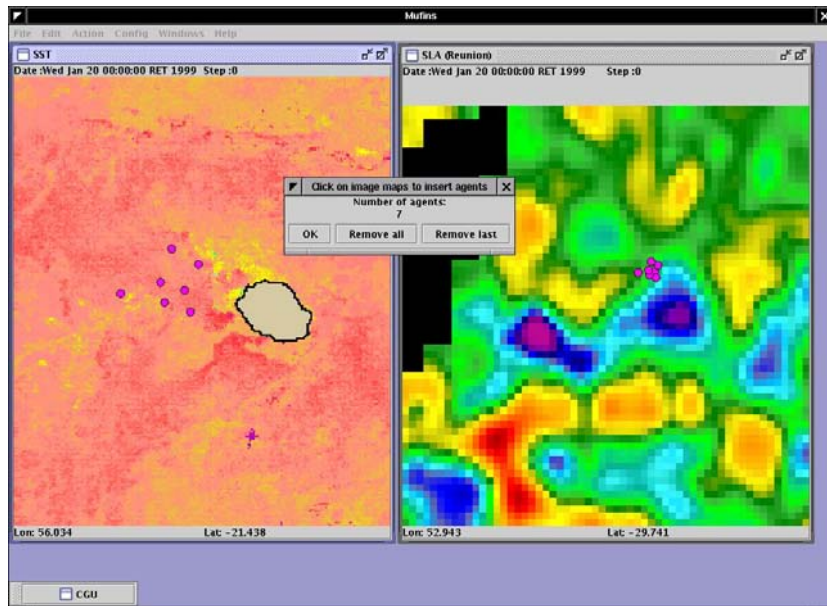


Figure 3.15 : Interface graphique de MUFINS : 7 agents ont été appliqués en cliquant directement sur la fenêtre SST et leurs positions apparaissent de manière cohérente dans la fenêtre SLA

La Figure 3.16 montre une vue d'écran de MUFINS en cours de simulation, où les lignes de pêche apparaissent explicitement.

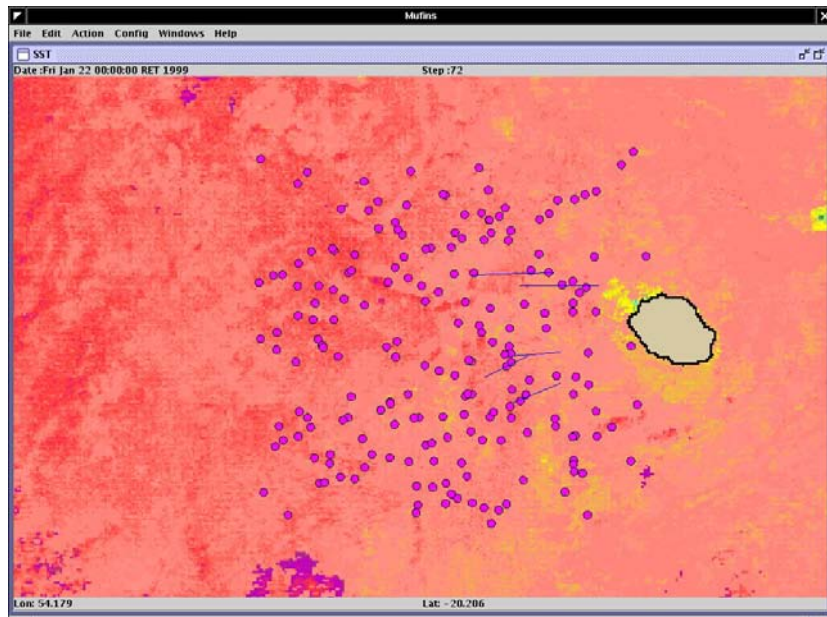


Figure 3.16 : Interface graphique de MUFINS : en cours de simulation (on peut voir les lignes de pêche sur la carte de SST)

4 Simulations de déplacements d'espadon dans le paysage océanique tropical du sud-ouest de l'océan Indien

Cette dernière partie du document propose une synthèse de quelques simulations réalisées avec MUFINS. Un certain nombre de choix ont été faits pour calibrer le modèle. Plutôt que d'établir un panorama exhaustif de ses applications et d'analyser la sensibilité du modèle à tous ses paramètres d'entrée, nous nous sommes focalisés sur un petit nombre de configurations de l'environnement et de la pêche pour définir les zones et périodes de simulations. De la même manière que pour l'analyse empirique de la pêcherie réunionnaise, nous concentrerons nos interprétations sur l'influence des différentes variables de l'environnement. En choisissant aussi de coder les comportements des animats à partir de règles issues de la logique floue, on limite en grande partie l'influence des paramètres d'entrée du modèle. Il s'agit de mettre en exergue l'intérêt de MUFINS pour apporter des éléments de réponse aux questions soulevées précédemment concernant les hypothèses de déplacements de l'espadon et son exploitation dans l'océan Indien.

Avant de présenter nos choix méthodologiques concernant le codage du système de contrôle du comportement des animats, nous présentons les caractéristiques connues des mouvements individuels de l'espadon qui fourniront les éléments de base de leurs déplacements.

4.1 Etat des connaissances sur les mouvements individuels de l'espadon

Les marquages et suivis individuels d'espadon permettent de décrire les déplacements des individus en termes d'éléments de base de leur trajectométrie : vitesse, profondeur de nage, changements de direction. Au cours du PPR, des marquages individuels d'espadon ont été testés. Le suivi des variables de trajectométrie d'espadons marqués en fonction des caractéristiques du milieu océanique traversé (et décrit par les cartes satellitales collectées aux mêmes périodes) devait permettre de précisément calibrer le système de contrôle du comportement des animats dans MUFINS. Toutefois, aucune de ces opérations de marquage n'a été couronnée de succès. Ils s'agissait d'opérations pilotes expérimentales (Poisson *et al.*, 2001): aucun marquage d'espadon n'avait encore été réalisé dans l'océan Indien et il s'agissait de mettre à jour les contraintes techniques et biologiques associées à une opération particulièrement délicate sur cette espèce et qui n'avait plus été réalisée depuis plusieurs années (Carey, 1990).

Nous apportons aussi notre contribution (Encadré 10) à la discussion proposée par Poisson *et al.* (2001) sur les améliorations à apporter au protocole de marquage et de suivi d'espadons.

Le fait de ne disposer d'aucun suivi réel d'espadon dans l'océan Indien, et plus particulièrement dans la zone Réunion, constitue un handicap certain pour notre approche : il devient difficile de calibrer les comportements, notamment les déplacements diurnes, puisque les éléments de discussion dont nous disposons ne sont issus que des pêches nocturnes effectuées par les navires réunionnais. Afin de disposer d'éléments objectifs sur les mouvements individuels et la trajectométrie d'espadons marqués, nous nous appuyons sur les connaissances issues de la bibliographie.

Les seuls suivis acoustiques d'espadons ont été réalisés par Carey et Robison (1981), puis complétés par Carey (1990). Les auteurs ont marqué 11 espadons entre 1977 et 1985, mais seuls 7 suivis ont pu être exploités⁵⁵, correspondant à un total de 457 heures de suivi acoustique. Cinq espadons avaient été marqués dans le Pacifique, près de la pointe sud de la péninsule de Basse

⁵⁵ Les suivis acoustiques pour lesquels on a pu analyser les trajectoires des animaux marqués

Californie, et six autres dans l'Atlantique, le long de la côte est américaine et en Floride, dans des eaux plutôt côtières. Il est vraisemblable que les déplacements observés correspondent à un type de comportement plutôt associé aux structures bathymétriques peu profondes et ne rendent pas forcément bien compte des déplacements que l'animal peut réaliser en milieu hauturier. Mais ces marquages constituent les seuls éléments de discussion des trajectoires horizontales du poisson à l'échelle horaire.

Les autres marquages existants ont été effectués au moyen de marques archives auto-détachables de type « *pop-up* » (Encadré 10). Sedberry et Loefer (2001) ont marqué 29 espadons dans l'Atlantique nord-est avec cette technique, les marques ayant été programmées pour se détacher des poissons marqués au bout de 30 (10 poissons marqués), 60 (10 poissons marqués) et 90 jours (9 poissons marqués). Takahashi *et al.* (2003) ont aussi marqué un espadon dans le Pacifique nord-ouest et ont récupéré la marque archive un an après le marquage, bénéficiant ainsi de connaissances sur les déplacements de l'espèce à très grande échelle. Enfin, Brill et Musyl (*comm. pers., non publié*) ont effectué au moins 28 marquages d'espadon au cours du programme PFRP de l'Université de Hawaï ⁵⁶, et nous en utiliserons uniquement les résultats préliminaires.

4.1.1 Déplacements verticaux

Les marquages réalisés par Carey ont démontré la capacité des espadons adultes (de 30 à plus de 150 kg) à subir des variations de températures extrêmes (jusqu'à 19°C en 2 heures et demi), depuis des températures de 8°C jusqu'à des extrêmes à plus de 30°C en surface. Ce phénomène d'adaptation thermique est garanti par le système de circulation du *rete mirabile* (Encadré 5, p.90) qui maintient la température crânienne et rétinienne supérieure à celle du milieu extérieur (Carey, 1990; Moyle et Cech, 1996). L'espadon peut ainsi effectuer des déplacements verticaux jusqu'à des profondeurs où les valeurs de température et d'oxygène dissous pendant la durée de la plongée sont largement inférieures à celles rencontrées en surface. Sa capacité à atteindre des profondeurs importantes (jusqu'à 600 m ou plus) est a priori aussi une adaptation physiologique générale. Malgré la densité assez faible de son corps du fait de ses os gras et poreux, la compression sans échanges gazeux de sa vessie natatoire en profondeur associée à un hydrodynamisme particulier (rostre plat et nageoires pectorales rigides) permettraient d'équilibrer l'animal dans ses plongées. La forme générale de l'animal constituant un « tripode » par la fourche caudale et ces pectorales suggère aussi à Carey et Robison (1990) qu'elle lui permette de se déplacer à quelques centimètres du fond pour y chasser les proies benthiques. La Figure 4.1 montre la succession de plongées/remontées effectuées par un animal marqué au cours des quelques dizaines d'heures que dure un suivi acoustique. L'espadon marqué semble avoir effectivement exploré la surface du haut-fond (relativement peu profond, aux alentours de 100 m) pendant une importante partie du jour.

Sedberry et Loefer (2001) et Takahashi *et al.* (2003) ont observé des patterns totalement identiques. Pendant la nuit, les individus marqués restaient en surface tandis que la journée, ils effectuent des plongées très profondes, avec parfois des remontées de quelques minutes, comme pour se « reposer » de leur plongée (une observation déjà décrite à l'Encadré 5, p.90). Sedberry et Loefer (2001) avaient aussi noté que les espadons marqués en Atlantique étaient souvent associés avec des hauts-fonds du large et des canyons sous-marins, comme Carey (1990).

⁵⁶ Pelagic Fisheries Research Program, School of Ocean and Earth Science and Technology (<http://www.soest.hawaii.edu/PFRP>)

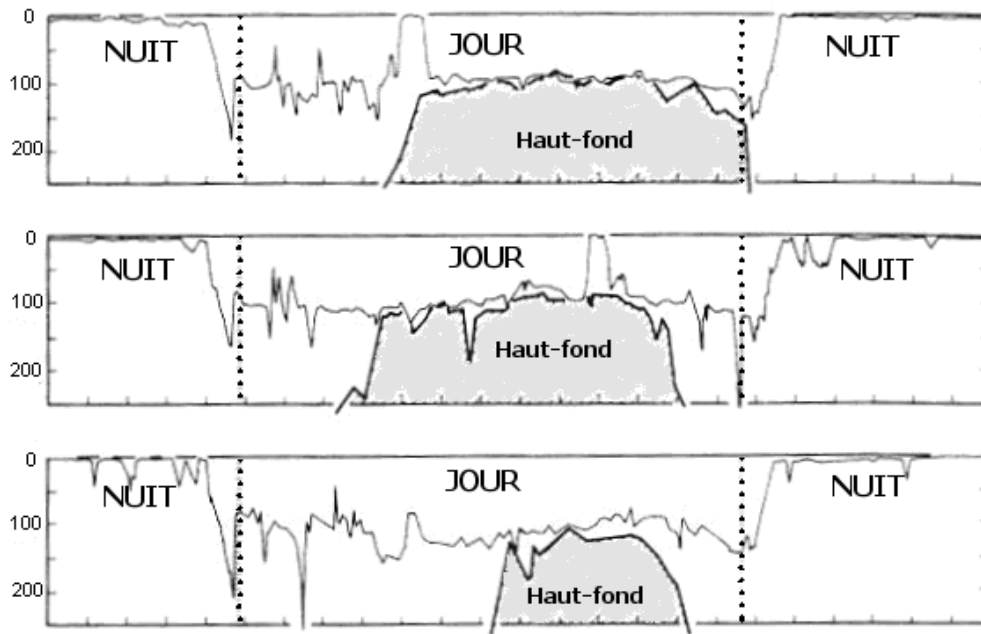


Figure 4.1 : Profondeurs atteintes par un espadon marqué en Basse Californie sur 3 jours (Carey et Robison, 1981) : le poisson plonge pendant la journée et se déplace à proximité immédiate du fond.

Cette alternance jour/nuit semble être caractéristique de l'espadon mais d'autres schémas peuvent aussi apparaître. Carey (1990) avait ainsi déjà observé des déplacements qui ne suivaient pas exactement ce modèle. Plus récemment, des données⁵⁷ de marquages archives réalisés sur des espadons à Hawaii (Brill et Musyl, *comm. pers.*) montrent des déplacements verticaux très réguliers, avec des cycles non plus journaliers mais de 2 jours à 2 jours et demi environ (14 plongées/remontées en 33 jours ; Figure 4.2). Ces données reflètent-elles un comportement différent ou s'agit-il d'artéfacts dues au fonctionnement des marques, souvent fragilisées par les fortes pressions aux grandes profondeurs atteintes par l'espadon ? Ce type de cycle empiétant sur deux nyctémères doit-il être considéré en fonction des caractéristiques océanographiques de la zone, notamment des mouvements de la couche diffusante ? Seuls des marquages avec suivis acoustiques permettraient de répondre à ces questions, qui restent pour l'instant en suspend.

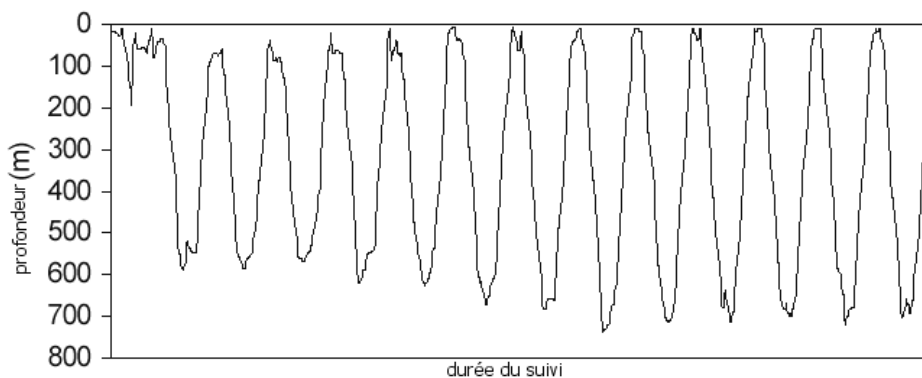


Figure 4.2 : Exemple de déplacements verticaux observés sur un espadon marqué par Brill et Musyl (*comm.pers.*) autour de Hawaii pendant 33 jours.

⁵⁷ non encore publiées

4.1.2 Déplacements horizontaux

Concernant les déplacements horizontaux, une analyse de la trajectométrie a été menée à partir des positions de marquage reportées dans les publications de Carey et Robison (1981) et Carey (1990). La précision de ces données est très relative car la technique de suivi acoustique implique que les positions reportées sont les positions du navire de suivi et non celles du poisson marqué (Benhamou, *comm. pers.*). De plus, ces positions ont été reportées à partir de la lecture des figures des articles de Carey et Robison (1981) et Carey (1990) et une source d'erreur supplémentaire⁵⁸ a été introduite. Ce sont toutefois les seules données disponibles permettant de calibrer des déplacements d'espadon heure par heure et nous devons nous en contenter.

La vitesse horizontale de déplacement de l'animal a été mesurée à chaque pas de temps (Figure 4.3). Les vitesses moyennes observées se concentrent autour de deux modes : 1 km.h^{-1} et 3 km.h^{-1} , qui correspondent respectivement aux déplacements en zones côtières avec activité de chasse sur le fond (les proies sont des poisson de fonds assez statiques) et aux déplacements plus au large, avec une plus grande mobilité. La vitesse maximale observée ici est de près de 9 km.h^{-1} , ce qui est une vitesse très exceptionnellement atteinte. Un mode supplémentaire peut être observé vers environ 6 km.h^{-1} (soit 144 km.jour^{-1}), considérée comme plausible pour un individu qui se déplace dans des conditions de courants plutôt favorables ou qui effectue un déplacement orienté de type « migratoire ». Aucune différence notable dans la distribution des vitesses n'a pu être observée entre les déplacements horizontaux de jour et de nuit.

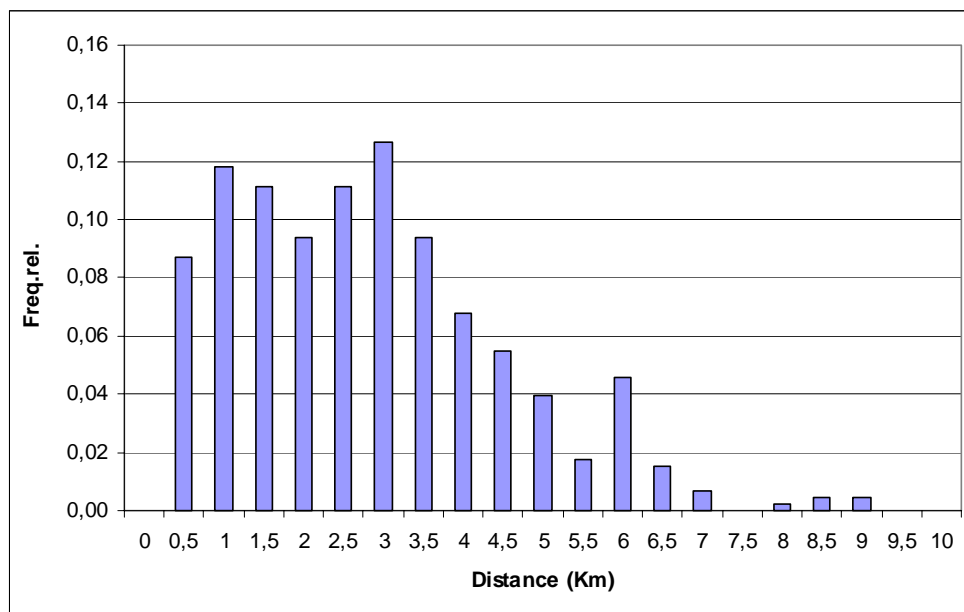


Figure 4.3 : Histogramme des distances horaires des espadons marqués par Carey et Robison (1981) et Carey (1990) sur 457 heures de suivi acoustique

⁵⁸ de l'ordre du mètre

Sedberry et Loefer (2001) ont aussi pu estimer la vitesse des espadons marqués à partir de moyennes établies sur leurs périodes de marquage. Le Tableau 4.1 récapitule les distances et vitesses maximales des poissons marqués selon les durées de marquage.

Durée du marquage	Taille du poisson (LMF)	Distance parcourue	Vitesse moyenne journalière
30 jours	91.4 cm	1486 km	49.5 km.j ⁻¹
60 jours	91.4 cm	2547 km	42.5 km.j ⁻¹
90 jours	76.2 cm	3053 km	33.9 km.j ⁻¹

Tableau 4.1 : Distances et vitesses maximales parcourues par les espadons marqués par Sedberry et Loefer (2001)

Les valeurs de vitesses moyennes observées par Sedberry et Loefer (2001) sont largement inférieures aux valeurs journalières estimées d'après les données de Carey et Robison (1981) et Carey (1990). Elles indiquent que les individus effectuent des déplacements qui ne sont évidemment pas des lignes droites entre le point de pose et de libération de la marque ! Ces circonvolutions de parcours constituent un des éléments déterminants des trajectoires des individus et de leur distribution à un instant donné.

Les données de Carey et Robison (1981) et Carey (1990) permettent justement de rendre compte de ces phénomènes. Les Figure 4.4 et Figure 4.5 représentent ainsi deux types très différents de parcours réalisés par un espadon sur deux périodes de l'ordre de quelques jours. On a représenté les surfaces du plus grand polygone incluant tous les points de la trajectoire. On remarque que lorsque l'espadon se situe dans une zone favorable qu'il explore pour chasser ses proies, il effectue des allers et retours, notamment autour de certains points (point « focal ») où il concentre son activité de nage (Figure 4.4).

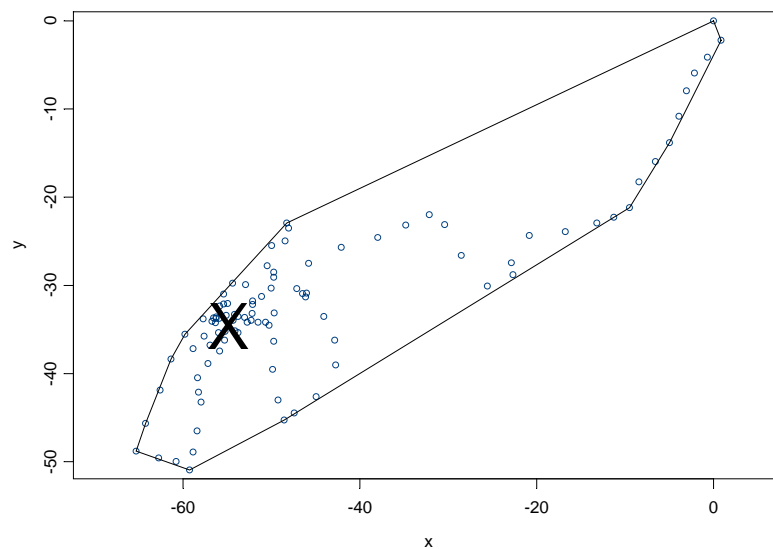


Figure 4.4 : Trajectoire d'un espadon marqué par Carey (1990) avec des circonvolutions de parcours, notamment autour d'un point focal (marqué par un croix ; les coordonnées x et y sont longitude et latitude)

En phase de déplacement orienté, les déplacements heure après heure apparaissent beaucoup plus lisses, avec des changements de direction moins marqués et moins fréquents (Figure 4.5).

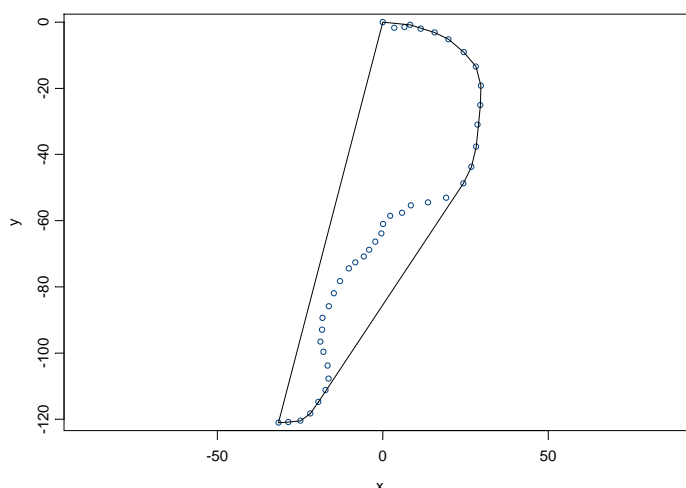


Figure 4.5 : Trajectoire d'un espadon marqué par Carey (1990 ; les coordonnées x et y sont longitude et latitude)

Si on analyse plus précisément les changements de direction des espadons marqués par Carey et Robison (1981) et Carey (1990), on observe qu'un espadon a une très forte probabilité de ne pas changer de direction entre deux pas de temps horaires successifs : on peut considérer que 80% des déplacements se font dans une direction de -45° à $+45^\circ$ par rapport à la direction précédente (tout droit), 15% entre -135° et -45° ou $+45^\circ$ et $+135^\circ$ (virages), et seulement 5% pour le reste (demi-tour ; Figure 4.6). Les pas de temps de suivi relativement courts (une heure) permettent de mettre en évidence l'effet de la symétrie bilatérale des poissons sur leurs mouvements : plusieurs auteurs (De Angelis et Yeh, 1984 ; Benhamou et Bovet, 1992) ont en effet montré que l'anatomie et le type de nage des poissons (ondulations longitudinales) les prédisposaient à effectuer des déplacements dont les changements de direction sont centrés sur 0 lorsque l'échelle d'observation est petite.

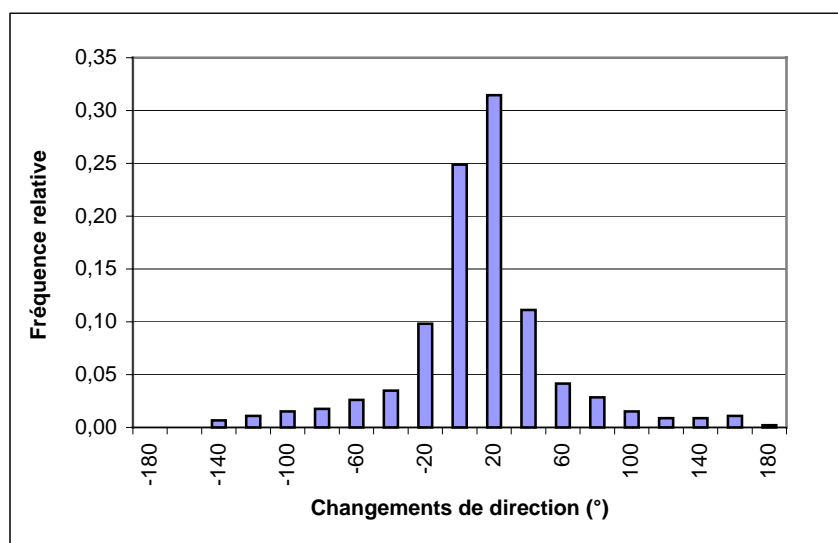


Figure 4.6 : Histogramme des changements d'angles (entre deux heures successives) des espadons marqués par Carey et Robison (1981) et Carey (1990)

Encadré 10 : Propositions pour des marquages d'espadon dans l'océan Indien

L'opération de mise en place d'une marque est une particulièrement délicate sur un espadon. Carey et Robison (1981) et Carey (1990) soulignaient que cette opération nécessite une très bonne organisation à bord du navire de capture et de marquage, car la manipulation d'un espadon vivant de 70 kg remonté le long du bord du navire peut être dangereuse pour l'équipage, du fait des vigoureux coups de rostres donnés par l'animal...La marque est fixée dans la chair du poisson au moyen d'un harpon. Les marquages ne peuvent ainsi être réalisés que sur des individus suffisamment grands pour survivre à l'opération d'harponnage, ce qui nécessite de pêcher puis d'immobiliser l'animal pendant quelques instants, et enfin que l'animal puisse poursuivre son activité vitale sans gêne malgré la marque. Les connaissances sur les déplacements réels à échelle journalière ont été acquises à partir de gros individus (plus de 32 kg pour Carey, 1990). Même si les observations restent relativement homogènes quelque soit la taille des individus marqués, il manque des connaissances sur les déplacements des jeunes individus. Plus généralement, il est nécessaire de mettre au point une technique de marquage non agressive pour marquer les espadons, notamment les petits: Sedberry et Loefer (2001) notaient que plus de 52% des espadons marqués dans leur étude n'avaient pas survécu au marquage par harpon. C'est aussi en grande partie cette forte mortalité due au traumatisme du harponnage qui a vraisemblablement fait échouer les opérations décrites par Poisson *et al.* (2001).

Nous proposons ici certaines améliorations au protocole de capture et de marquage pour l'espadon :

1. Utilisation de « longline courtes » (500 hameçons maximum) pour capturer des espadons vivants en début de nuit ; des bouées de section et de segment équipées de lampes à renversement⁵⁹ (ou de lampes à pétrole simples) permettraient de repérer rapidement la partie de ligne sur laquelle a pu mordre un espadon et éviter d'attendre toute une nuit de relever la ligne, et ce afin que l'individu reste en bonne condition physique ;
2. Anesthésie du poisson lors la capture; grâce à un système injecteur installé au bout d'une perche, il s'agirait d'envoyer un anesthésiant léger (du même type que celui préconisé par Roos *et al.*, 2001) au niveau de la bouche du poisson, afin qu'il soit plus docile lors de la remontée le long du bord du navire, la quantité du produit utilisé devant être adaptée à la taille de l'animal ;
3. Suture précise et non traumatisante de la marque sur le poisson : du fait de l'anesthésie, il serait alors beaucoup plus facile de manipuler le poisson (sans forcément avoir à le sortir de l'eau mais en le bloquant le long du bord) et de lui appliquer une marque sans le blesser, par une opération de suture; on attendrait alors le réveil du poisson avant de le libérer.

Différents types de marquages procurent différents types d'information sur les déplacements des grands pélagiques. Les marquages et suivis acoustiques simples (Carey et Robison, 1981; Carey, 1990) permettent de suivre un individu marqué pendant une période maximale de quelques dizaines d'heures, selon l'autonomie du bateau de suivi. Les déplacements observés sont précis dans la dimension verticale mais un peu moins dans la dimension horizontale puisque ce sont généralement les déplacements du bateau, corrigés des artéfacts liés à la recherche du signal émis par la marque acoustique du poisson, qui servent à décrire les déplacements horizontaux. Le suivi acoustique peut être très intéressant pour mieux comprendre les mécanismes individuels d'orientation et de vitesse de l'espadon selon les informations environnementales qui peuvent être collectées en même temps que les suivis.

⁵⁹ lampe dont la lumière se modifie en cas de renversement (changement de couleur, d'intensité..)

De nouveaux types de marques permettent de s'affranchir de la nécessité de suivi par un navire du poisson marqué : les marques archives et auto-détachantes de type « pop-up » (Block *et al.*, 1998 ; Sedberry et Loefer, 2001; Takahashi *et al.*, 2003). Dans ce cas, la marque est pré-programmée pour se détacher automatiquement du poisson après une période définie. La marque enregistre les variations de profondeur du poisson à intervalles réguliers et peut aussi mesurer les valeurs de différents paramètres océanographiques de la masse d'eau dans laquelle se déplace le poisson, notamment la température et la luminosité. L'inclinaison de la marque peut aussi être enregistrée au cours du suivi, ce qui permet d'estimer la vitesse de nage du poisson (une marque verticale indique une vitesse relativement faible). A la fin de la période définie, la marque se détache du poisson et remonte en surface grâce à sa flottabilité positive. On connaît donc sa position finale. La marque émet alors vers un satellite toutes les informations enregistrées pendant la période du marquage grâce à une antenne émettrice.

Des algorithmes ont été développés afin de proposer des trajets possibles entre la position de marquage et la position de fin de suivi du poisson, notamment en intégrant les informations sur la luminosité et la température en fonction de la latitude. Les trajectoires qui en résultent sont plus ou moins précises car elles dépendent des gammes de températures et latitudes traversées et de la profondeur maximale atteinte par le poisson. Les données de profondeurs sont par contre relativement précises. Les marques archives sont très précieuses pour déterminer les déplacements à grande échelle des espadons, puisqu'elles ne nécessitent pas de re-capturer les individus marqués au bout de plusieurs semaines ou plusieurs mois : elles permettraient d'apporter des éléments de compréhension de la structure des stocks d'espadon dans l'océan Indien. L'anesthésie autoriserait aussi la réalisation de biopsies sur les animaux capturés, afin de déterminer leur sexe : on pourrait ainsi déterminer les éventuels trajets migratoires différentes selon les sexes, ce qui constitue une question importante sur l'espadon.

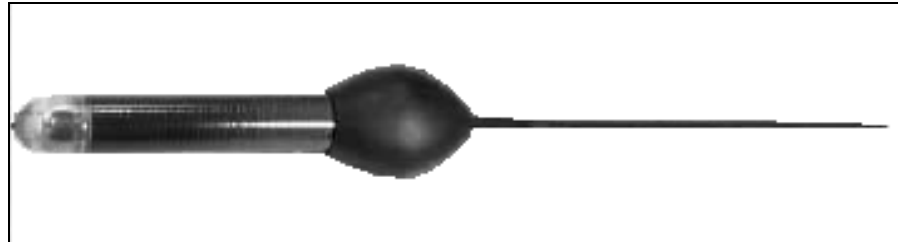


Figure 4.7 : Une marque de type pop-up avec son flotteur et l'antenne d'émission des informations récoltées pendant le marquage

4.2 Spécification des comportements: choix méthodologiques et codage par la logique floue

A l'instar de Humston *et al.* (2000), nous avons choisi de coder les comportements des espadons selon des principes simples de *kinésie*. L'hypothèse principale est que chaque individu modifie les paramètres de son trajet en fonction des stimuli du milieu. En reprenant les conclusions de Benhamou et Bovet (1991) et les règles de comportement des poissons proposées par De Angelis et Yeh (1984), on peut très simplement considérer que *les poissons diminuent leur vitesse de nage et augmentent la sinuosité de leur parcours* (ils effectuent des changements de direction plus fréquents) *lorsque les conditions du milieu leur sont favorables*. Inversement, ils auront tendance à nager plus vite et « droit devant » pour quitter une zone moins favorable.

Lors des simulations avec MUFINS, les valeurs d'*entrée* du système de contrôle de chaque animat sont les *valeurs des variables environnementales* captées par cet animat au pas de temps t . Les valeurs de *sortie* sont les *valeurs des variables de trajectométrie* (vitesse et/ou changement de direction) appliquée au mouvement de l'animat au pas de temps suivant $t+1$.

Dans le cas de notre application à l'espadon, les conditions favorables sont représentées par les valeurs des différentes variables environnementales qui influencent positivement les captures dans les résultats des GAM. Toutefois, les valeurs pour lesquelles les kinésies se mettent en œuvre et les modifications des paramètres de trajectoire (vitesse et orientation) ne sont probablement pas nettement définies à chaque instant.

Afin de prendre en compte ces incertitudes et limiter l'influence des nombreux paramètres d'entrée du modèle⁶⁰, nous avons opté pour un codage des comportements à partir des règles de *la logique floue*. Le flou concerne en effet les informations pour lesquelles les limites ne sont pas clairement définies. *La théorie des séries floues* est née de la nécessité de pouvoir manipuler de telles informations. Contrairement à la théorie classique des séries où l'on a affaire à des objets dont l'appartenance peut être clairement décrite, dans la théorie de la logique floue, l'appartenance d'un objet à une série peut être partielle, c'est à dire qu'un élément appartient à une série selon un certain niveau (probabilité) d'appartenance.

Le système de contrôle du comportement des animats a été codé entièrement selon les principes de la logique floue. On a ainsi défini les entrées du système : les niveaux d'appartenance des variables environnementales sont codés sous forme de séries floues, correspondant aux intervalles de valeurs entre lesquelles les conditions du milieu seront considérées comme plus ou moins favorables pour les animats à chaque pas de temps. Les limites sont établies à partir des points d'inflexion des courbes issues des résultats graphiques des modèles GAM présentés dans la première partie de ce travail : dans chaque intervalle ainsi défini, une règle différente sera appliquée. La définition des limites est donc importante, mais en même temps, la logique floue autorise une certaine imprécision autour de ces limites sans que le comportement général du modèle en soit *a priori* affecté. Les sorties du système de contrôle du comportement (vitesse et orientation des animats à chaque pas de temps) doivent aussi être codées sous formes de séries floues.

⁶⁰ On espère que la sensibilité du modèle aux spécifications initiales dépendra moins du choix des valeurs seuils pour les variables environnementales que de la configuration spatio-temporelle des cartes satellitaires qui les décrivent

4.2.1 Séries, variables, termes et valeurs floues

Pour coder le système de contrôle du comportement des animats, on a utilisé un paquet de programmes (« *package* ») Java spécialement dédié à la gestion d'événements modélisés par la logique floue : le « FuzzyJ Toolkit pour Java » mis au point par R.A.Orchard (2001) ⁶¹. Les concepts flous du FuzzyJ Toolkit sont représentés par des *variables floues*, des *séries floues* et des *valeurs floues*.

Dans FuzzyJToolkit, une *variable floue* définit les comportements de base utilisés pour décrire un concept flou. Elle consiste en un nom de variable (exemple : SST, gradient de SST, vitesse de déplacement...), une unité (ex : °C, km.h⁻¹), « l'univers du discours » (*Universe Of Discourse* UOF, terme dédié de la logique floue) de la variable (ensemble des valeurs pouvant être prises par la variable considérée ; ex : de 0°C à 35°C, de 0 à 9 km.h⁻¹) et une série de *termes flous* qui peuvent être utilisés pour décrire les concepts flous de cette variable. Les termes flous sont décrits par un terme tel que « très chaude » pour la température et à une *série floue* qui représente ce terme flou. Les termes flous associés aux opérateurs « et » et « ou » (respectivement intersection et union de séries floues) fournissent les bases d'une grammaire qui permet d'écrire les expressions linguistiques floues qui décrivent les concepts flous d'une manière proche du langage naturel. Ces expressions linguistiques sont codées par une *valeur floue*, qui contient un concept flou spécifique tel que «une température très chaude».

Formellement, une série floue A dans un univers de discours U est caractérisée par une fonction d'appartenance :

$$\mu_A : U \rightarrow [0,1],$$

qui associe un nombre $\mu_A(x)$ dans un intervalle $[0,1]$ à chaque élément x de U. Ce nombre représente le niveau d'appartenance de x dans la série floue A (0 signifiant que x n'est absolument pas un membre de la série, et 1 signifiant qu'il est sans aucun doute membre de la série).

Les valeurs des niveaux d'appartenance constituent une distribution de possibilité du terme flou (par exemple : eau assez chaude, chaude, très chaude...) appliqué à la *variable floue* (ici la température). Les valeurs des niveaux d'appartenance constituent une distribution de probabilité du terme « très chaude » appliqué à la variable floue « température de surface ». On peut par exemple écrire cette distribution sous la forme:

$$\mu_{\text{très chaude}}(28) = 0, \mu_{\text{très chaude}}(28.5) = 0.5, \mu_{\text{très chaude}}(29) = 1$$

La Figure 4.8 illustre les niveaux d'appartenance (et leur représentation graphique) du terme « très chaude » de la variable floue «température de surface».

⁶¹ package disponible gratuitement sur le site de l'Institute for Information Technology du Canada : http://www.iit.nrc.ca/IR_public/fuzzy/fuzzyJToolkit.html

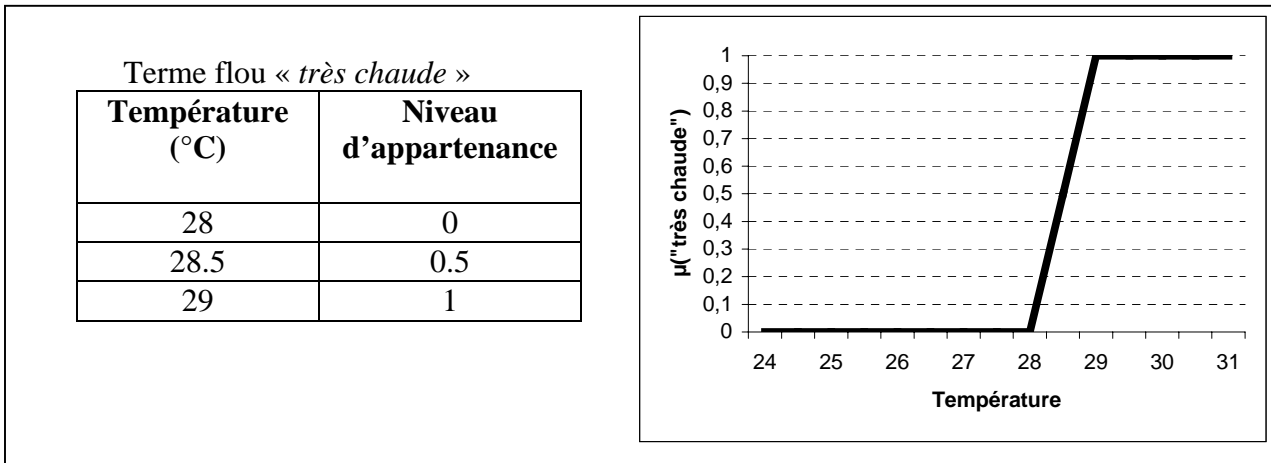


Figure 4.8 : Niveaux d'appartenance et leur représentation graphique pour le terme flou « très chaude » associé à la variable floue « température de surface »

L'exemple suivant montre le code Java utilisé par FuzzyJ Toolkit pour définir une variable floue « SST », et des termes « assez chaude » et « très chaude » :

```
FuzzyVariable SST = new FuzzyVariable("SST", 0, 35, "°C");
age.addTerm("assez chaude", new ZFuzzySet(25, 26));
age.addTerm("très chaude", new SFuzzySet(28, 29));
// definition d'une valeur floue pour le concept de "température très chaude"
FuzzyValue tempTrèsChaude = new FuzzyValue(SST, "très chaude");
```

Une variable « SST » est donc créée (classe `FuzzyVariable`), qui fournit les bases pour construire les concepts flous liés à la température de surface. L'univers du discours de cette variable est compris entre 0 et 35°C , et deux termes linguistiques « assez chaude » et « très chaude » ont été définis, dont nous pouvons nous servir pour représenter les concepts liés à la température. Les termes sont définis au moyen de séries floues (classe `FuzzySet` et ses classes héritées). Dans le cas du terme « très chaude », la classe utilisée est une classe héritée, `SFuzzySet`, qui définit une série floue en forme de S, comme à la Figure 4.8.

Une fois les variables et termes flous définis, on peut créer des valeurs floues (classe `FuzzyValue`). Au sein du FuzzyJ Toolkit, une valeur floue est créée en spécifiant la variable floue et une expression linguistique. Une *valeur floue* n'est pas fondamentalement différente d'une série floue, mais elle est associée à une variable floue et ne peut être manipulée qu'avec d'autres valeurs floues partageant cette même variable. Dans l'exemple précédent sur la température, la valeur floue `tempTrèsChaude` est ainsi définie par rapport à la variable « SST ». Elle permet de définir une valeur particulière de la variable.

4.2.2 Principes de déclenchement des règles selon la logique floue : le système d'inférence

Avec FuzzyJ Toolkit, les variables afférentes et efférentes du système de contrôle doivent être décrites par des variables et des termes flous associés à cette variable. La spécification des termes flous associés aux variables environnementales afférentes et aux variables de trajectométrie efférentes est décrite dans les paragraphes suivants. Pour faciliter la compréhension du processus de déclenchement des règles de comportement selon la logique floue, on décrit d'abord ci-après les principes du système d'inférence.

Une règle de comportement est définie comme suit :

Si A_1 et
 A_2 et
 ...
 A_n
Alors C_1 et
 C_2 et
 ...
 C_m

Où les A_i sont les *antécédents* du *côté gauche* de la règle, et les C_j sont les *conclusions*, du *côté droit* de la règle. Avec ce formalisme⁶², si tous les antécédents (conditions) du côté gauche de la règle sont vraies, alors la règle va se déclencher et les conclusions seront affirmées. Dans le package FuzzyJToolkit, les antécédents et conclusions des règles floues sont *toujours* des valeurs floues (une variable et un terme flou associé) et il est nécessaire de passer par une séquence d'événements dans l'exécution des règles floues.

Les étapes successives du processus de décision (voir aussi la Figure 4.9) consistent à :

1. collecter les entrées du système (valeurs des variables environnementales captées par les animats au temps t);
2. mettre les entrées sous forme « floue » (« fuzzyfication »);
Les valeurs d'entrée sont en effet constituées de valeurs réelles précises (ex : 28.4°C pour la SST) et doivent être transformées en valeurs floues : elles sont « fuzzifiées », c'est à dire « floutées ». Cela correspond à la représentation du degré d'incertitude dans la mesure des valeurs d'entrée (incertitude qui dépend de chaque variable), mais surtout il est nécessaire de représenter les valeurs d'entrée sous formes de séries floues afin de les confronter aux séries floues des antécédents de la règle utilisée.
3. appliquer les entrées à toutes les règles du système, en exécutant les règles les unes après les autres et en appliquant une accumulation globale des sorties (c'est le cœur du processus, appelé *moteur d'inférence*);
4. remettre les sorties « floues » sous forme de valeurs réelles précises (« défuzzification »);
5. appliquer les sorties « nettes » (*i.e.* précises, par opposition à « floues ») au système;

⁶² qui correspond très bien au concept de contrôle du comportement défini au chapitre précédent

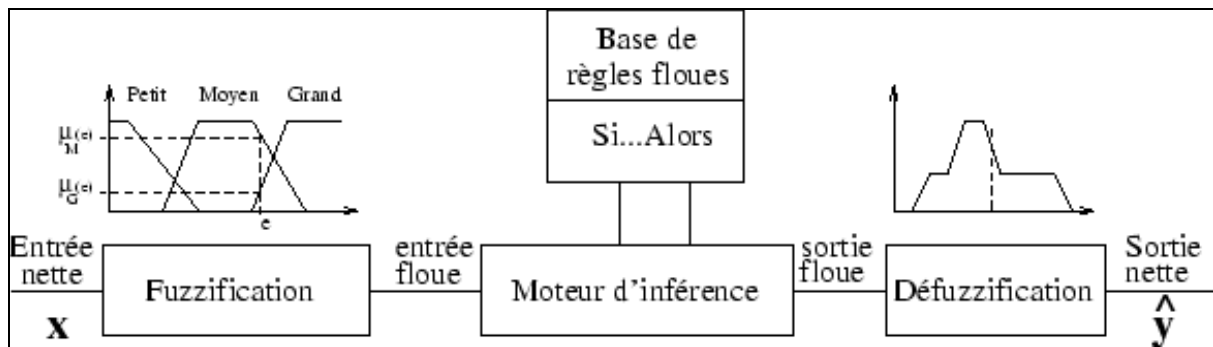


Figure 4.9 : Schéma d'un système d'inférence floue, avec X les entrées et \hat{y} la sortie nette défuzzifiée (source : INRA)

Précisions de terminologie dans FuzzyJ Toolkit:

- on appelle respectivement « entrées » et « sorties » les valeurs floues qui sont introduites dans le système d'inférence (valeurs des variables environnementales perçues par les animats après « fuzzification ») et récupérées du système d'inférence (valeurs des variables de trajectométrie des animats avant « défuzzification »);
- on appelle respectivement « antécédents » et « conclusions » les valeurs floues auxquelles sont confrontées les entrées et à partir desquelles sont calculées les sorties; les règles de déclenchement sont définies pour ces antécédents et appliquées à ces conclusions.

« **Fuzzification** »

La « fuzzification » des valeurs nettes d'entrée a été réalisée de manière très simple dans MUFINS. Pour chaque variable environnementale, on appelle « précision » la valeur qui caractérise le degré d'incertitude dans la mesure de cette variable. Ainsi, pour la SST, la précision a été fixée arbitrairement à 0.1°C. La valeur d'entrée floue obtenue après « fuzzification » de la valeur d'entrée nette 28.4°C se définit alors par la série floue suivante :

$$\mu(28.3) = 0, \mu(28.4) = 1, \mu(28.5) = 0$$

La Figure 4.10 illustre ce processus de « fuzzification ».

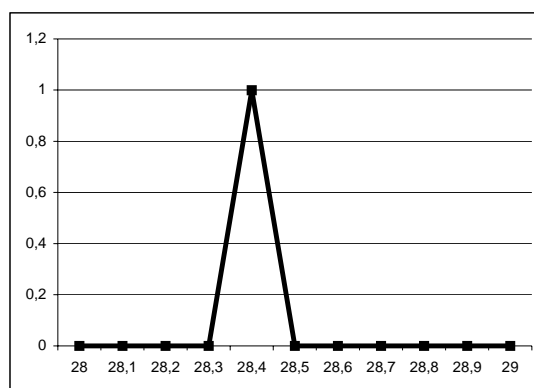


Figure 4.10 : Représentation de la valeur floue de SST obtenue par « fuzzification » de la valeur nette de SST 28.4°C (précision : 0.1°C ; en abscisse les valeurs de SST, en ordonnée les niveaux d'appartenance μ)

L'exécution des règles de décision « floues » est effectuée par un algorithme d'inférence, tel que l'opérateur classiquement utilisé appelé « opérateur de Mamdani » ou « opérateur d'inférence avec opérateur Max-Min » : cet opérateur génère une valeur de sortie floue qui *est la valeur floue de conclusion tronquée au niveau de la valeur maximale de l'intersection entre les valeurs floues de l'antécédent et de l'entrée*. Cette sortie floue correspond ainsi à la règle définie mais intègre la précision/l'incertitude liée à de la valeur nette d'entrée.

L'exemple suivant illustre cet opérateur. La règle de décision est :

si la température est très chaude (antécédent) **alors** diminuer la vitesse au maximum (conclusion)
avec la valeur d'entrée la température est 28.4°C

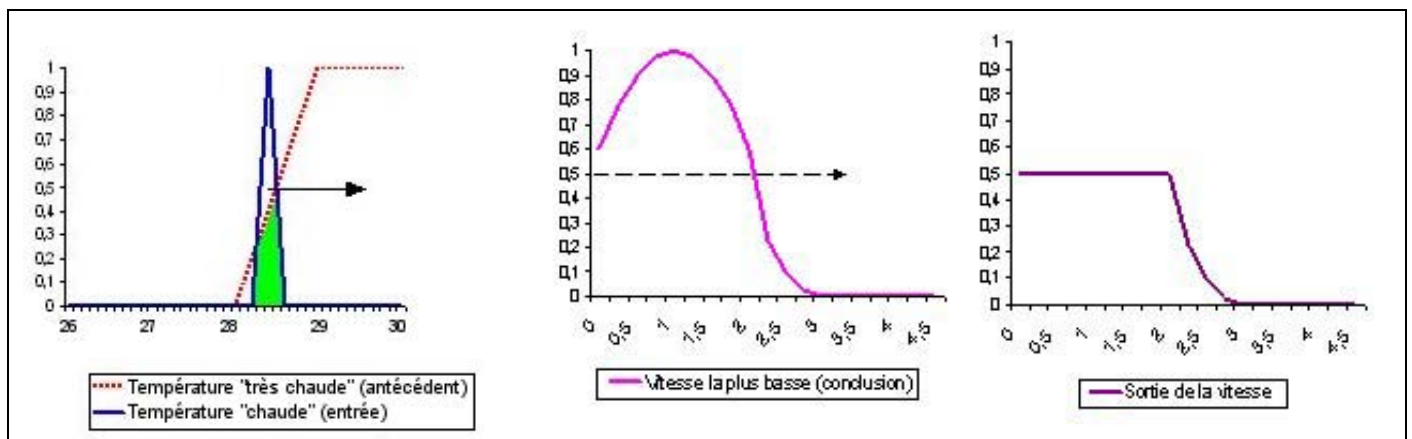


Figure 4.11 : Principe du déclenchement des règles de décision avec le FuzzyJ Toolkit et l'opérateur de Mamdani (règle : si la température est très chaude alors baisser la vitesse à fond, avec la valeur nette d'entrée 28.4°C ; en abscisse : valeurs de SST en °C et vitesses en km.h⁻¹, en ordonnées : probabilités d'appartenance de 0 à 1)

Lorsque plusieurs règles sont spécifiées et déclenchées en même temps, l'opérateur de Mamdani effectue la combinaison globale des sorties des deux règles. Si les règles sont :

si la température est très chaude **alors** baisser la vitesse au maximum
si la température est assez chaude **alors** augmenter la vitesse au maximum
avec la valeur d'entrée la température est chaude

Les sorties de chaque règle sont combinées en utilisant l'union floue des sorties. La Figure 4.12 illustre ce processus, et montre aussi la valeur de sortie réelle précise dans le cas où celle-ci est « défuzzifiée ».

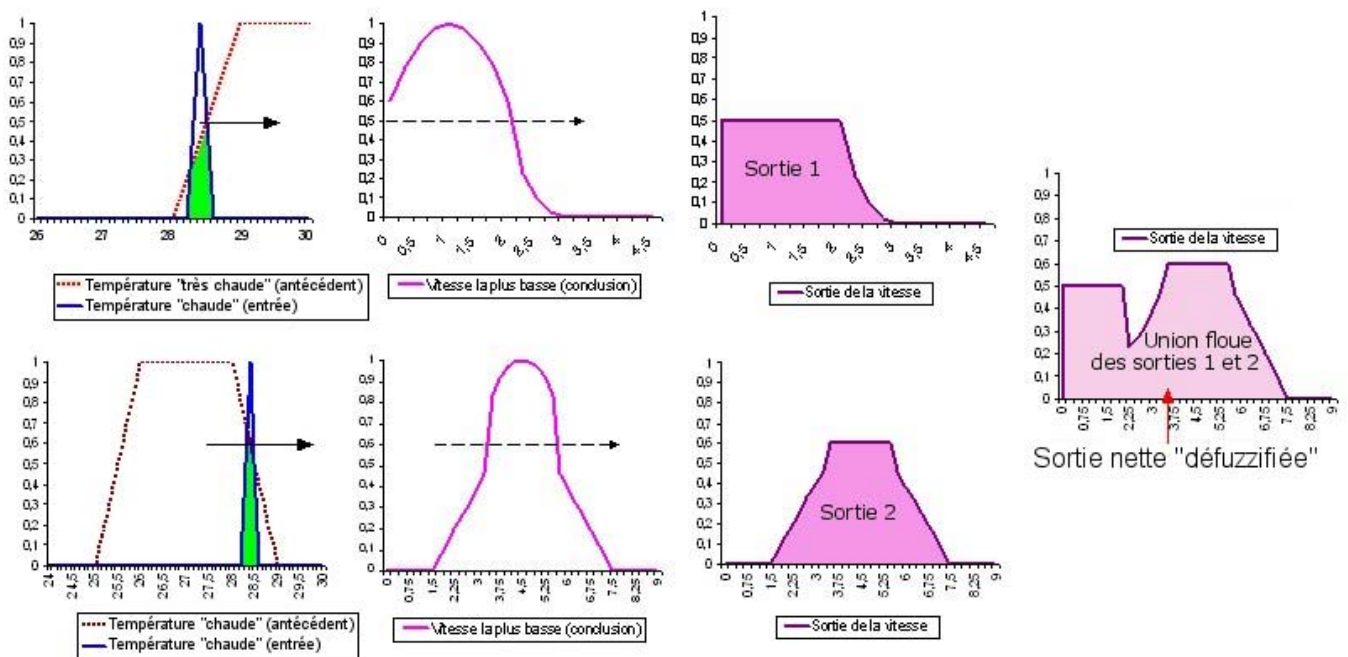


Figure 4.12 : Principe du déclenchement des règles de décision avec le FuzzyJ Toolkit et l'opérateur de Mamdani (2 règles : si la température est très chaude alors baisser la vitesse au maximum, et si la température est chaude alors augmenter la vitesse, avec la valeur d'entrée ; abscisses et ordonnées : mêmes remarques qu'à la figure précédente)

« Défuzzification »

La « défuzzification » des sorties s'effectue aussi selon des algorithmes prédéfinis. Nous avons choisi d'utiliser l'algorithme le plus classique qui favorise l'interpolation entre les différentes sorties unifiées. Il fonctionne par pondération des aires : son principe est de calculer le premier moment (selon l'axe des y) de l'aire définie par la série floue de sortie. La série est partitionnée verticalement à chaque point remarquable de la série. La série est ainsi divisée en un ensemble résultant de rectangles, triangles et trapèzes (la Figure 4.13 illustre le partitionnement de la sortie unifiée issue de l'exemple précédent).

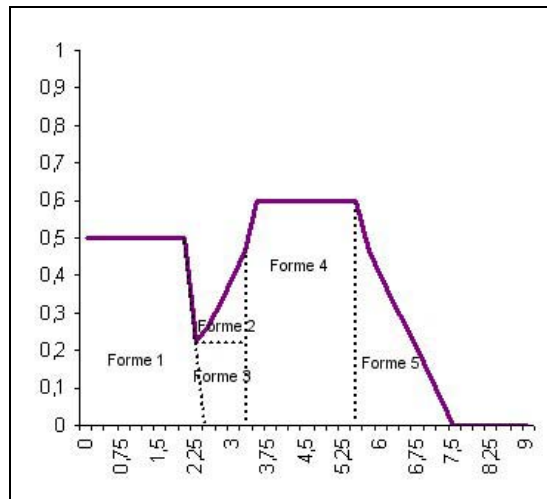


Figure 4.13 : Les 5 subdivisions (en formes de trapèzes, triangles et rectangles) issues du partitionnement de la sortie floue unifiée présentée dans l'exemple précédent

L'ordonnée du centre de gravité (moment) de l'aire de chaque subdivision est calculée en utilisant la formule appropriée pour chaque type de forme. Le premier moment de l'ensemble, correspondant à la sortie nette défuzzifiée, est alors égal à la formule suivante (dans notre exemple, n=5) :

$$\frac{\sum_{i=1}^n (\text{moment}_i \times \text{aire}_i)}{\sum_{i=1}^n \text{aire}_i}$$

Les valeurs obtenues sont des valeurs nettes que l'on peut appliquer directement aux variables du modèle de comportement spécifié (ici la vitesse de déplacement horaire). Ce principe de « défuzzification » produit des valeurs nettes égales au barycentre de l'union des séries de sorties. Les valeurs de sorties nettes dépendront donc grandement de la définition des niveaux d'appartenance des variables floues de sortie : elles seront souvent très proches de la valeur correspondante à la plus forte probabilité d'appartenance de chaque série définie pour la variable de sortie. Les comportements auront ainsi des caractéristiques très semblables malgré une grande variété de stimuli possibles, ce qui facilitera les interprétations en limitant d'autant la variabilité des résultats.

Les variables conclusion des comportements étant la vitesse et l'orientation des animats, on définit deux types de comportements selon que ce soit l'une ou l'autre de ces deux variables qui sera modifiée par le système de contrôle : orthokinésie pour la vitesse et klinokinésie pour la direction. Avant de décrire ces variables de conclusion, nous présentons les variables « antécédentes » environnementales.

4.2.3 Spécification des termes flous des variables antécédentes environnementales

On a sélectionné les variables les plus significatives issues des GAM et pour lesquelles les hypothèses écologiques les plus pertinentes pouvaient être formulées (Tableau 2.6) : SST, SLA, courant géostrophique nord-sud, bathymétrie, gradients de SST, de SLA et de courant géostrophique est-ouest. Les valeurs floues ont été caractérisées par trois termes, à savoir faible (« Low »), moyen (« Med ») et/ou fort (« Hig »), selon l'effet observé sur les captures dans les GAM afin de faciliter la compréhension des règles de comportement.

Les niveaux d'appartenance ont été établis selon des séries floues de formes identiques (ZfuzzySet, TrapezoidFuzzySet et SfuzzySet) avec des valeurs intermédiaires entre chaque niveau de probabilité égale à 0.5 (Figure 4.15).

Selon les variables, deux ou trois termes ont été utilisés. Si on observe la forme des courbes des GAM pour la SST et la SLA par exemple, on se rend compte que, l'effet positif sur les captures des valeurs les plus favorables de SLA (Figure 1.42, p. 64) est moins nettement marqué que celui des valeurs les plus favorables de SST (Figure 1.46, p. 66). Afin de tenir compte de ces différences, on a introduit les termes « Low » et « Hig » pour la SST, alors que pour la SLA on a défini les termes « Low » et « Med ».

Ces choix sont très facilement modifiables à partir des fichiers de configuration de MUFINS (FuzzyVariables.csv : cf. § 3.2.6.1, p.138). Le fichier de spécification des variables environnementales se présente sous la forme présentée à la Figure 4.14. Pour chaque variable environnementale, doivent être indiquées :

- l'unité (pour la SST : degC) ;
- la précision de la valeur d'entrée avant « fuzzification »⁶³ (pour la SST : 0.01) ;
- les valeurs extrêmes de l'univers du discours (pour la SST : de 0 à 40°C) ;
- les limites remarquables et les noms des séries floues (pour la SST : Hig avant 26°C, Low entre 27 et 28°C, Hig au delà de 29°C).

```
Parameter;Unit;Prec;Min;Max;L1;V1;V2;L2;V3;V4;L3
SST;degC;0.01;0;40;Hig;26;27;Low;28;29;Hig
SLA (Reunion);cm;1;-100;100;Med;-10;0;Low;7;17;Med
CGV;cm.s-1;1;-100;100;Low;-15;-5;Hig;15;25;Low
BathySandwell;m;50;-7000;0;Med;-4800;-4400;Low;-3400;-3000;Hig
GradientSST;degC;0.01;-10;1000;Low;0.75;1.25;Hig;4.5;5;Med
GradientSLA (Reunion);cm;1;-10;100;Low;10;20;Med;30;40;Hig
GradientCGU;cm.s-1;1;-10;1000;Low;25;55;Hig;115;145;Low
```

Figure 4.14 : Fichier de spécification des variables floues associées aux variables environnementales

⁶³ le principe en est expliqué au paragraphe suivant

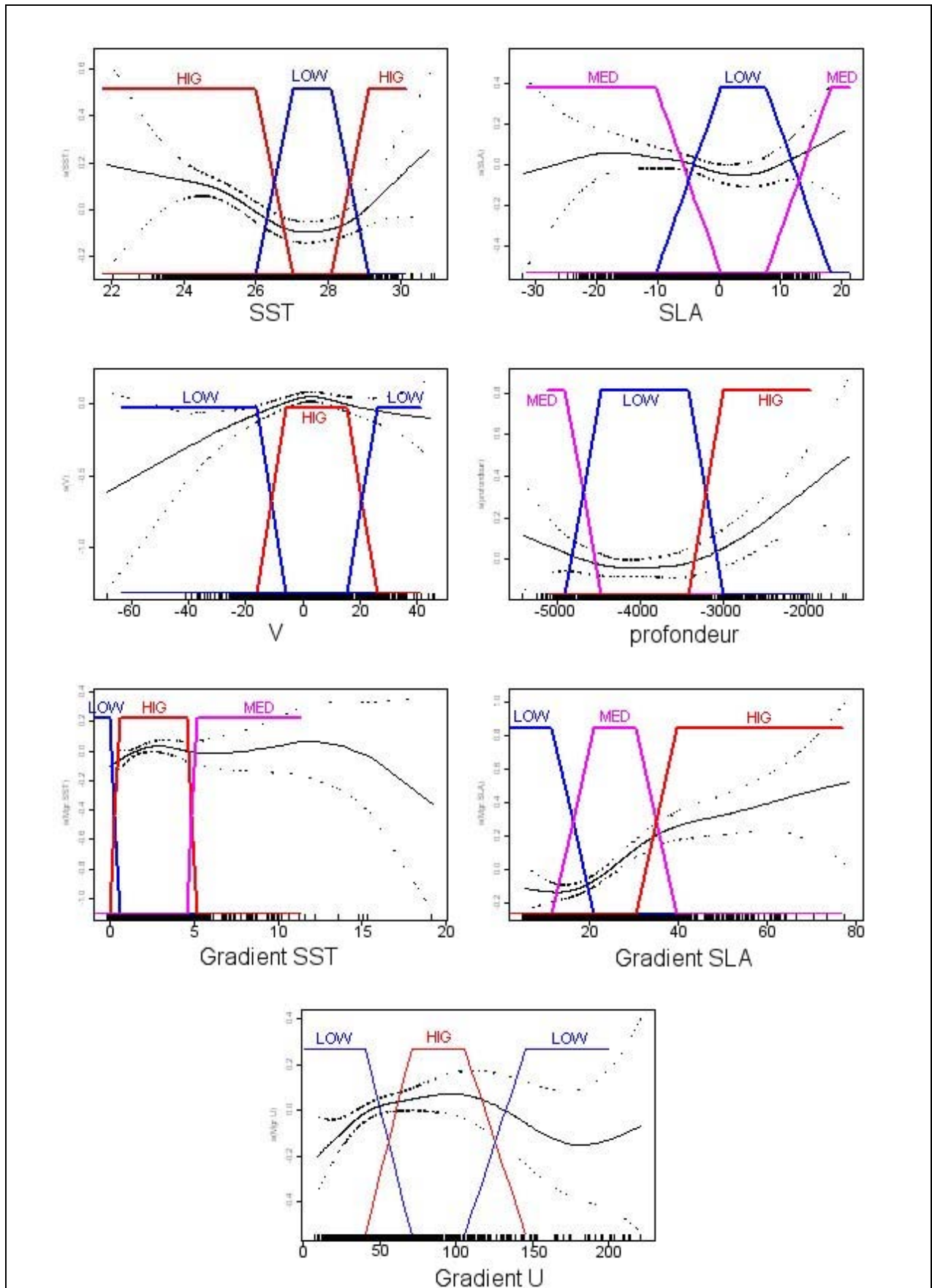


Figure 4.15 : Les niveaux d'appartenance des termes flous associés aux variables antécédentes environnementales

4.2.4 Spécification des valeurs floues associées aux variables conclusion de trajectométrie

Les variables conclusion de trajectométrie (vitesse et variations de direction) sont modifiées par le système de contrôle du comportement, selon que le comportement soit de type orthokinétique ou klinokinétique.

4.2.4.1 Vitesse (orthokinésie)

Les vitesses de déplacements des animats ont été spécifiées à partir de la distribution des vitesses horaires observées par Carey et Robison (1981) et Carey (1990). De la même manière que pour les variables environnementales, la vitesse doit être représentée sous forme de termes flous et niveaux d'appartenance associés. Quatre termes ont été définis, dont les noms (Low, Med, Hig et VLow) ne correspondent pas aux valeurs de vitesse mais au contraire, à l'attraction supposée du poisson pour la zone considérée (vitesse faible = attraction forte) (Figure 4.16) :

1. Hig : vitesse faible, correspondant à une phase d'alimentation et de faible activité de nage liée à la satisfaction de besoins physiologiques (variable floue centrée sur 1 km/h) ;
2. Med : vitesse moyenne, correspondant à une phase de recherche de nourriture dans une zone plutôt favorable (centrée sur 3 km/h) ;
3. Low : vitesse élevée, correspondant à une phase active de déplacement vers une zone plus favorable, notamment au sein de courants marins (vitesse centrée sur 6 km/h) ;
4. VLow : vitesse très élevée, correspondant à une phase de migration (centrée sur 9 km/h), beaucoup plus rarement atteinte (seules quelques règles de déclenchement permettent de déclencher cette conclusion ; cf. § 4.2.5, p. 165).

La distribution des séries floues des 4 termes a été établie de manière relativement arbitraire : il s'agit de distributions centrées sur les valeurs remarquables des vitesses observées, avec un étalement identique pour chaque série, sans forcément de recoupement.

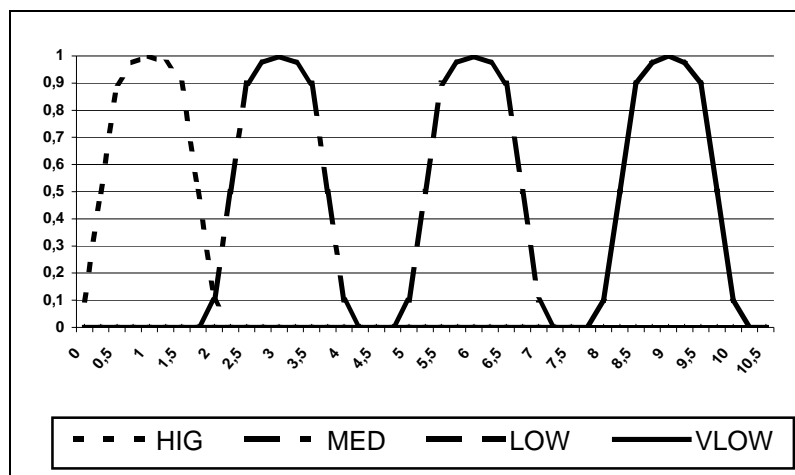


Figure 4.16 : Les niveaux d'appartenance des termes flous associés à la vitesse (abscisses : vitesse en km.h⁻¹, ordonnées : niveau d'appartenance)

4.2.4.2 Changements de direction (klinokinesie)

Les changements de direction des animats sont définies par rapport au déplacement immédiatement précédent : une valeur de -10° correspond à une faible ré-orientation de sa nage vers la droite, une valeur de 90° correspond à un quart de tour vers la gauche. L'univers du discours de la variable s'étend donc en théorie de -180° à $+180^\circ$ mais par le principe même de défuzzification par pondération des aires, il est nécessaire de proposer des niveaux d'appartenance de la variable conclusion dont la distribution ne soit pas symétrique centrée sur 0, à moins de produire des sorties nettes défuzzifiées systématiquement égales à cette 0... Pour tenir compte des changements de direction vers la droite ou vers la gauche, un facteur multiplicatif aléatoirement égal à 1 ou -1 a été appliqué à la sortie défuzzifiée. On a ainsi distingué 3 niveaux, dont les noms suivent la même terminologie que pour les vitesses (Figure 4.17) :

1. **Hig** : brusque changement de direction, correspondant à une forte sinuosité de parcours dans une zone plutôt favorable, avec retours successifs autour d'un point focal (centré sur 180°) ;
2. **Med** : changements de direction correspondant à une recherche active de nourriture ou de conditions favorables (centré sur 90°) ;
3. **Low** : faibles changements de direction, l'animal a tendance à se nager en ligne droite lors de déplacements orientés de type migratoire (centré sur 0°).

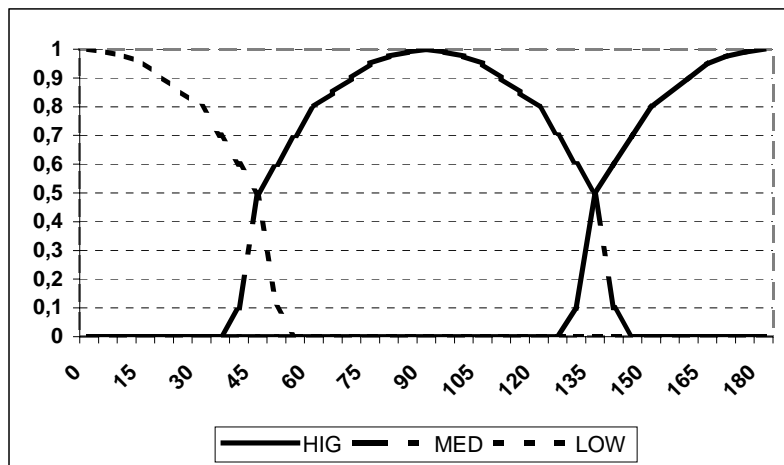


Figure 4.17 : Les niveaux d'appartenance des valeurs floues associées aux changements de direction (abscisses : variation de direction en degrés, ordonnées : niveau d'appartenance)

Dans le cas de la klinokinésie, la vitesse des animats est fixée à 3 km.h^{-1} , ce qui correspond à la vitesse moyenne de déplacement d'un espadon d'après les observations de Carey et Robison (1981) et Carey (1990).

4.2.5 La base des règles de comportement

Les règles de comportement ont été codées selon des principes les plus simples possibles. Le principe général est que **la conclusion est « proportionnelle » aux antécédents**. Pour un seul antécédent, les règles sont évidentes (Tableau 4.2). Pour plusieurs antécédents, on établit des « moyennes » (ex : Low et Hig donnent Med) ou on privilégie les niveaux les plus extrêmes (ex : Low et Med donnent Low et non Med ; Med et Hig donnent Hig, et non Med). Dans tous les cas, il est considéré que les influences respectives de tous les paramètres sont strictement égales.

Les règles de comportement sont codées selon le nombre de valeurs captées par l'animat et les variables environnementales spécifiées comme kinétiques dans le fichier de configuration de MUFINS. Les tableaux suivants illustrent les règles de comportement.

Antécédent	Sortie
Low	Low
Med	Med
Hig	Hig

Tableau 4.2 : Kinésie à 1 antécédent

Antécédent 1	Antécédent 2	Sortie
Low	Low	Low/VLow
Med	Med	Med
Hig	Hig	Hig
Low	Med	Low
Low	Hig	Med
Med	Low	Low
Med	Hig	Hig
Hig	Low	Med
Hig	Med	Hig

Tableau 4.3 : Kinésie à 2 antécédents

Antécédent 1	Antécédent 2	Antécédent 3	Sortie
Low	Low	Med	Low
Low	Med	Low	Low
Med	Low	Low	Low
Low	Low	Hig	Low
Low	Hig	Low	Low
Hig	Low	Low	Low
Med	Med	Low	Med
Med	Low	Med	Med
Low	Med	Med	Med
Med	Med	Hig	Med
Med	Hig	Med	Med
Hig	Med	Med	Med
Hig	Hig	Low	Hig
Hig	Low	Hig	Hig
Low	Hig	Hig	Hig
Hig	Hig	Med	Hig
Hig	Med	Hig	Hig
Med	Hig	Hig	Hig
Hig	Med	Low	Med
Hig	Low	Med	Med
Med	Hig	Low	Med
Low	Hig	Med	Med
Low	Med	Hig	Med
Med	Low	Hig	Med
Hig	Hig	Hig	Hig
Med	Med	Med	Med
Low	Low	Low	Low/VLow

Tableau 4.4 : Règle de décision de la kinésie à 3 antécédents

Dans le cas de l'orthokinésie, ces règles sont appliquées à la vitesse de déplacement des animats. Dans le cas de la klinokinésie, elles sont appliquées aux changements de direction. On a aussi introduit un type de comportement mixte appelé orthoklinokinésie, qui combine ces règles de déclenchement à la fois sur la vitesse et les changements de direction.

4.3 Quelques simulations avec MUFINS

Les quelques simulations dont les résultats sont synthétisés ici sont essentiellement à but illustratif.

4.3.1 Hypothèses comportementales et spécification des simulations

L'utilisation de MUFINS implique de spécifier un grand nombre de paramètres, que l'on peut regrouper en cinq catégories principales :

- La spécification des comportements (ici codés selon les principes de la logique floue);
- Le choix des types de comportements mis en œuvre par les animats (parmi ceux codés);
- Les combinaisons de variables environnementales introduites ;
- Les zones et périodes de simulation ;
- La distribution initiale des animats.

Le choix du codage des comportements par la logique floue, que nous pouvons considérer comme une approche robuste du système de contrôle des comportements, nous permet de focaliser les analyses sur les grandes questions posées par les hypothèses issues de nos précédentes analyses. Toute la spécification des comportements (y compris les bases de règles de comportement) est basée sur ces hypothèses et sur les choix posés concernant le système de contrôle des comportements : elle sera conservée pour toutes nos simulations.

Concernant le choix des types de comportement, il nous a semblé important de tester séparément les deux types de kinésies : *orthokinésie* et *klinokinésie*. On a de plus défini un type mixte, appelé *orthoklinokinésie*, qui combine les effets des deux précédentes, à savoir une modification à la fois de la vitesse et de la fréquence de changements de direction des animats à chaque pas de temps de simulation. Ce type de comportement est censé apporter plus de réalisme aux déplacements des animats.

Deux grands types de simulations ont été explorés, selon que l'on considère que la motivation des déplacements se définit sous contrainte génésique (reproduction) ou trophique (alimentation ; voir les hypothèses exposées au chapitre précédent). Les variables environnementales sélectionnées par les modèles statistiques ont été explorées. On a choisit de les tester seules ou en les associant par deux ou trois, selon leur pertinence écologique présumée: SST seule pour simuler des déplacements à grande échelle, profondeur pour simuler les pêcheries topographiques, gradients (SST, SLA...) pour les pêcheries de convergence...L'intérêt d'associer un petit nombre de variables est aussi de faciliter l'interprétation écologique des simulations.

Parmi les facteurs limitant le choix des périodes de simulations figure dans un premier temps la disponibilité des cartes satellitales et dans un deuxième temps, leur qualité...Certaines cartes satellitales (notamment celles de SST) présentent en effet de nombreux artefacts, ce qui est rédhibitoire pour la simulation de comportements individuels basés sur cette information satellitale...Du fait de la répartition très irrégulière de ces cartes de « qualité médiocre»⁶⁴ (Figure 4.18), seules des périodes relativement courtes ont pu être conservées.

⁶⁴ l'estimation de la qualité des cartes est très subjective, basée essentiellement sur la présence de structures océanographiques remarquables et l'absence d'artefacts ou de plages de données incomplètes (nuages pour la SST notamment) ; les prochains algorithmes de calcul de SST devraient permettre de corriger ces problèmes.

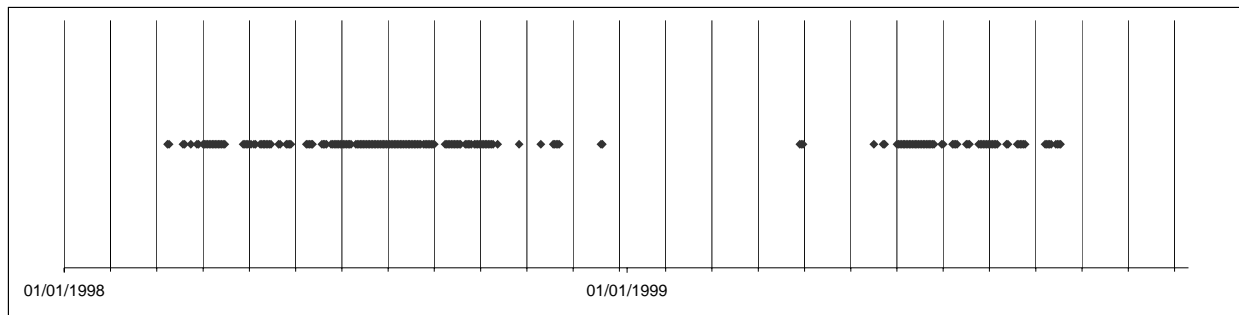


Figure 4.18 : Représentation des périodes de cartes satellitaires de SST de qualité suffisamment correcte pour être utilisées dans les simulations

Afin de tester notre hypothèse de déplacement des individus des zones équatoriales aux zones tropicales au moment de la saison de reproduction, basée sur la progression des champs thermiques de surface (variable SST), il a tout de même fallu sélectionner une période suffisamment longue pour pouvoir simuler des déplacements à échelle océanique. Nous avons ainsi sélectionné une plage temporelle de 93 jours, du 30 octobre 1998 au 30 janvier 1999, correspondant au début de l'été austral. Durant cette période, les températures moyennes de la zone seychelloise évoluent de 27.8°C à 28.2°C, tandis que celles de la zone Réunion évoluent de 26.1°C à 28.2°C. L'évolution des champs thermiques de surface n'est toutefois pas régulière et la qualité des cartes n'est pas non plus idéale...

Le choix du nombre d'agents à introduire dans une simulation est crucial dans les modèles multi-agents (Scheffer *et al.* 1995). L'utilisateur du modèle est partagé entre sa volonté de mettre en œuvre un grand nombre d'agents (le principe même d'un modèle multi-agents) et les limites imposées par les capacités informatiques et le temps disponible. Il est en général nécessaire d'établir un compromis qui permette d'aborder les questions soulevées par le modèle sans être soumis à la durée des simulations pour en exploiter les résultats de façon opérationnelle. Ici, ce compromis a été établi en tenant compte de la distribution initiale des animats et des objectifs de simulation. En effet, il est important que toute la zone étudiée puisse être explorée par les agents, sans privilégier une sous-zone en particulier au début de la simulation (c'est l'éventuelle tendance à « privilégier » certaines sous-zones par rapport à d'autres qui est justement l'objet de l'étude par les simulations). Le choix d'une distribution initiale régulière permet que toute la surface de la zone soit également couverte. La zone des Seychelles a été définie entre les longitudes 50°E et 57°E, et entre les latitudes 8.5°S et 3.5°S, soit une surface de plus de 430000 km². Cinq cents animats y ont été distribués de manière régulière, correspondant à une densité initiale de 0.001 animat par km². Chaque animat est situé à une distance moyenne de 16.5 km de ses plus proches voisins, ce qui correspond à une surface d'exploration individuelle de 860 km². Cette distance constitue une distance bien inférieure aux distances moyennes qu'un espadon est capable d'effectuer en une journée. Cette distribution régulière est évidemment extrêmement peu vraisemblable. Néanmoins, elle ne doit pas être considérée comme une hypothèse écologique sur la répartition de l'espadon mais comme une condition pragmatique pour que les agents aient accès aux informations environnementales. Après quelques pas de simulations, ces conditions initiales ne sont plus observables (l'évolution de « l'indice d'agrégation » proposé ultérieurement permettra de le confirmer) car les déplacements des agents les amènent à se distribuer dans l'environnement. On considère que cet effet de « stabilisation » des comportements des animats peut mettre plusieurs jours à intervenir, le temps que les surfaces explorées individuellement se recoupent les unes les autres.

Pour les simulations à méso-échelle, nous proposons de présenter les simulations de comportements codés par orthoklinokinésie, en permettant la modification simultanée des deux paramètres de trajectométrie, vitesse et changements de direction. Nous avons testé des combinaisons de variables environnementales sélectionnées par le modèle n°9 (cf. §.1.4.4.2, p.52; Tableau 4.5).

Echelle	Combinaisons de variables
Echelle océanique (déplacements à contrainte génésique) 93 jours	1) SST
Méso-échelle (déplacements à contrainte trophique) 14 jours	1) courants géostrophiques nord-sud (CGV) 2) SLA 3) gradients de SST 4) gradients de SLA 5) gradients de courants est-ouest (CGU) 6) gradients de SST et de SLA 7) gradients de SST et SLA 8) gradients de SST et de courants est-ouest (CGU) 9) gradients de SLA et de courants est-ouest (CGU) 10) gradients de SST, de SLA et de courants est-ouest (CGU) 11) profondeur 12) profondeur et courants nord-sud (V) 13) profondeur et gradients de SST 14) profondeur et gradients de SLA 15) profondeur et SST 16) profondeur et SLA

Tableau 4.5 : Combinaisons de variables introduites dans les simulations

Les simulations à méso-échelle ont été testées afin d'éprouver l'influence des déplacements des animats sur l'évolution de leur distribution à l'échelle de quelques jours. L'objectif de ces simulations est de comparer l'influence des différentes combinaisons de variables environnementales sur les captures virtuelles des agents « lignes de pêche ». Pour cela, nous avons sélectionné une période de 14 jours (printemps 1999, du 29 septembre au 10 octobre) pendant laquelle l'effort de pêche était bien concentré dans la zone Réunion. Cette période est caractérisée par une bonne disponibilité des cartes satellitaires de bonne qualité. Les filages étant situés autour de La Réunion, on a initié les positions de 500 animats⁶⁵ selon une distribution régulière entre 51°E et 57°E, et entre 19°S et 24°S. La surface totale couverte par les animats est de 344536 km², ce qui correspond à une densité moyenne de l'ordre de 10⁻³ animats.km². La surface d'exploration individuelle est initialement de 689 km², soit un « rayon d'exploration » de 14 km par animat. Pendant la période, 651 espadons ont été capturés par 66 filages (dont 35 renseignés pour les captures corrigées, indépendantes des effets de l'effort de pêche), situés sur une surface totale de 134000 km² : ceci correspond à une densité moyenne des captures de l'ordre de 5.10⁻³, soit tout de même près de cinq fois la distribution initiale des animats. Le filage avec le maximum de captures (28 espadons), d'une longueur de 44 km, indique même une abondance locale moyenne d'environ un espadon tous les deux kilomètres à peine. Afin d'affiner encore les diagnostics à méso-échelle, on proposera des modifications de ce protocole de simulation en cours d'utilisation du modèle.

⁶⁵ Choix encore imposé par le temps de simulation informatique...

4.3.2 Paramètres de suivi et éléments de validation des simulations

Les simulations peuvent être décrites par tout un ensemble de paramètres et nous présentons ici quelques calculs qui nous ont semblé les plus synthétiques et représentatifs des éléments que nous voulons aborder en discussion.

On a ainsi d'abord représenté la forme des trajectoires individuelles des animats. La sinuosité du parcours est présentée comme un paramètre clé dans la compréhension des mécanismes comportementaux d'orientation et d'utilisation du milieu. A la suite de Benhamou et Bovet (1991), un indice de sinuosité a été défini pour caractériser les trajectoires individuelles. Il est calculé comme le nombre de changements de direction par unité de temps, selon la formule :

$$S = \frac{\sigma}{\sqrt{P}}$$

S : indice de sinuosité

σ : écart-type des changements de direction (en degrés)

P : longueur du déplacement (en km)

La valeur de cet indice dépend du pas de déplacement choisi (on a généralement choisi des déplacements d'une journée et calculé la valeur de l'indice pour des périodes glissantes). Pour chaque simulation, on a aussi représenté la distribution des distances finales parcourues (distance entre le point de départ et celui d'arrivée), ainsi que celle des longueurs de parcours des animats (somme des distances parcourues à chaque pas de temps) et d'un indice d'élongation de parcours, égal au rapport de ces deux précédentes distances. Enfin, la distribution des valeurs de paramètres captées par les animats et celle des paramètres de trajectométrie (vitesses, variations d'angle) renseignent sur l'évolution des comportements au cours du temps.

La distribution des animats évolue bien sûr au cours des simulations. Pour caractériser le type de distribution, un indice d'agrégation des animats a été calculé à chaque pas de temps (Encadré 11). L'évolution de cet indice synthétique au cours des simulations renseigne sur les mouvements généraux des animats les uns par rapport aux autres. Même pour des valeurs positives de cet indice (animats agrégés), les variations sont imputables à des phénomènes d'agrégation/désagrégation et permettent de discuter des concentrations très locales apparaissant pendant certaines périodes et à certains endroits.

Encadré 11 : Analyse de l'agrégation des animats

Les positions des animats définissent une information spatiale, sans qu'aucune valeur de données ne leur soit forcément associée. Elles définissent ainsi un *processus spatial ponctuel* (*spatial point pattern*), c'est à dire une collection d'individus ponctuels répartis dans une région définie de l'espace topologique. La densité des points peut être homogène sur toute la surface étudiée ou plus irrégulièrement répartie (Figure 4.19).

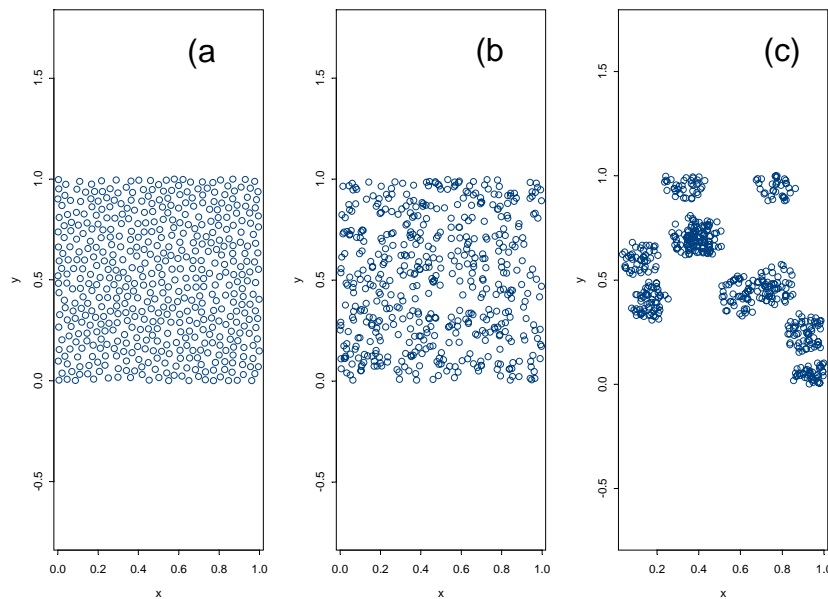


Figure 4.19: Exemple de trois types de distributions spatiales a) « homogène », b) « irrégulière » et c) « très irrégulière »

Si on considère ces points comme des positions d'animaux dans l'espace, les interprétations écologiques seront très différentes. La densité globale des animaux exprime l'idée d'intensité du processus, *i.e.* la richesse du milieu. Les positions relatives des animaux expriment le type de leurs interactions. Dans le premier cas (a), les individus ont chacun leur espace individuel qui les « isolent » des autres tandis que dans le dernier cas (c), les individus ont tendance à se regrouper dans certaines régions.

Les deux processus (a) et (c) sont en fait tous les deux issus d'une distribution des points dans l'espace qui n'est pas aléatoire. On distingue en effet trois grands types de configuration spatiale de processus spatiaux ponctuels, selon le type de distribution des points qui le composent. Si on considère autant d'unités de surface suffisamment petites que de points dans l'espace A étudié, le nombre de points par unité de surface (moyenne M , écart-type s) aura les caractéristiques suivantes:

- 1) Distribution régulière : toutes les parties de l'espace ont la même probabilité d'accueillir un point du processus ($M > s$) ;
- 2) Distribution aléatoire : les points se distribuent aléatoirement entre toutes les parties de l'espace ($M = s$) ;
- 3) Distribution agrégée : certaines parties de l'espace ont une plus forte probabilité d'accueillir un point du processus ($M < s$).

Afin de caractériser ces grands types de distributions, un indice synthétique est proposé par Kaluzny *et al.* (2000). On peut définir pour chaque point ses plus proches voisins comme les points éloignés d'une distance inférieure à une valeur donnée (*distances point-à-point*). Une autre distance peut être considérée, qui consiste à appliquer une grille de dimension $k \times k$ à l'espace A et à calculer les distances aux plus proches points de chacun des m intersections des axes de la grille (points origine), appelées e_i (*distances point-à-origine*).

La *fonction de distribution empirique* des distances aux plus proches voisins point-à-origine est alors :

$$\hat{F}(x) = m^{-1} \sum_{e_i < x} 1$$

La forme de la fonction permet d'interpréter le processus spatial ponctuel. Un excès de valeurs à de fortes distances est significatif d'une distribution agrégée. A l'inverse, une distribution régulière aura plus de valeurs à de faibles distances. La fonction de distribution empirique *théorique* issue d'un processus spatial aléatoire est égal à :

$$F(x) = 1 - \exp(-\pi\lambda x^2)$$

où λ est l'intensité constante, qui peut être ici substituée par $\hat{\lambda}$, le nombre de points par unité de surface. Si on représente la fonction de distribution empirique $\hat{F}(x)$ en fonction de la distribution théorique $F(x)$, on peut considérer la différence δ entre la fonction $f(x)=x$ et les valeurs de $\hat{F}(x)$ comme un indice synthétique du processus aléatoire: si $\delta < 0$, le processus est régulier, si $\delta > 0$, le processus est agrégé, $\delta \approx 0$, il est aléatoire (Figure 4.20). C'est cette valeur de δ , multipliée d'un facteur 100 pour en tirer plus de contraste, que nous avons utilisée comme indice d'agrégation.

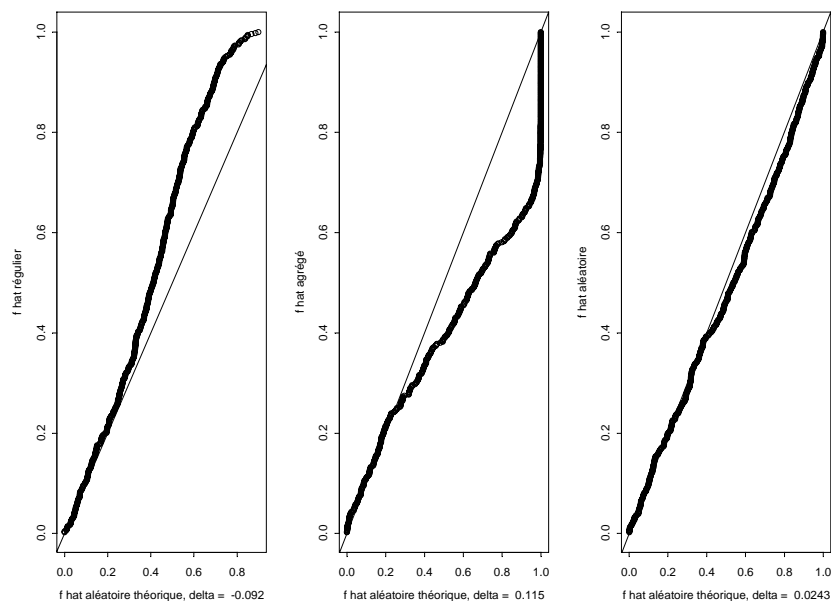


Figure 4.20: Représentations des fonctions de distribution empirique des distances aux plus proches voisins point-à-origine d'un processus aléatoire vs. un processus régulier (à gauche, correspondant au cas (a) de la Figure 4.19), agrégé (au milieu, correspondant au cas (c)) et aléatoire (à droite, correspondant au cas (b))

Enfin, afin de comparer les captures virtuelles réalisées par les agents « lignes de pêche » en cours de simulation (description du processus détaillée au § 3.2.5.2, p. 136), nous avons dégagé l'effet des principales variables d'effort, tel que mis en évidence par la modélisation GAM. Le modèle n°4 (§1.4.4.2, p. 52) a été utilisé. On a ainsi modélisé les captures à partir des 9 variables d'effort significatives, puis déterminé les captures corrigées de ces effets en les soustrayant des valeurs observées des captures.

Le modèle n°4 s'exprimant:

$$\log (SWO+1) = s(dt3) + s(longlead) + s(dt1) + s(interham) + s(hdebfil) + s(nbham) + s(lstick) + s(dt2) + s(diffLune)$$

Les captures modélisées peuvent s'écrire :

$$\text{Captures modélisées} = \exp (s(dt3) + s(longlead) + s(dt1) + s(interham) + s(hdebfil) + s(nbham) + s(lstick) + s(dt2) + s(diffLune)) - 1$$

Et on compare les captures virtuelles des lignes de pêche aux captures ainsi corrigées :

$$\text{Captures corrigées} = \text{captures réelles} - \text{captures modélisées}$$

Tous les filages n'étant pas intégralement renseignés pour les 9 variables d'effort nécessaires à la modélisation des captures corrigées, on comparera tout de même les captures virtuelles aux captures réelles observées. La différence est toutefois assez faible, les GAM nous ayant montré que l'effet imputable aux variables introduites restait faible : elle correspond à un maximum de plus ou moins un espadon capturé par filage, alors que les filages peuvent capturer jusqu'à 28 espadons.

Puisque les densités initiales d'animats ne représentent pas nécessairement les densités réelles observables, on ne peut pas directement comparer les captures virtuelles avec les captures réelles. Par contre, sur toute la période de simulation, la pertinence des comportements simulés peut être estimée par le rapport du nombre d'animats virtuellement capturés par les lignes de pêche avec le nombre réels (et/ou corrigés des effets de l'effort de pêche) d'espadons capturés. Le coefficient de corrélation R^2 des régressions linéaires simples entre les captures virtuelles et les captures réelles/corrigées des lignes de pêche constitue ainsi un indice de cohérence de nos résultats avec les captures réelles. Afin de tenir compte de l'effet de « stabilisation » des comportements des animats, effet qui peut vraisemblablement prendre plusieurs jours, les coefficients de corrélation ont aussi été calculés pour les filages après respectivement le premier jour (24 heures), les trois premiers jours (72 heures) et la première semaine de simulation (168 heures).

4.4 Les résultats de simulations

4.4.1 Simulations à échelle océanique

Nous avons réalisé en tout 18 simulations (chaque simulation prend environ une dizaine d'heures⁶⁶). Pour chaque combinaison de paramètres de simulation, une seule paire de simulations a été exécutée avec les mêmes spécifications. Afin d'aborder les questions liées à l'échelle spatio-temporelle dans le système de contrôle du comportement des animats, les vitesses de déplacements ont été multipliées d'un facteur dit « d'échelle ». En plus des pas de temps de simulation de 1 heure, on a aussi considéré des pas de simulation de respectivement 2 h (12 pas de simulation journalier) et 6 h (4 pas de simulation par jour).

Variable	Nombre de pas de simulation journaliers	Type de comportement	Simulation
SST	24 pas de simulation	Klinokinésie	sim1
			sim2
		Orthokinésie	sim3
			sim4
		Orthoklinokinésie	sim5
			sim6
	12 pas de simulation	Klinokinésie	sim7
			sim8
		Orthokinésie	sim9
			sim10
		Orthoklinokinésie	sim11
			sim12
	4 pas de simulation	Klinokinésie	sim13
			sim14
		Orthokinésie	sim15
			sim16
		Orthoklinokinésie	sim17
			sim18

Tableau 4.6: Simulations à échelle océanique

Rappelons que la question abordée à travers ces simulations est la suivante : est-ce que des espadons situés dans la zone des Seychelles en début d'été austral ont la possibilité de réaliser des migrations intra-bassin et atteindre la zone Réunion au milieu de l'été austral, au moyen de comportements uniquement forcés par l'information environnementale locale? On a considéré que seule l'évolution des champs thermiques de surface intervenait dans ces déplacements à l'échelle océanique (au moment de la période de reproduction, les motivations trophiques –dans lesquelles interviennent les autres variables environnementales - sont moins déterminantes et ont été négligées). Le facteur d'échelle (24, 12 ou 4 pas de temps journaliers) nous permet de discuter de la pertinence du système de contrôle du comportement (établi sur la base de déplacements horaires) dans la mise en œuvre de déplacements orientés à grande échelle. Nous nous sommes attachés à présenter les résultats correspondants à la question posée : quelle extension géographique ont les trajectoires des animats, particulièrement vers le sud en comparaison des autres directions? Quelles sont les formes de ces trajectoires? Quel est l'effet de l'évolution saisonnière des températures sur leur distribution et leurs mouvements? Nous présentons aussi les effets des différents types de kinésie sur l'évolution de la distribution spatiale des animats.

⁶⁶ Sur un ordinateur PC 1000Mhz, 521Mo RAM

On remarque ainsi d'abord que très rares sont les animats ayant atteint les latitudes de la zone Réunion (au sud de 18°S) avant la fin de la simulation : seulement 4 animats (sur un total de 9000 animats) ont atteint la latitude 18°S , au cours de deux simulations. Ce sont les déplacements de type orthokinétiques et les simulations à 4 pas de temps journaliers qui ont permis à ces animats de tout juste atteindre les latitudes où nos hypothèses les prédisposaient à se retrouver au cœur de l'été austral. Ainsi, l'animat qui est arrivé le plus au sud (sim16 : latitude minimale atteinte 18.56°S) a parcouru 11.6° de latitude vers le sud depuis sa position initiale (6.96°S). Toutefois, si on observe les autres trajectoires « extrêmes » pour cette simulation (trajectoires des animats ayant atteint les latitudes et longitudes maximales et minimales), on observe que ces déplacements sont très semblables à ceux de l'individu le plus austral (Figure 4.21). La latitude la plus boréale atteinte a d'ailleurs été observée pendant la même simulation (sim16 : latitude maximale atteinte 5.29°N , pour un animat situé initialement à la latitude 3.97°S , ayant ainsi parcouru 9.19° de latitude vers le nord, soit moins que l'individu « austral »).

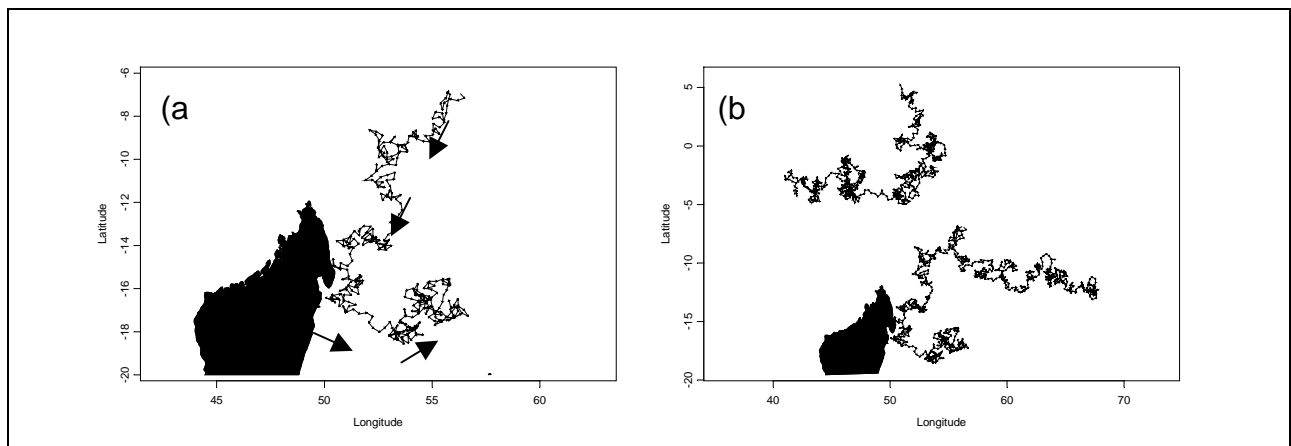


Figure 4.21: Trajectoires de l'animat ayant atteint la latitude la plus australe (a) et trajectoires « extrêmes » (b) pour la même simulation (sim16)

Si on observe l'évolution des distances des animats par rapport à leur position d'origine, on remarque que en moyenne, les individus s'éloignent (Figure 4.22). La Figure 4.23 représente l'évolution de la distribution des 500 animats en cours de simulation (sim16). Les animats, initialement régulièrement distribués, s'écartent petit à petit de la zone originelle et s'agrègent en petits groupes, puis s'écartent de nouveau, sans qu'une dynamique particulière apparaisse véritablement. Aucune direction privilégiée ne semble se dégager des simulations, pour aucun des types de comportements testés.

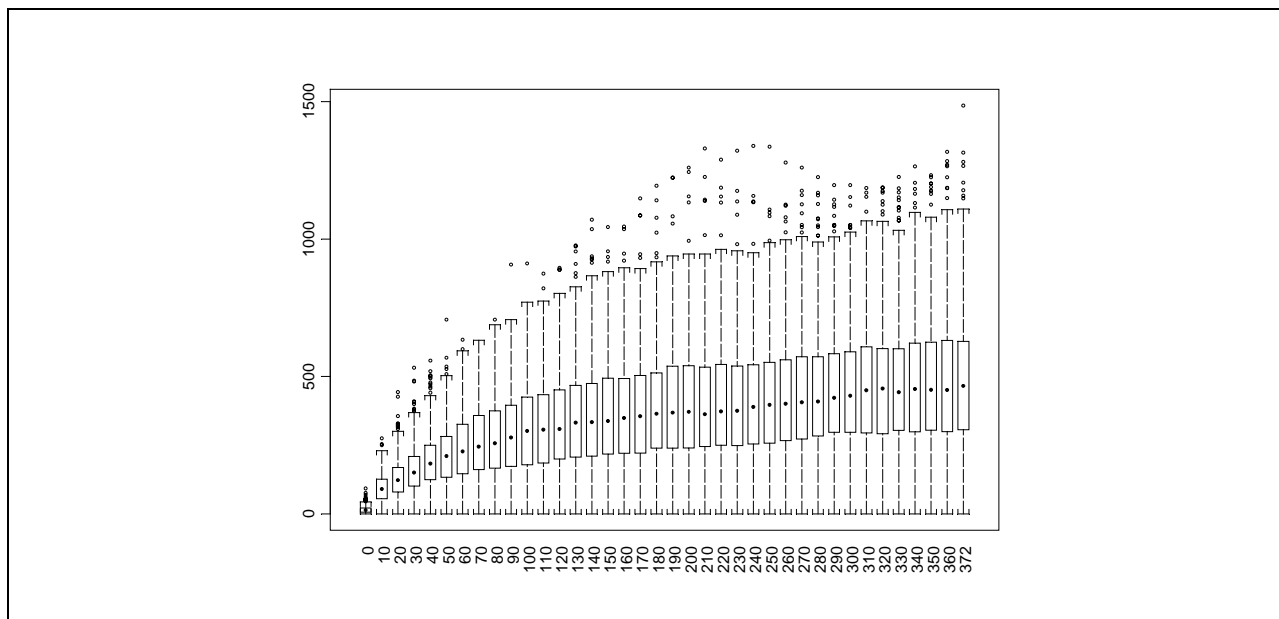


Figure 4.22 : Evolution de la distribution des distances à la position d'origine des animats (sim16) en cours de simulation (abscisses : pas de temps, ordonnées : km)

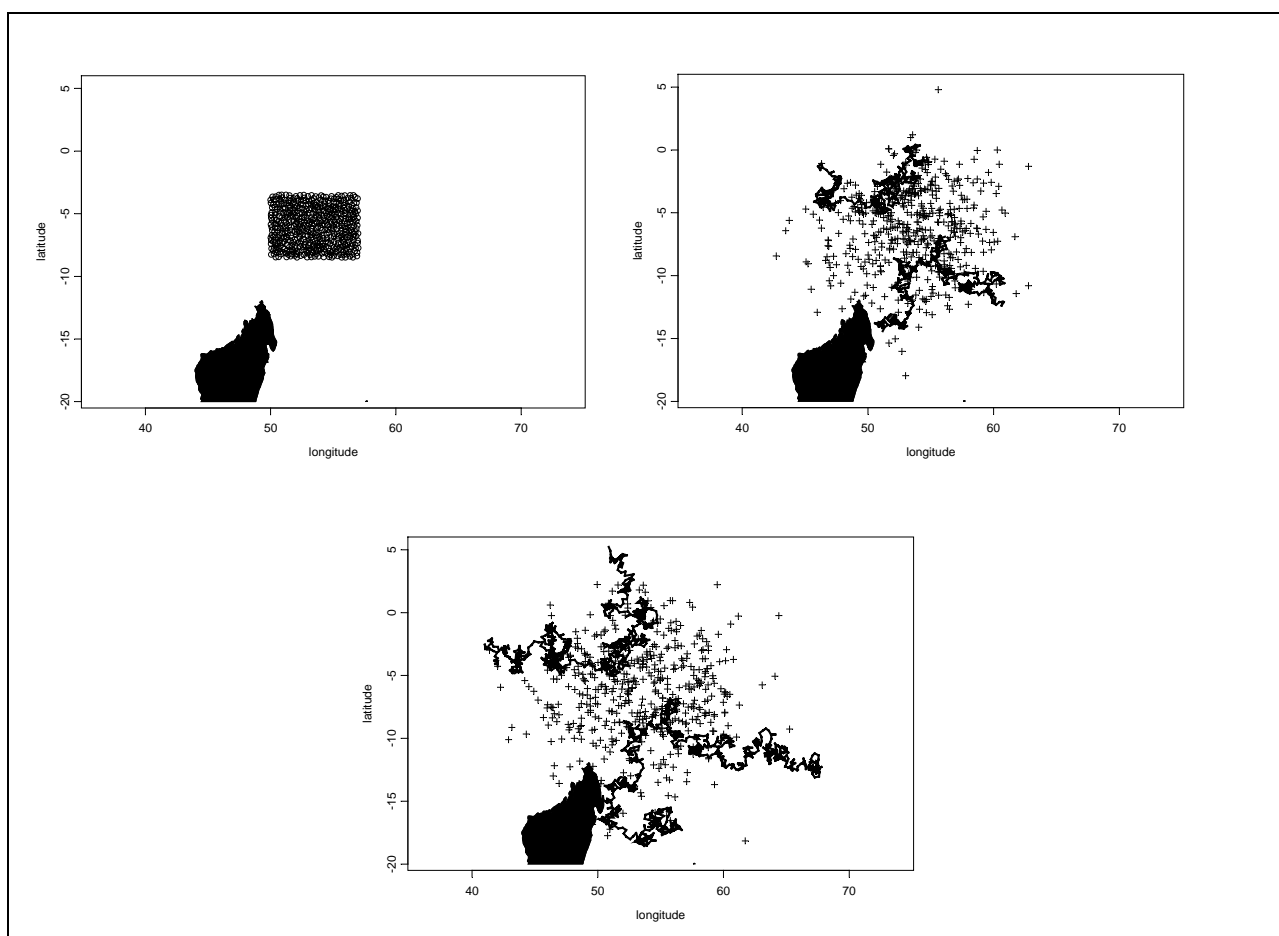


Figure 4.23 : Distribution des animats aux pas de temps 0 (positions initiales régulièrement distribuées), 186 (positions intermédiaires) et 372 (positions finales) ; on a aussi représenté (en gras) les trajectoires « extrêmes »

Cet effet « d’aller-retour » (agrégations locales évoluant dans le temps) apparaît de manière plus ou moins bien marquée selon les simulations, dans le suivi au cours du temps des valeurs de l’indice d’agrégation défini à l’Encadré 11 (Figure 4.24). L’indice évolue de manière relativement régulière et sans à-coups dans certains cas (sim16), tandis que d’autres simulations sont caractérisées par de brutales variations de l’agrégation des animats (sim8 et sim11), dont témoigne en partie cet indice.

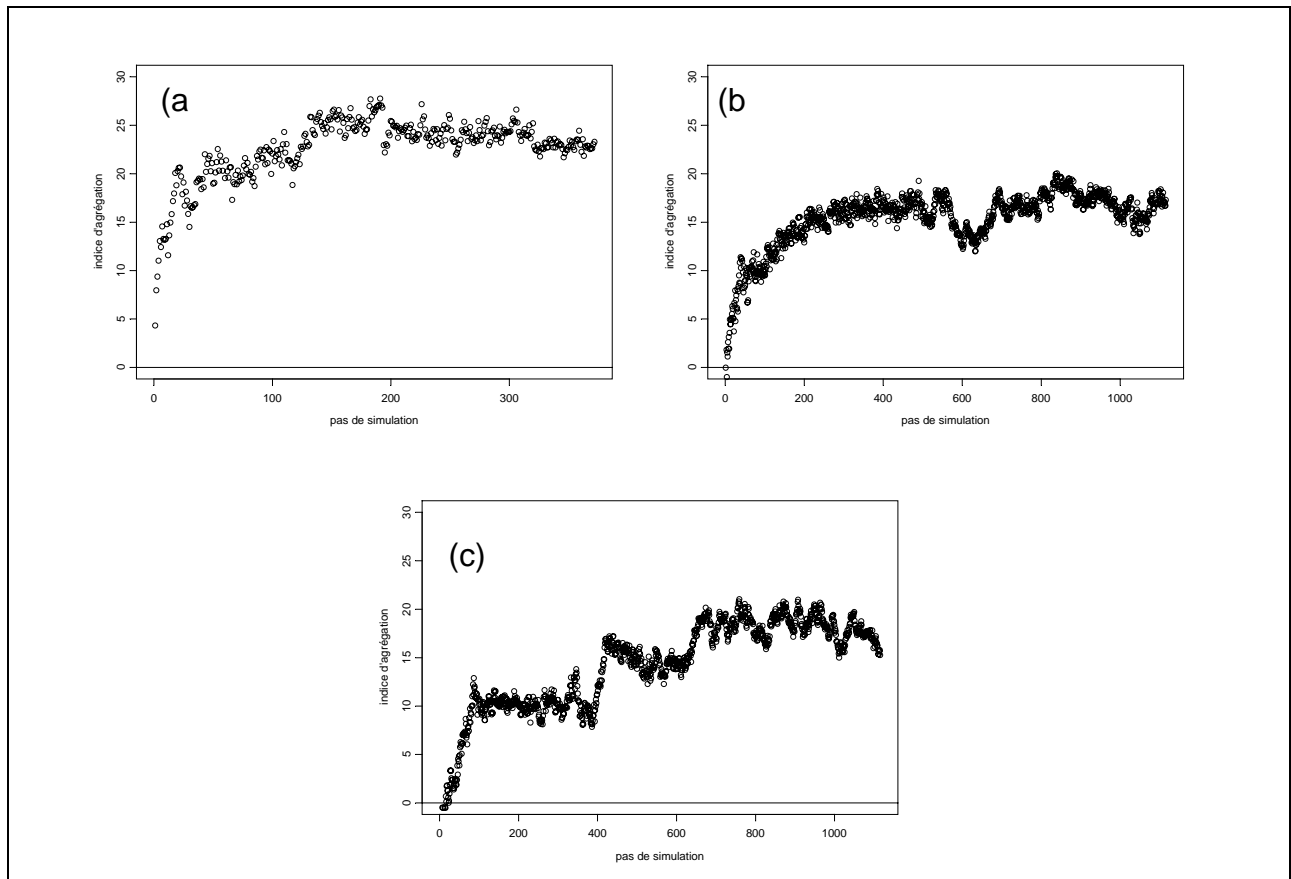


Figure 4.24 : Evolution de l’indice d’agrégation pour trois simulations (a) orthokinésie sim16, (b) orthoklinokinésie sim11, (c) klinokinésie sim8

On a aussi représenté la distribution des indices de trajectométrie des simulations (Figure 4.25). On observe que ce sont bien les simulations à 4 pas de temps journaliers qui permettent aux animats de s’éloigner le plus de leur position initiale et que plus généralement, le facteur d’échelle influence significativement ce paramètre d’éloignement : les parcours les plus longs et les plus variables sont observées pour les animats dont les déplacements sont ré-évalués le moins souvent (12 et 4 pas de simulation journaliers). Par rapport à l’orthokinésie, les comportements klinokinétiques ne permettent pas non plus des déplacements sur de grandes distances (Figure 4.25 (a)).

Concernant la distance totale parcourue, mise à part la klinokinésie pour laquelle, par définition, tous les animats parcourent strictement la même distance au cours des simulations, la variabilité est importante, puisque les animats peuvent effectuer des déplacements allant du simple au double (de 6000 à 12000 km en 93 jours). Les moyennes et variabilités de cette longueur de parcours sont relativement comparables pour l’orthokinésie et la klinokinésie testés (Figure 4.25 (b)).

Les distributions de l'indice d'élongation rendent particulièrement bien compte de l'effet du facteur d'échelle, mais aussi des différents comportements : la klinokinésie produit des parcours sensiblement plus variables que respectivement l'orthokinésie et l'orthoklinokinésie. Les moyennes de cet indice d'élongation semblent aussi légèrement plus élevées pour la klinokinésie que les deux autres types de comportement, signifiant que les trajectoires orthokinétiques sont plus « compactes » (Figure 4.25 (c)).

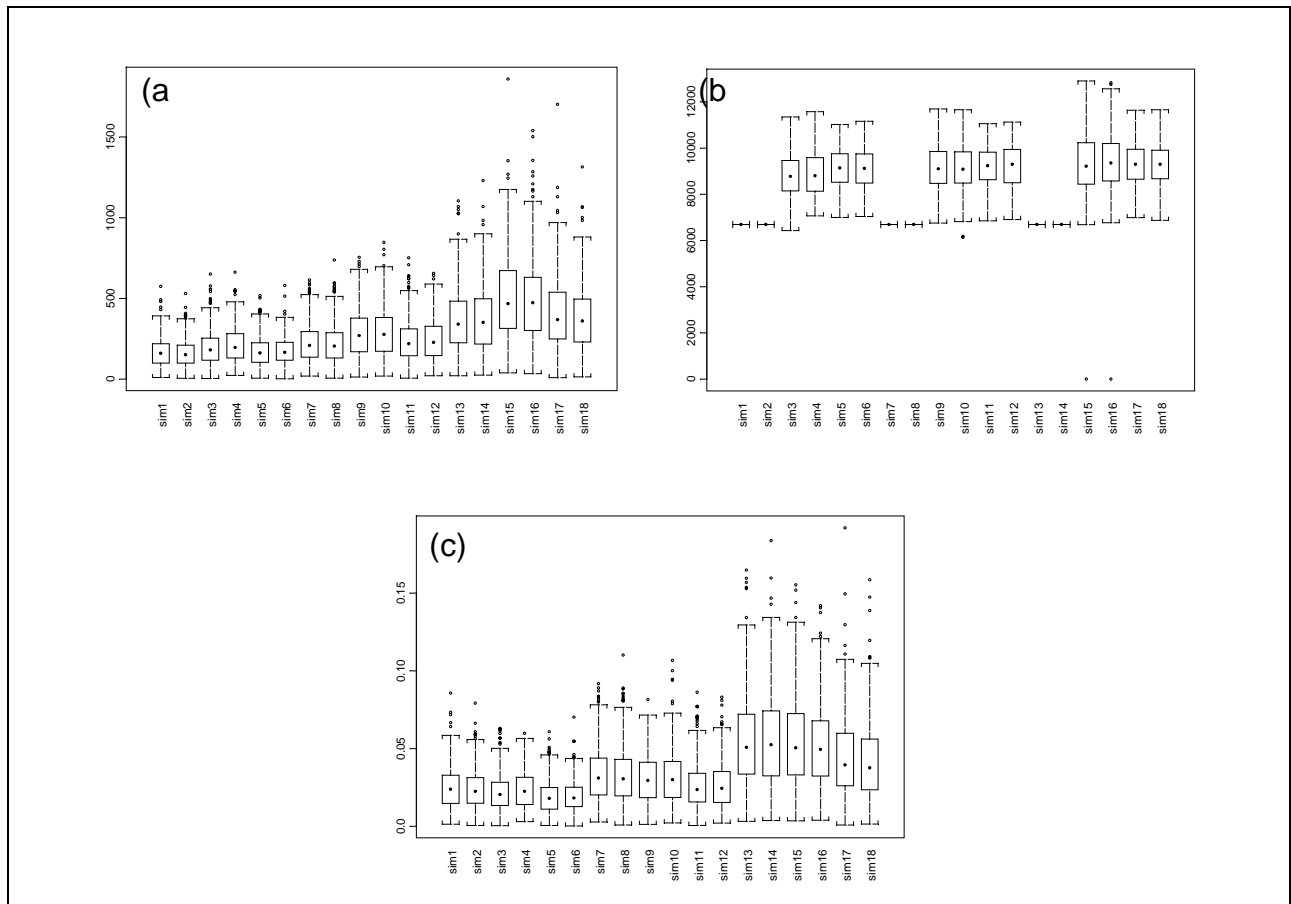


Figure 4.25: Distributions des indices de trajectométrie : (a) longueurs de parcours (km), (b) distances finales parcourues (km) et (c) indices d'élongation pour les 16 simulations (en abscisse)

Si on observe plus en détails la forme des trajectoires des animats (par exemple les trajets « extrêmes »⁶⁷ des animats au comportement orthoklinokinétique à respectivement 24, 12 et 4 pas de temps journaliers à la Figure 4.26, ou ceux des trois différents comportements avec 12 pas de temps journaliers à la Figure 4.27), on remarque que chaque trajectoire est caractérisée par des patrons identiques : les animats se déplacent de manière relativement erratique, ils ont tendance à explorer certains zones intensément sans parcourir de grandes distances, puis se mettent à franchir des distances plus grandes en ligne plus ou moins droite. Cette forme en « collier de perles » des trajectoires indique que les animats rencontrent des conditions favorables à certaines périodes des simulations puis s'en éloignent (en effectuant des brusques déplacements apparemment orientés, appelés « spurts » ou « emballements » d'après DeAngelis et Yeh, 1984) avant d'y retourner. Quelques soient le type de comportement et le facteur d'échelle du système de contrôle du comportement, on observe ces mêmes schémas chez tous les animats.

⁶⁷ pour lesquels les latitudes et longitudes maximales et minimales sont atteintes

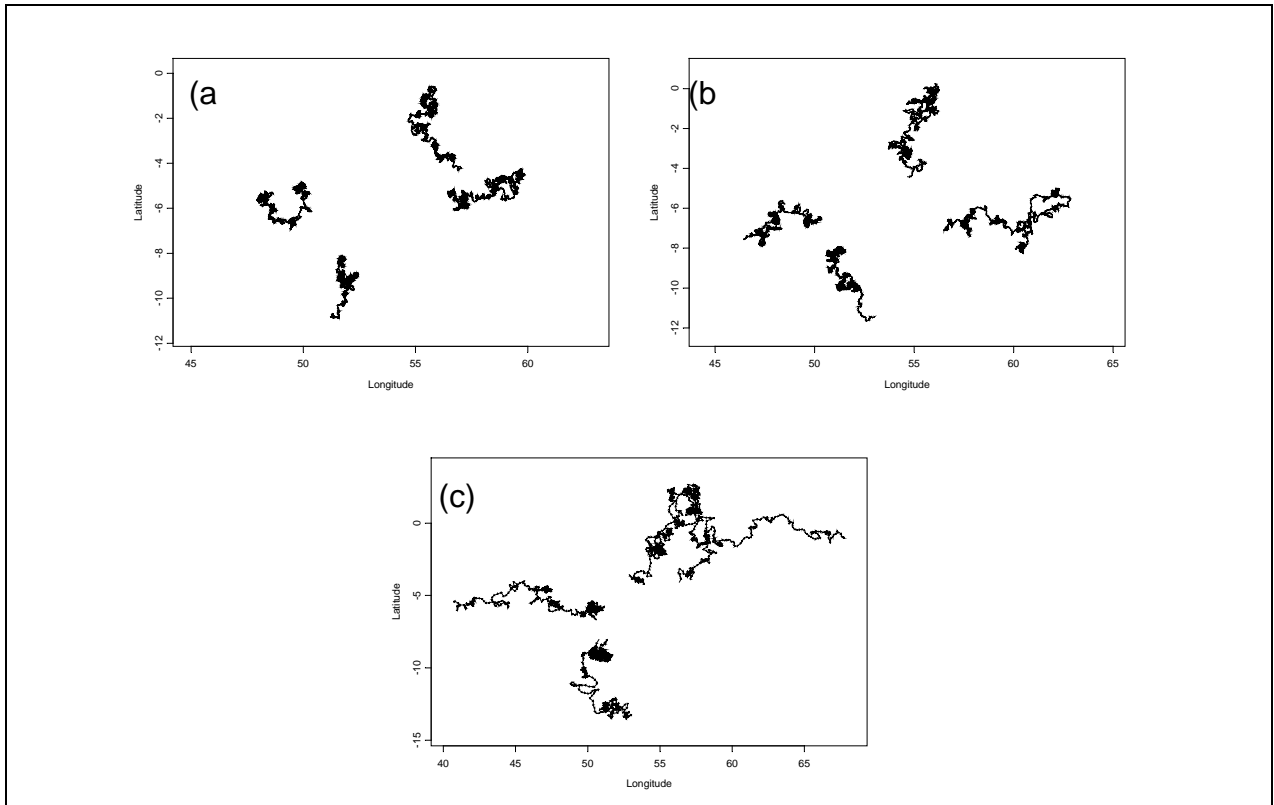


Figure 4.26 : Trajectoires « extrêmes » pour le comportement orthoklinokinétique à 24 (a), 12(b) et 4(c) pas de temps journaliers

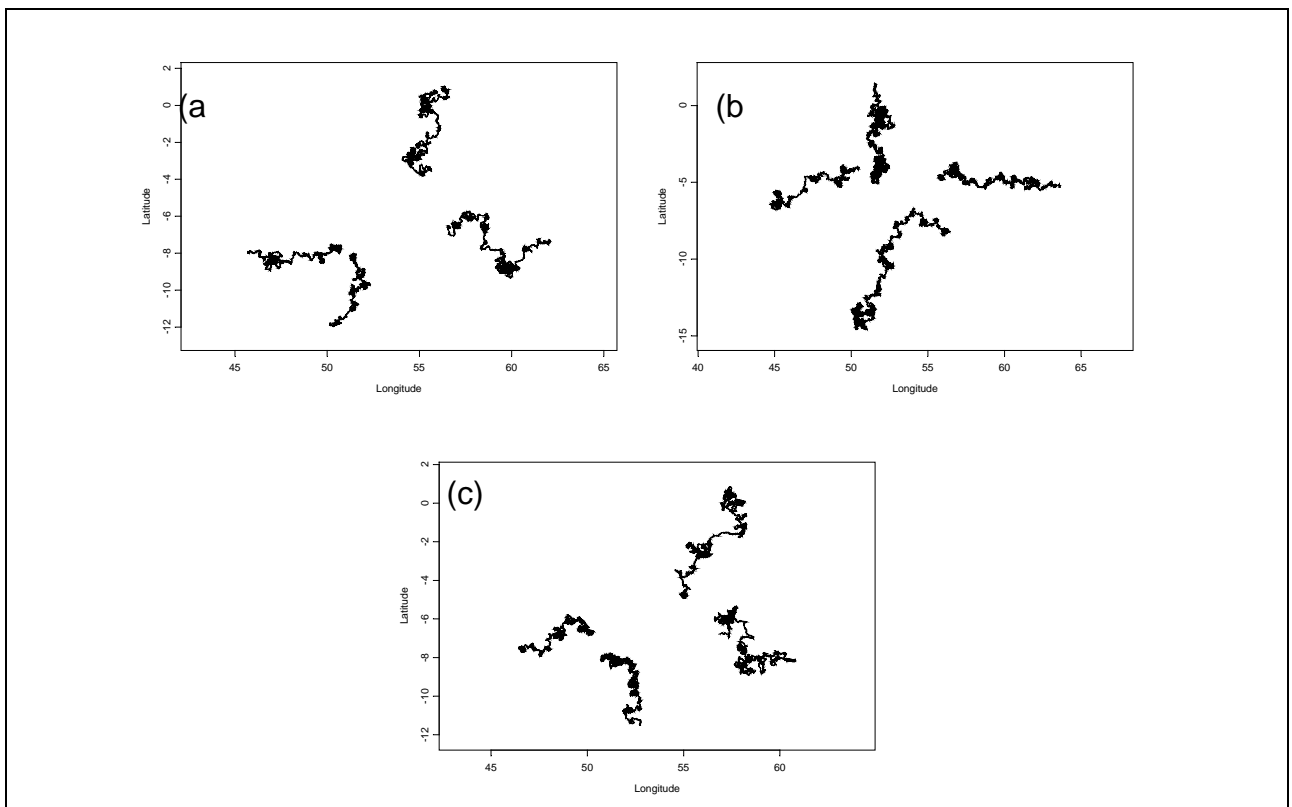


Figure 4.27 : Trajectoires « extrêmes » pour les comportement klinokinétique (a), orthokinétique (b) et orthoklinokinétique (c) avec 12 pas de temps journaliers

On a représenté l'évolution dans le temps de l'indice de sinuosité défini précédemment (Figure 4.28). L'effet « collier de perles » des trajectoires apparaît bien dans l'évolution temporelle de cet indice.

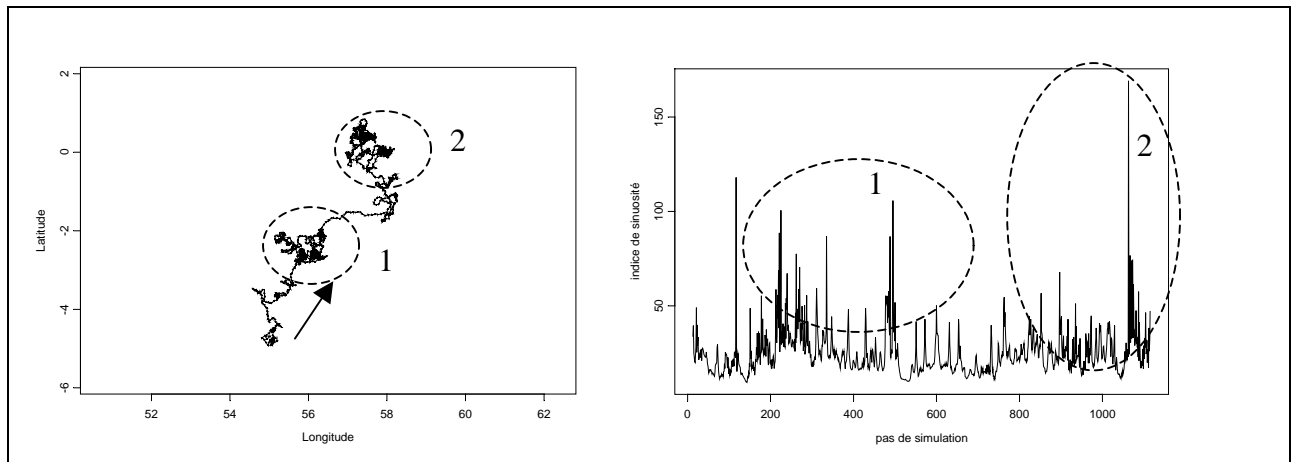


Figure 4.28 : Trajectoire d'un animal (a) et évolution de l'indice de sinuosité (établi par périodes glissantes de une journée) et en fonction du temps (b) ; les zones de forte sinuosité (1 et 2) sont mises en évidence

En revenant à l'origine de la motivation des déplacements, à savoir la valeur du stimulus environnemental (ici la température de surface en °C ; Figure 4.29), on peut aussi se rendre compte que les animaux ont tendance en fin de simulation (1) à se concentrer autour des valeurs de préférendum thermique (>29°C) et (2) à explorer une gamme de température plus vaste, à mesure qu'ils s'éloignent de la zone source équatoriale extrêmement tamponnée (27°C < SST < 28.5°C).

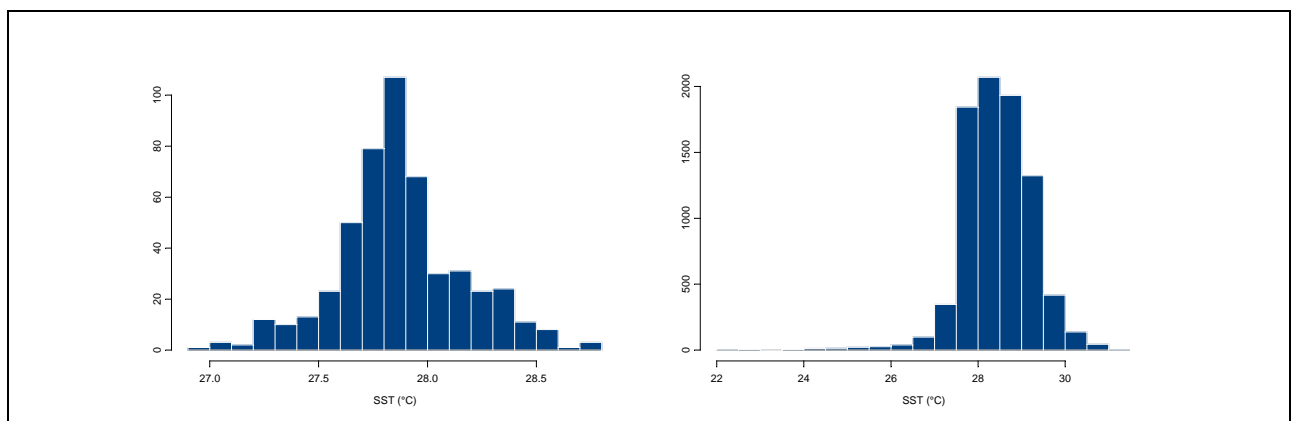


Figure 4.29: Histogrammes des valeurs de SST captées par les animaux au pas de temps initial d'une simulation (gauche) et au pas de temps final (droite) de l'ensemble des simulations

Si on compare les distributions finales des températures selon les types de comportements, on remarque que le mode est faiblement décalé entre la klinokinésie (<28°C), l'orthokinésie (≈ 28°C) et l'orthoklinokinésie (>28°C ; Figure 4.30).

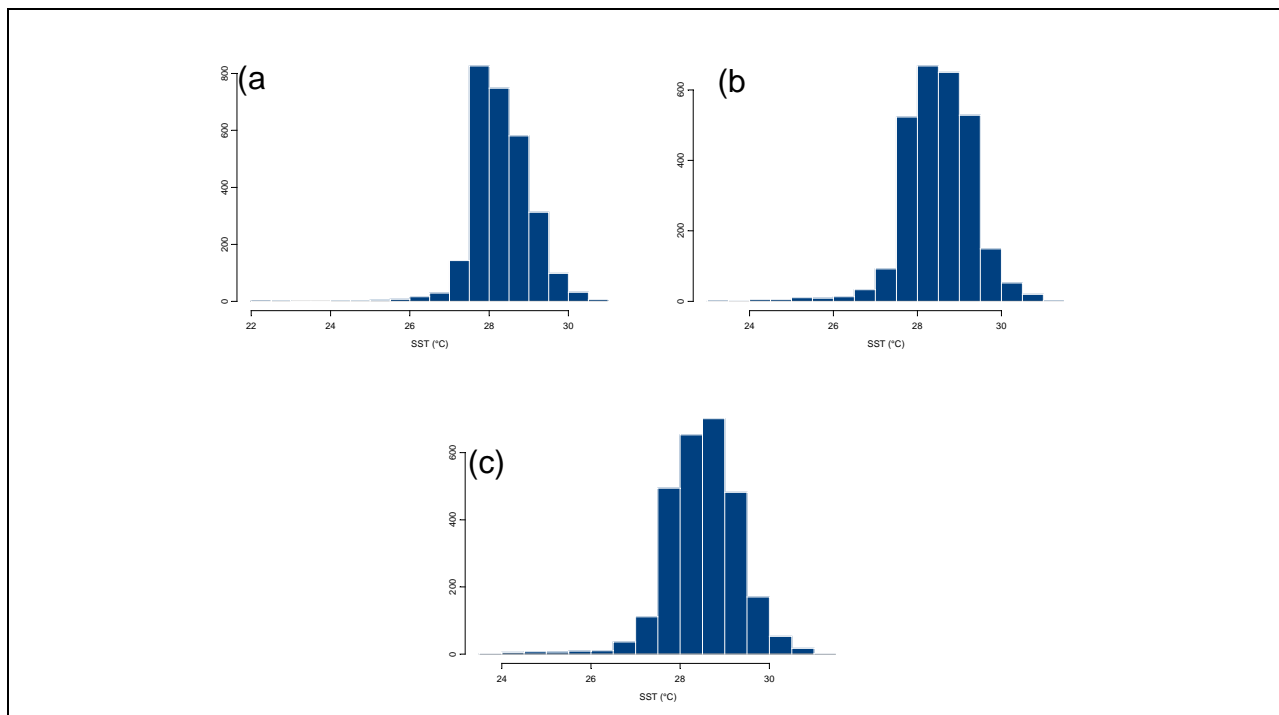


Figure 4.30: Histogrammes des valeurs de SST (°C) au pas de temps final pour toutes les simulations kline (a), ortho (b) et orthoklinekinétique (c)

A contrario, et alors que le facteur d'échelle influence significativement les distances parcourues, il ne semble pas exercer d'influence notable sur la distribution des températures de surface extraites aux positions finales des animats (Figure 4.31).

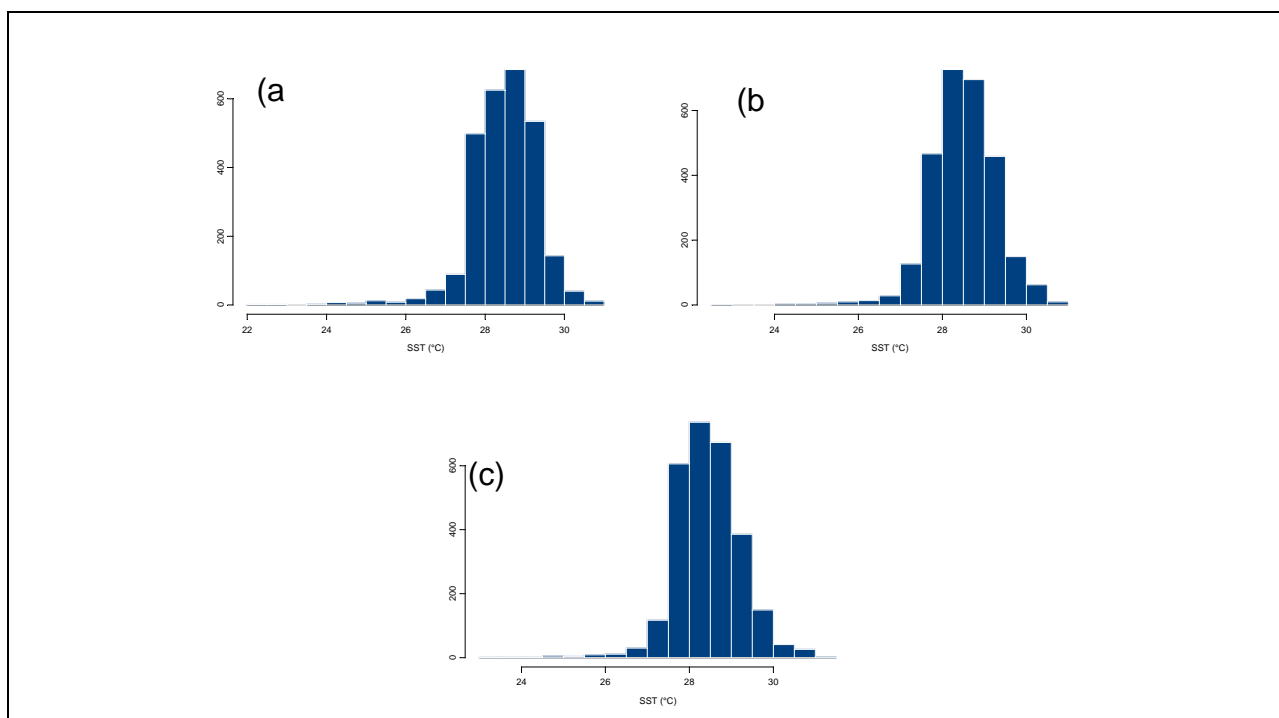


Figure 4.31: Histogrammes des valeurs de SST (°C) au pas de temps final pour toutes les simulations à 24 (a), 12 (b) et 4 pas de temps journaliers (c)

Les règles de logique floue que nous avons choisies pour coder les comportements déterminent fortement les valeurs des vitesses et des variations de direction instantanées des animats : leurs distributions reflètent la définition des niveaux d'appartenance des variables floues de sortie du système, `fuzzySpeed` et `fuzzyAngle`. Comme envisagé au § 4.2.2 (p.156), le mécanisme de « défuzzification » par la méthode des moments produit invariablement des sorties précises centrées sur les modes des niveaux d'appartenance (Figure 4.32). On observe ainsi que les comportement klinokinétiques (orthoklinokinétique compris) présente deux modes très marqués sur les « demi-tours complets » d'une part et une forte orientation vers le quadrant « tout droit » ($\pm 90^\circ$), correspondant aux deux modes d'orientation en absence/présence de conditions favorables. Concernant les vitesses, l'effet est encore plus flagrant : les trois pics de vitesses sont exactement les valeurs des modes des niveaux d'appartenance (1km/h, 3 km/h et 6 km/h).

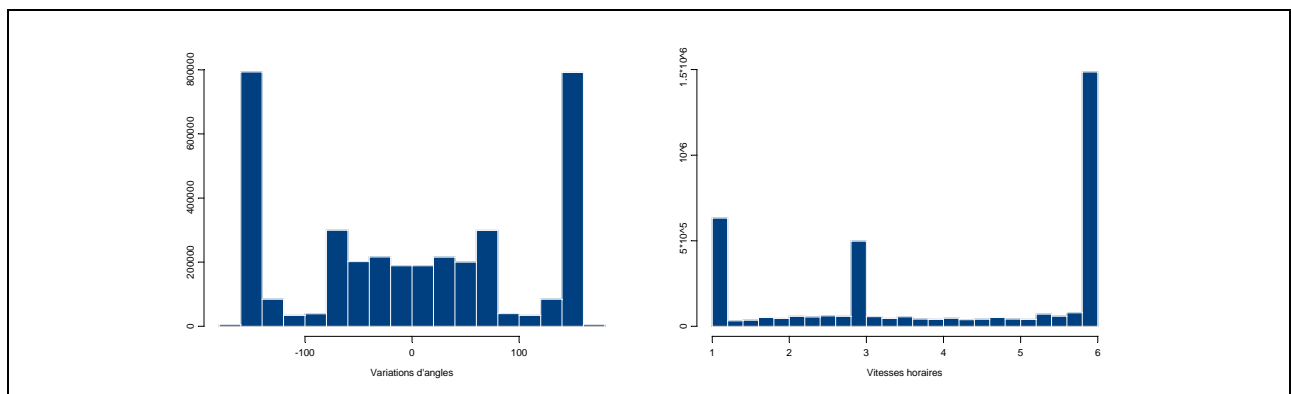


Figure 4.32 : Changements de directions et vitesses des animats en cours de simulation (pour les 18 simulations effectuées à échelle océanique)

4.4.2 Simulations à méso-échelle

Nous avons réalisé 34 simulations (chacune prenant environ 1 heure⁶⁸). Dix-sept combinaisons différentes de variables environnementales ont été testées. Pour chacune d'entre elles, on a comparé l'influence sur l'évolution des captures virtuelles de la conservation ou non dans le système des animats « virtuellement pêchés » par les agents « lignes de pêche » (on a vu au § 3.2.6.1, p. 138 que l'on pouvait paramétrer le fait que les animats ainsi capturés soient conservés ou enlevés du système). Le Tableau 4.7 récapitule les résultats des régressions linéaires réalisées entre les captures réelles et les captures virtuelles, pour tous les filages et pour les filages 24h, 72h et 168h après le début des simulations : on laisse ainsi aux animats le temps de « stabiliser » leurs déplacements avant de comparer les simulations avec les pêches réelles (cf § 4.2.1).

⁶⁸ Sur un ordinateur PC 1000Mhz, 521Mo RAM

	Variables environnementales	Fichier	R ² (66/35 filages)		R ² - 24h (64/35 filages)		R ² - 72h (55/32 filages)		R ² - 168h (33/20 filages)	
			SWO	SWOC	SWO	SWOC	SWO	SWOC	SWO	SWOC
Orthokinésie (captures virtuelles enlevées)	CGV	catch1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
	SLA	catch2	0.10	0.13	0.10	0.13	0.09	0.13	0.00	0.03
	SLA et SST	catch3	0.04	0.05	0.04	0.05	0.03	0.08	0.01	0.04
	SLA et Gradient SST	catch4	0.07	0.07	0.07	0.07	0.08	0.07	0.07	0.07
	Gradient CGU	catch5	0.00	0.02	0.01	0.02	0.02	0.01	0.07	0.00
	Gradient SLA	catch6	0.00	0.02	0.00	0.02	0.00	0.02	0.03	0.00
	Gradient SST	catch7	0.10	0.19	0.09	0.19	0.09	0.17	0.17	0.56
	Gradient SLA et Gradient CGU	catch8	0.05	0.00	0.05	0.00	0.04	0.00	0.06	0.00
	Gradient SLA et Gradient SST	catch9	0.01	0.04	0.02	0.04	0.01	0.05	0.12	0.02
	Gradient SST et Gradient CGU	catch10	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
	Gradient SST, Gradient SLA, Gradient CGU	catch11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.01
	Profondeur	catch12	0.03	0.00	0.03	0.00	0.05	0.02	0.00	0.05
	Profondeur et SST	catch13	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.05
	Profondeur et SLA	catch14	0.02	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.13	0.05
	Profondeur et Gradient SST	catch15	0.02	0.02	0.02	0.02	0.09	0.03	0.10	0.02
	Profondeur et Gradient SLA	catch16	0.19	0.17	0.21	0.17	0.23	0.18	0.07	0.52
	Profondeur et CGV	catch17	0.02	0.09	0.11	0.09	0.10	0.10	0.05	0.04
Orthokinésie (captures virtuelles non enlevées)	CGV	catch18	0.03	0.01	0.02	0.01	0.03	0.03	0.02	0.14
	SLA	catch19	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.04
	SLA et SST	catch20	0.03	0.04	0.04	0.04	0.04	0.03	0.11	0.21
	SLA et Gradient SST	catch21	0.00	0.07	0.00	0.07	0.01	0.09	0.07	0.21
	Gradient CGU	catch22	0.03	0.01	0.03	0.01	0.05	0.00	0.16	0.16
	Gradient SLA	catch23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.28
	Gradient SST	catch24	0.09	0.09	0.09	0.09	0.06	0.07	0.04	0.10
	Gradient SLA et Gradient CGU	catch25	0.10	0.09	0.10	0.09	0.08	0.08	0.10	0.08
	Gradient SLA et Gradient SST	catch26	0.09	0.08	0.09	0.08	0.07	0.08	0.19	0.29
	Gradient SST et Gradient CGU	catch27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
	Gradient SST, Gradient SLA, Gradient CGU	catch28	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.04	0.14
	Profondeur	catch29	0.03	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.00	0.10
	Profondeur et SST	catch30	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.02	0.01	0.00
	Profondeur et SLA	catch31	0.06	0.06	0.06	0.06	0.07	0.04	0.00	0.09
	Profondeur et Gradient SST	catch32	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01
	Profondeur et Gradient SLA	catch33	0.01	0.22	0.01	0.22	0.02	0.23	0.01	0.09
	Profondeur et CGV	catch34	0.04	0.10	0.05	0.10	0.05	0.10	0.00	0.02

Tableau 4.7: Simulations à méso-échelle sur une période de 14 jours au printemps 1999 (le nombre de filages total et celui pour lesquels les captures corrigées sont disponibles sont indiqués entre parenthèses, séparés par une barre verticale, en en-tête des colonnes de R² ; SWO = captures réelles d'espadon ; SWOC = captures corrigées des effet de l'effort de pêche) ; les cellules grisées correspondent aux valeurs de R² > 0.1, en gras aux valeurs de R² > 0.5

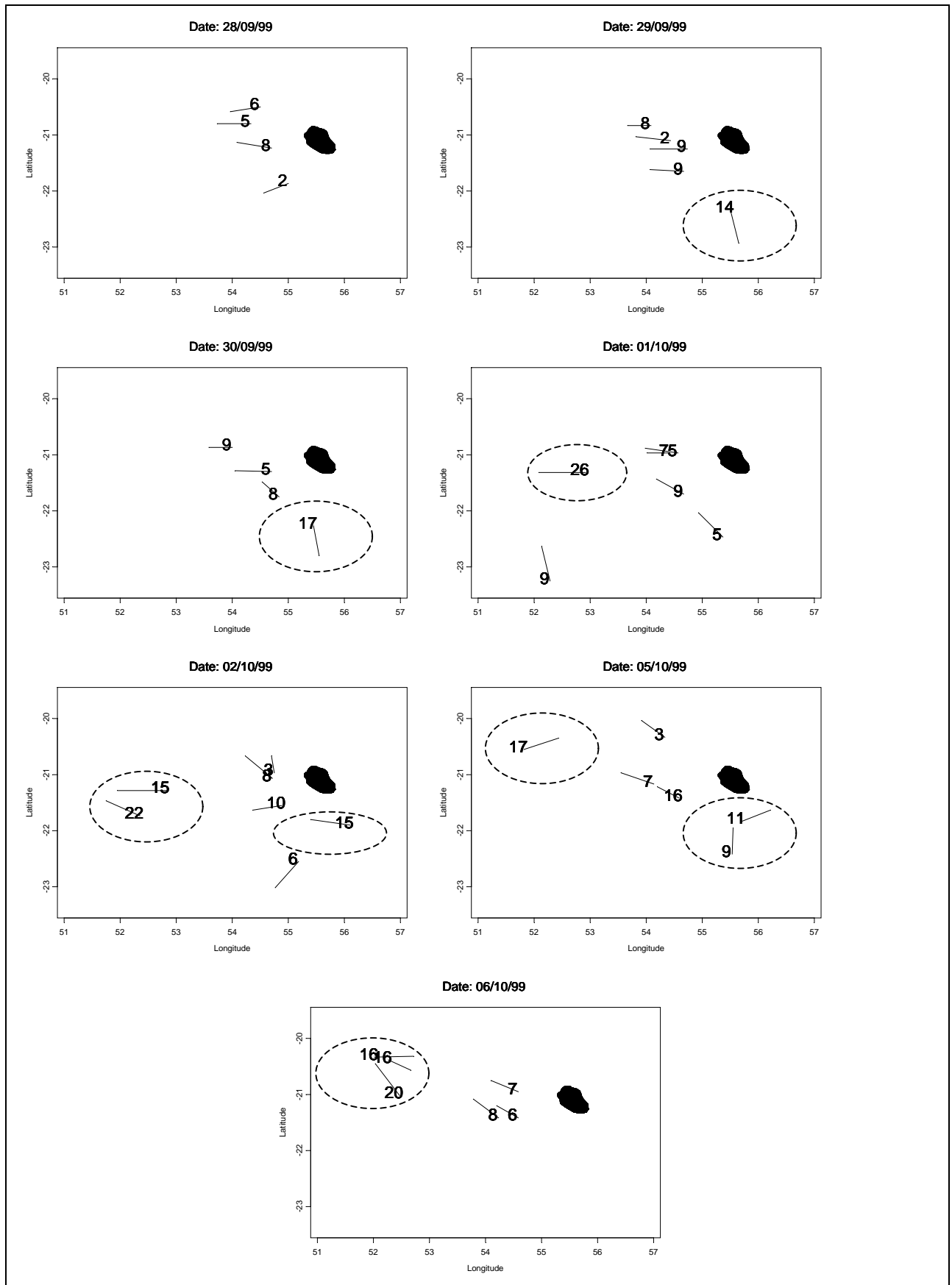


Figure 4.33: Représentation des positions des filages (et captures d’espadons) pendant la première période de simulation à méso-échelle (du 28/09/1999 au 6/10/1999 ; La Réunion est représentée en noir)

Les faibles valeurs de R^2 observées nous ont amené à « forcer » le système en initiant les simulations par une distribution non régulière des animaux, afin de mieux correspondre à la distribution réelle présumée des espadons : les zones où les captures étaient plus fortes pendant la période considérée ont tout simplement été initiées avec des densités plus fortes d'animaux. Nous avons observé qu'en début de période, deux zones présentaient des filages avec des captures sensiblement plus élevées que les autres, grossièrement à l'ouest de 53°E et au sud de 22°S (Figure 4.33). Il ne s'agissait ici que de tester une autre distribution initiale des animaux, plus probable que la distribution régulière au vue des captures réelles constatées, et d'observer les conséquences de cette distribution initiale sur les résultats de captures virtuelles après plusieurs jours de simulation. Cette distribution initiale « forcée » est représentée à la Figure 4.33.

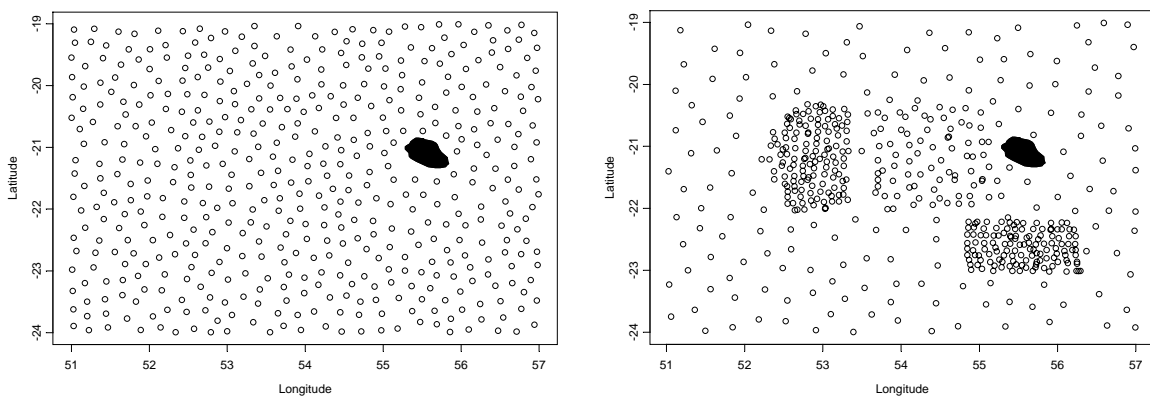


Figure 4.34: Distribution initiale régulière des animaux (à gauche) et distribution « forcée » (à droite : la densité d'animaux est plus élevée dans les zones de plus forte abondance présumée ; La Réunion est représentée en noir)

A partir de cette distribution initiale « forcée », nous avons réalisé 30 autres simulations en ne conservant que les combinaisons de variables environnementales pour lesquelles les simulations précédentes avaient donné les captures virtuelles les plus corrélées aux captures réelles et corrigées ($R^2 > 0.1$). Les simulations ont été menées sur 12 jours, du 29/09/1999 au 10/10/1999. Les résultats des corrélations avec les captures réelles et corrigées sont présentées au Tableau 4.8.

	Variables environnementales	Fichier	R ² (60/34 filages)		R ² -24h (55/32 filages)		R ² - 72h (45/29 filages)		R ² - 168h (22/13 filages)	
			SWO	SWOC	SWO	SWOC	SWO	SWOC	SWO	SWOC
Ortho- kline- kinésie (captures virtuelles enlevées)	CGV	catch1	0.11	0.10	0.12	0.19	0.00	0.01	0.00	0.06
	SLA	catch2	0.13	0.15	0.14	0.16	0.02	0.03	0.07	0.21
	SLA et SST	catch3	0.19	0.10	0.18	0.10	0.09	0.03	0.32	0.40
	SLA et GradientSST	catch4	0.07	0.06	0.09	0.12	0.01	0.05	0.00	0.00
	GradientCGU	catch5	0.25	0.21	0.25	0.22	0.11	0.11	0.26	0.42
	GradientSLA	catch6	0.11	0.18	0.11	0.21	0.02		0.01	
	GradientSST	catch7	0.09	0.08	0.08	0.07	0.04	0.06	0.35	0.58
	GradientSLA et GradientCGU	catch8	0.07	0.01	0.06	0.02	0.01	0.00	0.22	0.56
	GradientSLA et GradientSST	catch9	0.04	0.08	0.05	0.09	0.00	0.04	0.01	0.02
	Gradient SST, GradientSLA, GradientCGU	catch10	0.05	0.08	0.04	0.12	0.01	0.09	0.03	0.46
	Profondeur	catch11	0.05	0.02	0.05	0.02	0.06	0.03	0.24	
	Profondeur et SLA	catch12	0.10	0.05	0.09	0.05	0.09	0.09	0.00	0.02
	Profondeur et GradientSST	catch13	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.02	0.05	0.60
	Profondeur et GradientSLA	catch14	0.19	0.12	0.20	0.14	0.06	0.04	0.13	0.38
	Profondeur et CGV	catch15	0.06	0.03	0.07	0.03	0.04	0.02	0.01	0.01
Ortho- kline- kinésie (captures virtuelles non enlevées)	CGV	catch16	0.03	0.07	0.03	0.13	0.00	0.03	0.00	0.32
	SLA	catch17	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.28
	SLA et SST	catch18	0.08	0.04	0.08	0.04	0.01	0.01	0.02	0.27
	SLA et GradientSST	catch19	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.08	0.02	0.00
	GradientCGU	catch20	0.11	0.13	0.12	0.13	0.05	0.08	0.04	0.13
	GradientSLA	catch21	0.02	0.02	0.01	0.02	0.00	0.03	0.04	0.01
	GradientSST	catch22	0.03	0.09	0.04	0.09	0.01	0.05	0.01	0.20
	GradientSLA et GradientCGU	catch23	0.11	0.05	0.09	0.05	0.04	0.01	0.24	0.47
	GradientSLA et GradientSST	catch24	0.02	0.05	0.02	0.05	0.00	0.01	0.05	0.00
	Gradient SST, GradientSLA, GradientCGU	catch25	0.00	0.02	0.00	0.02	0.01	0.01	0.04	0.33
	Profondeur	catch26	0.17	0.23		0.23	0.07	0.13	0.02	0.42
	Profondeur et SLA	catch27	0.04	0.01	0.04	0.01	0.08	0.04	0.05	0.01
	Profondeur et GradientSST	catch28	0.09	0.12	0.08	0.13	0.01	0.06	0.00	0.34
	Profondeur et GradientSLA	catch29	0.10	0.08	0.09	0.08	0.06	0.10	0.08	0.27
	Profondeur et CGV	catch30	0.14	0.06	0.16	0.07	0.18	0.08	0.54	0.50

Tableau 4.8: Simulations à méso-échelle sur une période de 12 jours au printemps 1999 (le nombre de filages total et celui pour lesquels les captures corrigées sont disponibles sont indiqués entre parenthèses, séparés par une barre verticale, en en-tête des colonnes de R²; SWO = captures réelles d'espadon ; SWOC = captures corrigées des effets de l'effort de pêche) ; les cellules grisées correspondent aux valeurs de R² > 0.1, en gras aux valeurs de R² > 0.5

On observe ici que les corrélations sont plus nettes du fait du « forçage » de la distribution initiale des animaux. Six combinaisons de variables présentent des résultats particulièrement bien corrélés aux captures réelles et corrigées ($R^2 > 0.5$): gradient de SLA seul, gradient de SST seul, gradient de SLA et gradient de courants géostrophiques est-ouest (CGU), profondeur seule, profondeur et gradient de SST, profondeur et courants géostrophiques nord-sud (CGV). Afin d'estimer la variabilité de ces résultats, cinq réplicats ont été réalisés pour uniquement ces six combinaisons de variables environnementales, dans les mêmes conditions de simulation. On a représenté la distribution des cinq valeurs de R² obtenues à la Figure 4.35 sous forme de boîtes à moustache. Les meilleures corrélations sont observées une semaine après le début de simulation et avec les captures corrigées des effets de l'effort de pêche mais de faibles valeurs sont aussi obtenues dans les mêmes conditions (pour le gradient de SLA ou la profondeur et le courant géostrophique nord-sud par exemple).

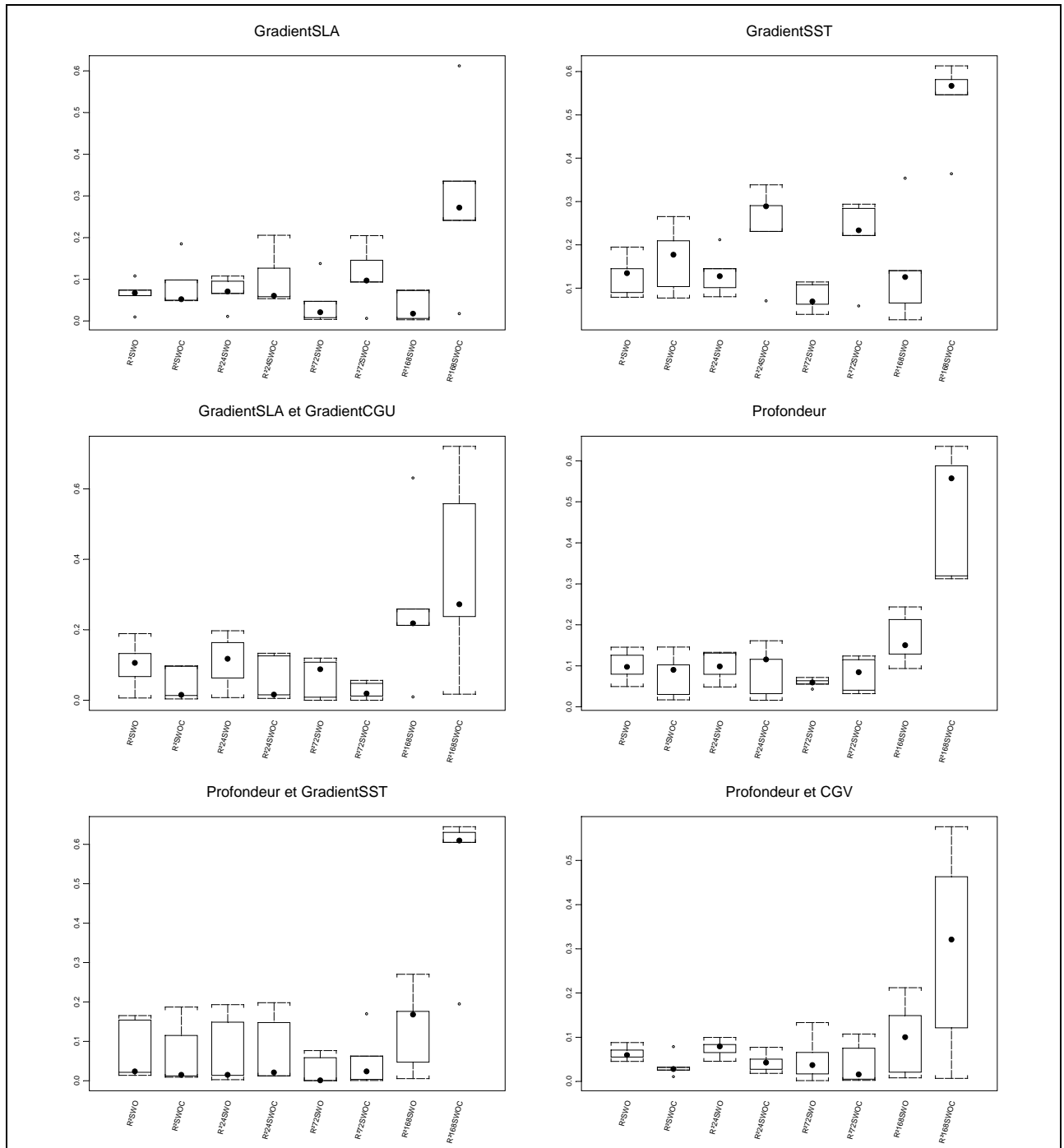


Figure 4.35: Distribution des valeurs de R^2 pour les 5 réplicats réalisés pour chacune des six combinaisons de variables environnementales remarquables

La forte variabilité des résultats indique que les comportements des animaux ne permettent pas d'obtenir des patrons de distribution stables d'une simulation à l'autre. Les simulations pour lesquelles les corrélations sont les plus élevées peuvent toutefois être considérées comme témoignant de dynamiques comportementales vraisemblables.

4.5 Quelques éléments de discussion

Ne disposant pas de données de marquages, on a tout de même tenu à calibrer le modèle MUFINS à partir de données réelles issues des analyses empiriques sur les captures commerciales. Ces données ont évidemment leurs limites et si on peut déplorer le fait que les quelques simulations présentées ne montrent pas de résultats « spectaculaires » aux questions posées initialement, on ne désavoue pas le choix initial. MUFINS peut évidemment être utilisé de manière différente afin de proposer des résultats plus « pédagogiques ».

Malgré tout, les simulations à échelle océanique ont permis de mettre en évidence les possibilités pour MUFINS de rendre compte de déplacements individuels réalistes sur de grandes distances, sans que d'autres stimuli que des stimuli locaux interviennent dans les déplacements des animats (transfert d'échelle). La forme des trajectoires individuelles correspond bien à ce qu'on peut attendre d'un espadon explorant un environnement hétérogène (Carey, 1981). Les animats se distribuent dans l'océan équatorial bien au delà de leurs positions initiales. Toutefois, si on compare les déplacements des animats aux marquages réalisés par Sedberry et Loefer (2001) sur une période identique de 90 jours, on remarque que les distances maximales parcourues par les animats sont deux fois moins grandes : un espadon marqué avait parcouru plus de 3000 km en 3 mois, alors que les animats ne se sont éloignés de leur position initiale que de 1500 km au maximum. Ils ont par contre parcouru des chemins considérablement plus longs (jusqu'à plus de 12000km !), n'ayant pas abouti à des déplacements nets aussi importants. C'est la forte sinuosité de leurs déplacements qui conditionne ces déplacements nets : les contraintes kinétiques imposées aux animats ont tendance à restreindre les possibilités de parcourir des distances orientées longues. La spécification des sorties du système de contrôle de comportement des animats par logique floue restreint aussi les possibilités de déplacements des individus, ce qui apporte de la robustesse au modèle : on peut ainsi faire varier d'autres paramètres comme les types de comportements, les zones et périodes de simulation, les variables environnementales...mais comme on a justement limité nos investigations à l'influence de la SST pendant une période fixe, il est relativement naturel que les simulations ne soient pas très différentes les unes des autres...

On peut aussi observer qu'aucune direction privilégiée nette n'est apparue dans les déplacements des animats (les mouvements s'apparentent alors à de la diffusion simple). Ceci est du aussi en partie au choix de la période de simulation. A la fin octobre, les températures sont déjà très élevées dans toute la zone, correspondant à une des gammes de température favorables selon les codages des comportements ($SST > 28^{\circ}\text{C}$) : les animats ont ainsi tendance à rester dans cet environnement favorable. Seuls quelques animats pouvant éventuellement se trouver en bordure de cette zone pourront alors suivre la progression des isothermes vers le sud. Les variations relativement brutales observées sur l'évolution de l'indice d'agrégation des animats (indice qui intègre relativement bien les différences de configurations locales des agrégats mais rend aussi compte de la présence d'artéfacts sur les cartes de SST) sont-elles aussi le fait d'effets de bordure liés à la répartition des champs thermiques de surface et à leur évolution « digitée » dans cette partie de l'océan Indien ? La progression des isothermes se fait en tous cas en grande partie vers l'ouest, vers le Canal du Mozambique (Figure 4.36) et de manière beaucoup moins régulière⁶⁹ que ce que Humston *et al.* (2000) avaient observé dans le Golfe du Mexique. Malheureusement, les cartes satellitales de 1999 et 2000 n'étaient pas d'assez bonne qualité pour explorer nos hypothèses dans d'autres conditions des champs thermiques de surface. Il serait intéressant de

⁶⁹ La forte couverture nuageuse en zone équatoriale au cours de la période de simulation a aussi tendance à moins contraindre les déplacements (un pixel nuageux correspond à une absence de donnée, que l'on a codé pour l'animat par un comportement de déplacement aléatoire)

comparer les différences de déplacements des animats, avec un comportement codé de la même manière, mais au cours d'années où les scénarios océanographiques sont différents.

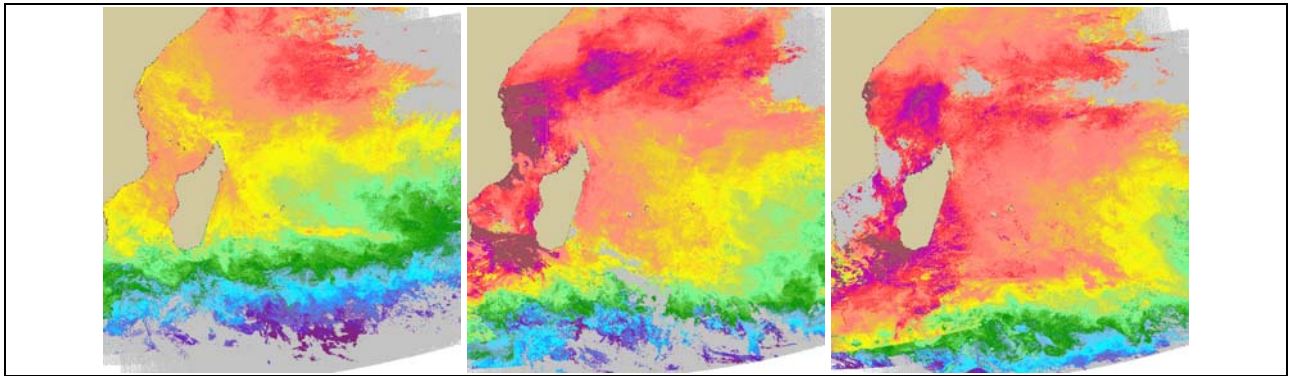


Figure 4.36: Cartes de SST en début, milieu et fin de période de simulation à échelle océanique : la masse d'eau chaude équatoriale a tendance à se déplacer vers l'ouest (effet direct de la mousson de nord-est en été)

Les simulations à échelle océanique permettent néanmoins de comparer les types de comportements testés. C'est l'orthokinésie qui permet aux animats d'explorer de plus grandes surfaces. La forte contrainte klinokinétique sur les changements de directions explique que ce type de comportement n'ait pas permis aux animats de grands déplacements : le fait notamment qu'en conditions favorables les animats effectuent des demi-tours incessants aura eu un effet de stabilisation de leurs positions. Il serait pertinent de modifier la distribution des termes de la variable floue associée afin de rendre plus réaliste ces déplacements (le terme H_{ig} pourrait être centré sur une autre valeur que 180° par exemple ; cf. § 4.2.4.2, p. 164).

Les différences entre les trois comportements testés sont en tous cas nettement moins marquées qu'entre les différents « facteurs d'échelle » introduits dans les simulations : les déplacements les plus longs, et notamment les déplacements nord-sud les plus nets, sont observés lorsque les déplacements sont codés avec 4 pas de déplacements journaliers. A cette échelle, les choix de codage des comportements sont plus difficilement justifiables du point de vue du système de contrôle individuel : si ce codage est relativement pertinent à l'échelle d'une heure (basé principalement sur les observations de suivis acoustiques individuels de Carey, 1981), il est plus discutable de considérer que le poisson « décide » de changer la vitesse ou l'orientation de ses déplacements toutes les six heures... Comme pour les modèles de type DAR, où la justification éthologique des comportements codés est peu réaliste au niveau individuel, on observe des résultats plus réalistes à grande échelle. Il s'agit ainsi de bien établir le compromis entre le réalisme et la pertinence du système de contrôle du comportement à l'échelle individuel et les objectifs de modélisation à une échelle supérieure.

Concernant les grands déplacements des espadons dans cette partie de l'océan Indien, même si nos simulations n'ont pas permis de confirmer qu'une proportion majeure d'individus se trouvant en zone équatoriale en début d'été pouvaient, à la faveur de simples stimuli thermiques locaux, se déplacer significativement vers la zone Réunion, cela ne permet pas d'expliquer les phénomènes de ségrégation sexuelle et saisonnière de l'espadon observés pendant le PPR. Des comportements basés sur les gradients de SST, et pas seulement la SST, permettraient d'affiner le propos. Il n'est pas non plus exclu cependant que des stimuli d'ordre plus global (effet magnétique ? solaire ?) puissent contraindre ces déplacements orientés à une période bien précise de l'année. Il est en tous cas certain que le suivi des captures (notamment la détermination génétique des sous-

populations seychelloise et réunionnaise) et les marquages sont indispensables pour affiner le propos.

A méso-échelle, les déplacements des animats sont de faible ampleur et là-aussi, le codage des comportements a sans doute beaucoup trop contraint les possibilités d'exploration des animats...il est difficile de proposer des interprétations fiables de ces premiers résultats. Les captures virtuelles qui se conforment le mieux aux captures réelles ou corrigées d'espadon ont été obtenues sur un nombre de filages très faible (13 filages) et avec une variabilité trop importante pour affirmer que les codages que nous avons pu proposer sont effectivement pertinentes...Il apparaît surtout que le choix de la distribution initiale des agents est décisif pour des simulations sur des périodes de simulations si courtes. La distribution initiale « forcée » que nous avons proposée décrit en bonne partie l'évolution des captures pendant la période considérée et le modèle risque alors d'être assez tautologique... Plus généralement, plusieurs limites apparaissent dans les aspects de calibration initiale et plus encore de validation du modèle de capturabilité. En effet, la calibration du modèle de capturabilité est basée sur la nécessité de disposer d'éléments empiriques concernant le processus de capture réel impliquant les lignes de pêche et les individus espadon. Hors, hormis les quelques éléments issus d'expérimentations embarquées concernant les heures de pêche, et les encore plus rares apports des sondes bathymétriques permettant d'estimer les profondeurs de pêche, il n'existe pas de réelles données permettant de calibrer le processus de capture de manière réaliste. Et là encore, la question de la validation de nos résultats de pêche virtuelle par les données de pêche réelles, elles-mêmes ayant servi en partie à calibrer les comportements des animats espadon, se pose de manière aiguë...Enfin, puisque les pêcheurs ne disposent évidemment pas leurs lignes de pêche de manière homogène dans toute la région exploitée, il sera difficile d'affirmer que des déplacements simulés aboutissant à la présence ou la concentration d'espadons virtuels dans des parties de l'océan non exploitées par la pêcherie n'ont pas de signification écologique pertinente, ne disposant pas de données réelles pour le valider...Une solution consisterait à scinder le jeu de données en deux parties : une partie servirait à calibrer les comportements, l'autre partie à en valider les conséquences en termes de déplacements des animats simulés.

L'intérêt de l'approche est de surtout pouvoir comparer des configurations différentes au niveau de l'environnement, des variables introduites et de la distribution initiale des animats (densité, directions initiales). Dans le cas des simulations entreprises ici, les variables qui semblent le mieux contraindre les déplacements des animats sont : le gradient de SLA, les gradient de SST, le gradients de courants géostrophiques est-ouest (CGU) associé à la profondeur, laquelle apparaît importante dans plusieurs cas, associée aux gradients de SST et aux courants notamment. Dans cette zone de pêche autour de La Réunion, l'influence de la topographie sous-marin est évidente : les pentes de l'île et les structures bathymétriques remarquables (Figure 2.8, p.85) sont particulièrement ciblées par les pêcheurs, et l'espadon est connu pour être inféodé à ces éléments du paysage océanique. Le fait que la configuration des gradients (à la fois de SST, de SLA et de courants) permettent aussi aux animats de reproduire les comportements des espadons avec le modèle de kinésie semble confirmer que la zone de pêche réunionnaise a toutes les caractéristiques d'une zone mixte « convergence/topographique ». Il serait alors intéressant de simuler des déplacements d'animats dans d'autres zones moins exploitées par la pêcherie réunionnaise pour comparer la dynamique et les schémas de distribution des animats. Resterait alors aux pêcheurs d'explorer ces zones afin de confirmer les observations par des pêches réelles...

Conclusion générale

Initialement prévue dans l'optique d'une analyse détaillée des trajectoires individuelles d'espadons marqués par suivi acoustique et marques « intelligentes », ce travail de thèse a dû être ré-orienté à la suite de l'échec de ces opérations. De tels marquages sont essentiels à la compréhension des mouvements des espadons à l'échelle du bassin océanique et de la structuration de la (ou des) population (s) d'espadons dans l'océan Indien. Les marquages et suivis acoustiques sont eux importants pour éprouver les déterminants précis des mouvements du poisson dans son habitat océanique, afin de proposer un cadre pertinent à la définition d'un système de contrôle du comportement adapté à l'espèce...

Analyse empirique de la pêcherie par l'utilisation des données de pêche commerciales

La qualité et la précision des données issues des carnets de pêche de la flottille palangrière ont toutefois permis de proposer une alternative à l'observation directe des comportements individuels. Ne disposant pas de descriptifs précis des conditions de captures individuelles des espadons, nous avons cherché à dégager les influences réciproques des facteurs liés à l'effort de pêche de ceux associés à la variabilité environnementale à l'échelle de chaque opération de pêche. La modélisation par GAM nous a ainsi permis de hiérarchiser les effets probables des choix opérationnels des pêcheurs dans la pose de leurs lignes de pêche : le nombre d'hameçons mis à l'eau, qui constitue la variable d'effort nominal classiquement utilisée à la palangre, explique une partie substantielle de la variabilité des captures d'espadon mais d'autres variables collectées en routine par les pêcheurs précisent le processus. La longueur des orins de bouées, qui détermine en partie la profondeur théorique atteinte par les hameçons, joue un rôle majeur, mis en évidence dans nos résultats. Plus généralement, la configuration de la ligne (particulièrement la disposition des hameçons le long de la palangre filée) et les durées des différentes opérations de pêche conditionnent le succès de la pêche. La modélisation GAM permet ainsi de proposer des captures corrigées des effets de l'effort de pêche, en y intégrant ces variables.

Une fois l'effet de l'effort de pêche ainsi dégagé, la modélisation par GAM nous a permis d'appréhender l'effet de l'océanographie de la zone explorée sur les captures. Nous avons pour cela défini des indices environnementaux synthétiques afin de caractériser le contexte de chaque ligne en fonction du « paysage océanique » environnant. L'ensemble des variables environnementales introduites dans les analyses nous a permis de disposer d'une bonne vision globale des processus écologiques impliqués et discutés d'après la littérature existante sur le sujet. Grâce aux GAM, les variables environnementales les plus significatives ont pu être mises en évidence et leur effet sur les captures d'espadon bien décomposé à partir des relations graphiques. Les gradients horizontaux d'anomalies de hauteur d'eau, de composante zonale est-ouest des courants géostrophiques dérivés et de SST semblent particulièrement bénéfiques aux captures de l'espèce, mais la direction des courants de surface, certaines valeurs de SST et de profondeur sont aussi en partie déterminantes. Il serait dangereux de présumer que le caractère relativement peu significatifs de nombreuses de ces relations statistiques est du au fait que les abondances d'espadon sont suffisamment élevées pour que la population se concentre exclusivement dans ses zones de préférence environnementale (Sinclair, 1987). Au contraire, il est vraisemblable que le signal perçu n'intègre pas les effets qui existent à l'échelle des lignes de pêche : concentrations des captures sur certaines parties des lignes de pêche, effet de fronts océaniques en travers des lignes, etc...Ce sont ce types de données qu'il serait souhaitable de récolter pur affiner nos interprétations.

Nos résultats apportent des éléments de compréhension de la variabilité des captures des pêcheurs réunionnais dans les conditions océanographiques généralement rencontrées dans la zone de pêche exploitée, mais il est difficile d'extrapoler ces résultats à l'échelle du bassin océanique en entier. L'extension géographique de la pêcherie réunionnaise est très limitée, elle ne concerne qu'une toute petite partie de l'océan Indien et vraisemblablement une petite partie du stock d'espadons. Les variables prélevées en routine auprès des pêcheurs réunionnais ne sont pas non plus systématiquement disponibles pour toutes les flottilles pêchant l'espadon dans l'océan Indien (notamment les pêcheries asiatiques, qui représentent plus de la moitié des captures globales annuelles ; IOTC, 2004). Il est alors difficilement envisageable que nos résultats pourront améliorer la standardisation des indices d'abondance pour l'espèce dans cet océan, mais ils peuvent suggérer quelles variables descriptives de l'effort de pêche mériteraient d'être plus systématiquement collectées auprès de ces autres pêcheries.

Synthèses et hypothèses sur l'écologie de l'espadon

Les résultats des GAM, mis en perspective avec les connaissances générales sur l'espadon et son exploitation dans les principales pêcheries mondiales, nous permettent de proposer des hypothèses sur l'écologie et le comportement de l'espèce dans la région. Plutôt que de nous focaliser exclusivement sur les indices statistiques, il nous a semblé particulièrement important de mettre en exergue les caractéristiques du « paysage environnemental » dans lequel évoluent les espadons et les flottilles palangrières qui ciblent cette espèce. En prenant ainsi du recul, on se rend compte que les conditions les plus propices mises en évidence par nos résultats témoignent de l'océanographie particulière de notre zone d'étude, peu étendue en latitude et restreinte par rapport à l'aire de répartition de l'espèce dans l'océan Indien. L'étude de la distribution spatio-temporelle des captures éclaire toutefois le comportement et l'écologie de l'espèce. A la suite de cette discussion, on a proposé un certain nombre d'hypothèses concernant l'espadon et ses relations avec l'environnement océanique dans l'océan Indien. Ces hypothèses concernent à la fois des aspects du comportement individuel de déplacements et des aspects liés aux traits d'histoire de vie de l'animal et à la structuration de sa (ses) population(s) du bassin océanique.

MUFINS, un simulateur informatique des déplacements des grands pélagiques

L'outil de simulation multi-agents MUFINS a été développé dans le but d'explorer les conséquences de ces hypothèses sur les mouvements des espadons à différentes échelles. La question du transfert d'échelle entre le niveau individuel et le niveau collectif est explicite dans MUFINS. Il s'agit d'observer les conséquences du codage de motivations et de décisions comportementales au niveau des individus espadons sur les déplacements de grands groupes d'individus, lesquels vont déterminer le type de distribution de la population dans la durée. Par rapport à d'autres modèles de type individus-centrés utilisés pour simuler les déplacements de poissons, notamment de grands pélagiques, MUFINS a été conçu dans le but de pouvoir manipuler des données environnementales de diverses origines et à des résolutions spatio-temporelles différentes. On peut y intégrer à l'envi tout type de carte satellitale et leur appliquer les transformations souhaitées (pour les gradients horizontaux par exemple, le filtre de convolution de Sobel). MUFINS est un outil destiné à la représentation de la dynamique de l'environnement et à la simulation explicite des déplacements de la ressource : c'est un outil opérationnel de simulation des hypothèses. Les résultats des simulations présentées dans ce document ont permis de confirmer en partie seulement les hypothèses soulevées. Ainsi, il est effectivement possible que des espadons effectuent des trajets à l'échelle océanique en se basant sur l'information environnementale perçue localement, mais d'autres indices plus généraux (astres, magnétisme...) sont vraisemblablement impliqués. A méso-échelle, l'importance de la topographie sous-marine et des gradients de surface a aussi pu être confirmée, même si les

simulations entreprises ne sont pas suffisamment complètes et n'apportent pas pour l'instant d'éléments convaincants sur les processus sous-jacents.

L'outil de modélisation tel que nous l'avons configuré permet ainsi d'aborder des questions diverses mais il a ses limites. Il fonctionne sur le principe d'environnement de type « raster » (*i.e.* des grilles de pixels) et il est en l'état impossible d'y intégrer des environnements de type vectoriel. Il serait pourtant intéressant de pouvoir complexifier la représentation de l'environnement en y intégrant des « objets » ayant leur propre comportement, sans réelles facultés d'autonomie mais susceptibles d'être en interaction avec les agents du système. La définition d'entités océanographiques cohérentes, comme les fronts ou les tourbillons, et leur suivi dans le temps et l'espace, constituent toutefois un travail de recherche en soi que nous n'avons pas entrepris dans cette thèse. La définition de tels « objets océanographiques » implique d'intégrer une forte fonctionnalité dès la conception de l'environnement de simulation : les systèmes frontaux devraient être établis à partir de plusieurs variables environnementales (SST, SLA, chlorophylle...), leur évolution suivie dans le temps avec cohérence, la maturation des masses d'eau caractérisée en fonction de cet aspect temporel, etc...Ce n'était pas l'objectif de cette thèse, où nous avons considéré l'environnement dans sa complexité structurelle sans lui définir *a priori* de fonctionnalité écologique. On peut toutefois déplorer que nos résultats de simulations n'aient pas permis de faire émerger une telle fonctionnalité à partir des comportements individuels...

Vers un outil de dialogue pêcheurs/scientifiques

La spécification des comportements individuels n'a donc pas été basée sur les connaissances individuelles issues de données de marquage mais plutôt des différentes hypothèses dégagées dans les étapes précédentes. Cette approche intégrative de résultats d'analyse statistique et de connaissances plus « qualitative » peut être féconde pour éclairer les questions écologiques d'une lumière nouvelle et calibrer l'outil de simulation. Mais il nous semble aussi qu'un tel outil ne peut être limité qu'à une utilisation en laboratoire : les connaissances sur les déplacements des poissons, les interactions avec les lignes de pêche, l'influence de configurations précises de l'environnement océanique...ne sont évidemment pas l'apanage des seuls scientifiques. Les quelques simulations entreprises permettent de mettre en évidence qu'un dialogue avec les pêcheurs serait extrêmement constructif pour aider à calibrer les simulations et à aborder les questions posées sous un angle plus opérationnel.

Le grand intérêt de MUFINS réside dans sa simplicité, sa convivialité et son faible niveau d'abstraction : on observe directement les déplacements des individus et le processus de capture. De fait, il permet de représenter des processus que les pêcheurs connaissent bien. Nous sommes persuadés qu'un tel outil faciliterait l'implication de la profession dans la gestion des pêches comme partenaire à part entière. Il s'agit désormais de dépasser le débat sur « l'aide à la pêche » : l'outil satellital existe et il va encore se développer. Il ne doit pas être considéré comme un moyen pour les pêcheurs de « surexploiter encore plus les ressources » mais plutôt comme le « tableau noir » commun avec les scientifiques, à partir duquel un vrai débat pourra se développer sur les moyens de mettre en œuvre une gestion participative, harmonieuse et durable des ressources exploitées. Nous espérons que MUFINS pourra être valorisé dans ce sens, dans le cadre de la délivrance des cartes satellitales aux pêcheurs, comme un moyen d'échange et de dialogue autant que pour étudier les questions écologiques liées à la dynamique des grands pélagiques dans l'océan Indien tropical.

Annexe A : Tableaux récapitulatifs des statistiques d'ajustement des modèles GAM

	P(F)	NparF	% cumulé
longlead	0,0000	15,9310	21,18
nbham	0,0000	9,1132	33,30
dt3	0,0000	7,8317	43,71
lune	0,0009	7,1167	53,17
interham	0,0006	5,7886	
dt2	0,0011	5,4176	68,07
hdebfil	0,0029	4,6907	
Mgr.SLA	0,0076	4,0044	79,63
SST	0,0114	3,7080	84,56
dt1	0,0167	3,4270	89,11
SLA	0,0200	3,2955	93,49
Mgr.SST		3,0119	97,50
lstick	0,1310	1,8820	100

Pseudo R²= 0.4562356

Tableau A.1 : Statistiques d'ajustement du modèle sélectionné par le critère AIC (n°2) à partir du modèle complet (954 filages, 23 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
longlead	0,0000	22,0625	32,83
nbham	0,0000	12,1100	50,85
dt3	0,0000	8,2890	
interham	0,0001	6,8362	73,35
dt2	0,0037	4,5312	
dt1	0,0047	4,3523	86,57
hdebfil	0,0092		92,33
diffLune	0,0129	3,6169	97,71
lstick	0,2026	1,5401	100

Pseudo R²= 0.4108763

Tableau A.2 : Statistiques d'ajustement du modèle réduit aux variables d'effort à partir des données du modèle complet (n°3, 954 filages, 9 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
dt3	0,0000	19,2018	26,80
longlead		15,9267	49,03
dt1	0,0001	7,0467	58,86
interham	0,0002	6,7738	68,32
hdebfil	0,0002	6,6250	77,56
	0,0004	6,0734	86,04
lstick	0,0072	4,0315	91,67
dt2	0,0294	2,9999	95,85
diffLune	0,0308		100

Pseudo R²= 0.290708

Tableau A.3 : Statistiques d'ajustement du modèle réduit aux variables d'effort à partir des données de filages intégralement renseignés pour ces variables (n°4, 2207 filages, 9 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
V	0,0007	5,6914	14,80
Mgr.SLA	0,0027	4,7602	27,19
profondeur	0,0038	4,5017	38,90
SST	0,0105	3,7701	48,70
U	0,0112	3,7186	58,38
Mgr.SST	0,0275	3,0600	66,34
Mgr.U	0,0421	2,7438	73,47
jourlun	0,1055	2,0486	78,80
chloro	0,1341	1,8640	83,65
SLA	0,1377	1,8434	88,45
DV	0,1467	1,7941	93,11
Dchloro	0,3796	1,0275	95,79
Mgr.profondeur	0,3810	1,0246	98,45
lune	0,5513	0,5948	100

Pseudo R² = 0.2815848

Tableau A.4 : Statistiques d'ajustement du modèle réduit aux variables environnementales des captures à partir des données du modèle complet (n°5, 954 filages, 14 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
profondeur	0,0035	4,5755	
SST	0,0037	4,5325	26,57
V	0,0043	4,4215	
Mgr.SLA	0,0048	4,3415	52,14
Mgr.SST	0,0182	3,3638	
Mgr.U	0,0288	3,0267	70,79
SLA	0,1340	1,8641	76,23
lune	0,1875	1,6777	81,12
U	0,2041	1,5340	85,60
jourlun	0,2533	1,3612	89,57
DV	0,3494	1,0973	92,77
chloro	0,3622	1,0671	95,88
Dchloro	0,5476	0,7076	97,95
Mgr.profondeur	0,5500	0,7038	100

Pseudo R² = 0.2055026

Tableau A.5 : Statistiques d'ajustement du modèle réduit aux variables environnementales des CPUE à partir des données du modèle complet (n°5bis, 954 filages, 14 variables)

	Pseudo R ² simple	p(F) simple	effectif
journ	0,0064	0,0031	2915
lune	0,0042	0,0022	2915
profondeur	0,0172	0,0000	2904
chloro	0,0038	0,6291	1999
SST		0,0003	1877
SLA	0,0102	0,0007	2904
U	0,0153	0,0000	2904
V	0,0032	0,0335	2904
Mgr.profond	0,0027	0,2211	2904
Dchloro	0,0056	0,2153	2062
Mgr.SST	0,0078	0,0502	1893
Mgr.SLA	0,0224	0,1666	2903
Mgr.U	0,0130	0,0162	2903
DV	0,0074	0,5612	2904

Tableau A.6 : Statistiques d'ajustement des modèles simples CPUE vs. variables environnementales

	p(F)	NparF	% cumulé
V	0,0002		17,92
Mgr.SLA	0,0007	5,7126	33,62
	0,0010	5,4602	48,62
	0,0021	4,9201	62,14
	0,0087	3,9037	72,87
journ	0,0156	3,4775	82,42
Mgr.SST	0,0215	3,2430	91,33
Mgr.U	0,0243	3,1537	100

Pseudo R² = 0.2637495

Tableau A.7 : Statistiques d'ajustement du modèle des captures réduit aux variables environnementales sélectionné par le critère AIC à partir des données du modèle complet (n°6, 954 filages, 8 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
profondeur	0,0013	5,3014	16,35
Mgr.SLA		5,1749	32,31
SST	0,0032	4,6217	46,56
Mgr.U		3,8188	58,34
journ		3,6039	69,45
V	0,0148	3,5143	80,29
Mgr.SST	0,0153	3,4944	
SLA		2,8976	100

Pseudo R² = 0.1911239

Tableau A.8 : Statistiques d'ajustement du modèle des CPUE réduit aux variables environnementales sélectionné par le critère AIC à partir des données du modèle complet (n°6bis, 954 filages, 8 variables)

	P(F)	NparF	% cumulé
V		6,5547	16,56
Mgr.U	0,0044		27,65
profondeur	0,0067		37,98
Mgr.SLA		3,3777	
jourlun	0,0323	2,9355	53,93
SLA	0,0549	2,5423	60,35
chloro	0,0653	2,4110	66,44
U	0,0683	2,3773	72,45
lune	0,1084	2,2275	78,07
SST	0,0883	2,1835	83,59
DV	0,1079	2,0303	88,72
Mgr.SST	0,1644	1,7035	93,02
Mgr.profondeur	0,1791	1,6368	97,15
Dchloro	0,3369	1,1272	100

Pseudo R² = 0.2125547

Tableau A.9 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des captures à partir des données de filages intégralement renseignés pour ces variables (n°7, 1312 filages, 14 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
V	0,0027	4,7538	14,00
Mgr.U	0,0047	4,3446	26,80
profondeur	0,0100	3,7985	37,99
jourlun	0,0252	3,1197	47,18
lune	0,0636	2,7646	55,33
Mgr.SLA	0,0621	2,4491	62,54
SST	0,0654	2,4103	69,64
SLA	0,0742	2,3157	76,46
DV	0,1118	2,0028	82,36
Mgr.SST	0,1866	1,6041	87,09
chloro	0,2612	1,3356	91,02
U	0,3026	1,2159	94,60
Mgr.profondeur	0,3136	1,1863	98,10
Dchloro	0,5858	0,6455	100

Pseudo R² = 0.1379823

Tableau A.10 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des CPUE à partir des données de filages intégralement renseignés pour ces variables (n°7bis, 1312 filages, 14 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
V	0,0002	6,5547	23,60
Mgr.U	0,0044	4,3903	39,40
profondeur	0,0067	4,0917	54,13
Mgr.SLA	0,0177	3,3777	66,29
journun	0,0323	2,9355	76,86
SLA	0,0549	2,5423	86,01
SST	0,0883	2,1835	93,87
Mgr.SST	0,1644	1,7035	100

Pseudo R² = 0.1944374

Tableau A.11 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des captures sélectionné par le critère AIC à partir des données de filages intégralement renseignés pour les 14 variables environnementales (n°8, 1312 filages, 8 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
journun	0,0000	8,0293	25,29
Mgr.U	0,0010	5,4718	42,53
profondeur	0,0035	4,5478	56,85
V	0,0113	3,7071	68,53
SLA	0,0266	3,0823	78,24
Mgr.SLA	0,0411	2,7572	86,93
SST	0,0707	2,3511	94,33
Mgr.SST	0,1454	1,7996	100

Pseudo R² = 0.1222691

Tableau A.12 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des CPUE sélectionné par le critère AIC à partir des données de filages intégralement renseignés pour les 14 variables environnementales (n°8bis, 1312 filages, 8 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
Mgr.U	0,0002	6,5547	25,88
SST	0,0067	4,0917	42,04
journun	0,0323	2,9355	53,63
Mgr.SST	0,0549	2,5423	63,67
SLA	0,0653	2,4110	73,19
Mgr.SLA	0,0683	2,3773	82,58
profondeur	0,1084	2,2275	91,38
V	0,0883	2,1835	100

Pseudo R² = 0.1748823

Tableau A.13 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des captures sélectionné par le critère AIC à partir des données de filages intégralement renseignés pour les 8 variables environnementales conservées (n°9, 1876 filages, 8 variables)

	p(F)	NparF	% cumulé
jourlun		8,8060	23,82
Mgr.U	0,0001	7,2961	43,56
SST	0,0002	6,6220	61,47
profondeur	0,0089	3,8805	71,97
SLA	0,0103	3,7695	82,17
V	0,0134	3,5824	91,86
Mgr.SLA	0,2013	1,5437	96,03
Mgr.SST	0,2218	1,4667	100

Pseudo R² = 0.1020647

Tableau A.14 : Statistiques d'ajustement du modèle « facteurs environnementaux » des CPUE sélectionné par le critère AIC à partir des données de filages intégralement renseignés pour les 8 variables environnementales conservées (n°9bis, 1876 filages, 8 variables)

Annexe B : Le régime de mousson de l'océan Indien et sa zonation bio-géographique

L'océan Indien est caractérisé par le régime des moussons, en grande partie engendré par la configuration particulière du bassin océanique, bordé au nord par la masse continentale asiatique (ce qui en fait un « demi-océan » par rapport à l'Atlantique et au Pacifique). Les moussons de sud-ouest (de mai à septembre) et de nord-est (octobre-avril) s'alternent selon la circulation météorologique et l'hydrologique générale, par un fort couplage océan-atmosphère, du fait de l'inversion des flux thermiques entre continent et océan entre l'été et l'hiver. Le phénomène concerne surtout la partie boréale de l'océan, mais ses conséquences atteignent des latitudes australes jusqu'à 10-20°S (LeBlanc, 1998).

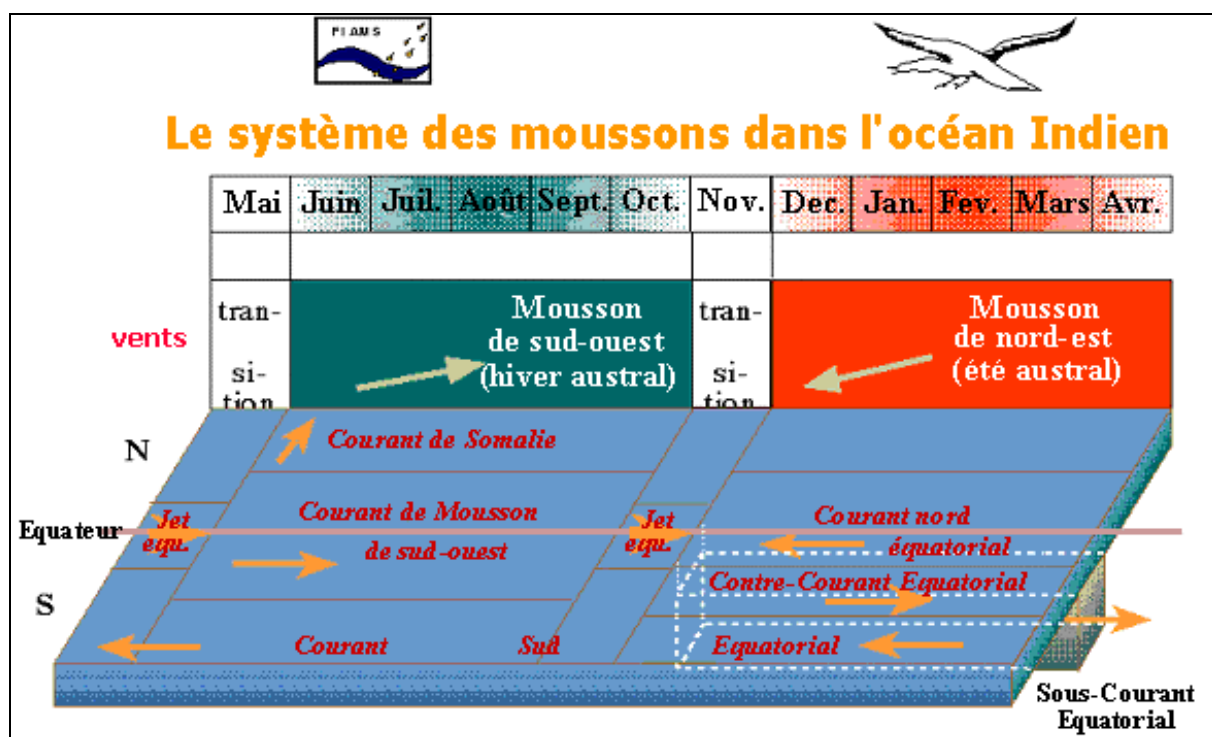


Figure B.1 : Le système des moussons dans l'océan Indien (d'après Flinders Institute for Atmospheric and Marine Sciences, cité par Leblanc J.L., 2001)

La mousson de nord-est (hiver boréal, été austral) est caractérisée par une circulation générale qui traverse le bassin océanique du nord-est au sud-ouest. Se développent alors le Courant Nord Equatorial, portant vers l'ouest entre 5°N et 2°S, et le Contre-Courant Sud Equatorial, portant vers l'est entre 2°S et 8°S. Dans l'hémisphère austral au sud de 8°S, le Courant Sud Equatorial se renforce vers l'est (Figure B.). Dans cette saison où l'hémisphère austral est soumis au fort rayonnement solaire estival, des cyclones se développent dans la Zone de Convergence Inter-Tropicale active (55°E-95°E, 6°S-15°S), quand les eaux sont chaudes (28°C – 30°C) et que l'atmosphère est humide sur une grande épaisseur. Les cyclones suivent alors la circulation générale d'est en ouest, au sud de 8°S, et rencontrent sur leurs trajets les Mascareignes et Madagascar.

La mousson de sud-ouest est évidemment caractérisée par un flux inverse (du sud-ouest au nord-est) en été boréal (hiver austral). Elle est induite par le réchauffement des terres au nord, qui provoque un gradient de pression entre ces terres et la mer, au volant thermique plus fort. Le Courant de Mousson de Sud-Ouest remplace alors le Courant Nord Equatorial et s'écoule vers

l'est (Figure B.). La conséquence la plus spectaculaire de ce renversement est le développement du Courant de Somalie, qui s'écoule alors vers le nord, induisant un puissant upwelling de façade orientale de continent au large de la Somalie. Cette zone est particulièrement exploitée par les pêcheries de grands thoniers senners basées aux Seychelles. Pendant cette période, le Courant Sud Equatorial devient plus variable et son flux est moindre qu'en été austral.

Il n'existe pas d'upwelling équatorial bien établi dans l'océan Indien, contrairement aux océans Atlantique et Pacifique. Le niveau moyen de la mer dans l'océan Indien est proche de zéro : les courants géostrophiques dérivés des cartes satellitales d'anomalies de hauteur d'eau sont ainsi largement susceptibles de bien représenter les courants généraux effectifs de la région (Desruisseaux *et al.*, 2001).

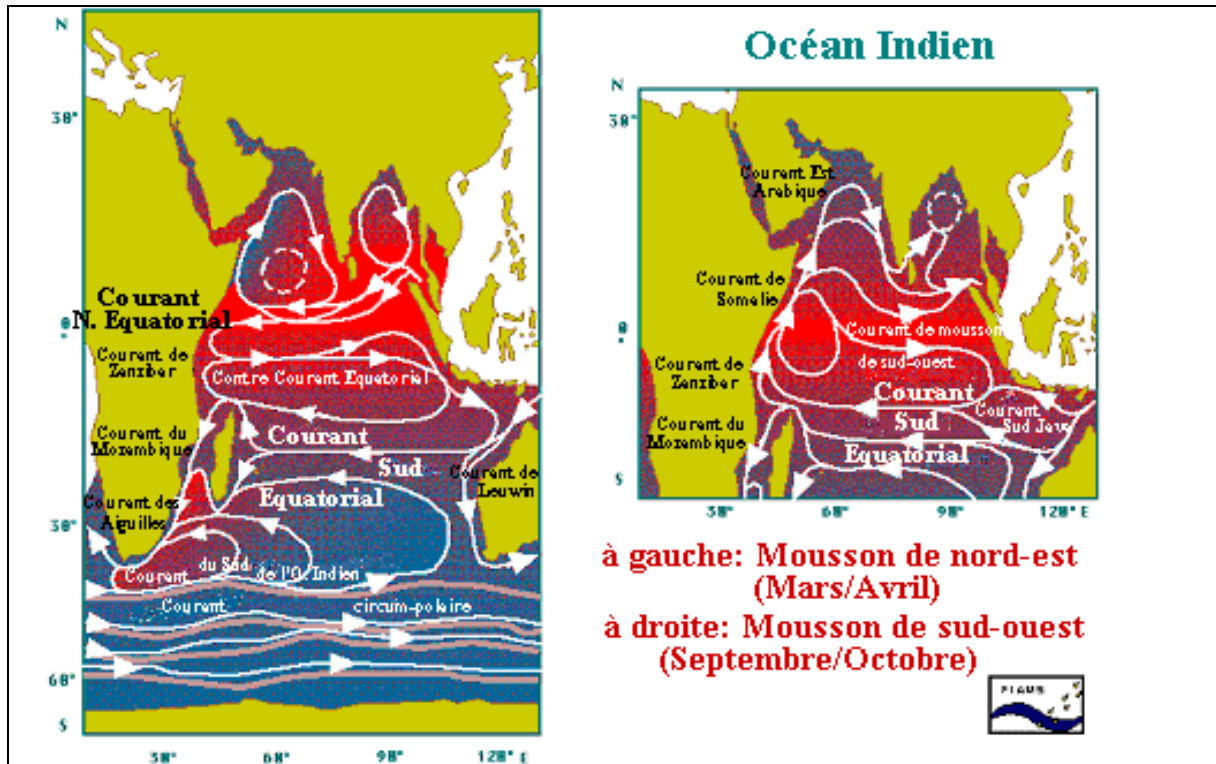


Figure B.2 : Circulation générale des courants de surface dans l'océan Indien, comparaison entre la mousson de nord-est (cadre de gauche) et la mousson de sud-ouest (cadre de droite) ; (d'après Flinders Institute for Atmospheric and Marine Sciences, cité par Leblanc J.L., 2001)

Longhurst (1998) a établi une classification bio-géographique des océans mondiaux à partir de données récentes, issues principalement des capteurs satellitaires de couleur de l'eau (Coastal Zone Color Scanner –CZCS), qui ont fourni une description à la fois globale et dynamique des phénomènes de surface (climatologie saisonnière et phénomènes particuliers). Il a aussi intégré les études des grands phénomènes physiques océanographiques (courantologie générale, campagnes océanographiques) en les couplant avec ces données télémétriques. L'intérêt de cette classification, communément acceptée dans la communauté océanographique, réside dans le fait que l'auteur a pris soin de ne pas généraliser une méthode unique pour toutes les régions de l'océan mondial, mais plutôt de synthétiser les connaissances issues de ces différentes sources afin de dégager les caractéristiques essentielles à la détermination de provinces bio-géographiques homogènes.

L'île de La Réunion et les eaux dans lesquelles se distribuent les captures de la pêche palangrière réunionnaise, se situent à la limite de trois grandes provinces décrites par Longhurst : la province du gyre de mousson (appelée « MONS »), la province du gyre subtropical sud (appelée « ISSG ») et la province côtière est africaine (appelée « EAFR », Figure B.).

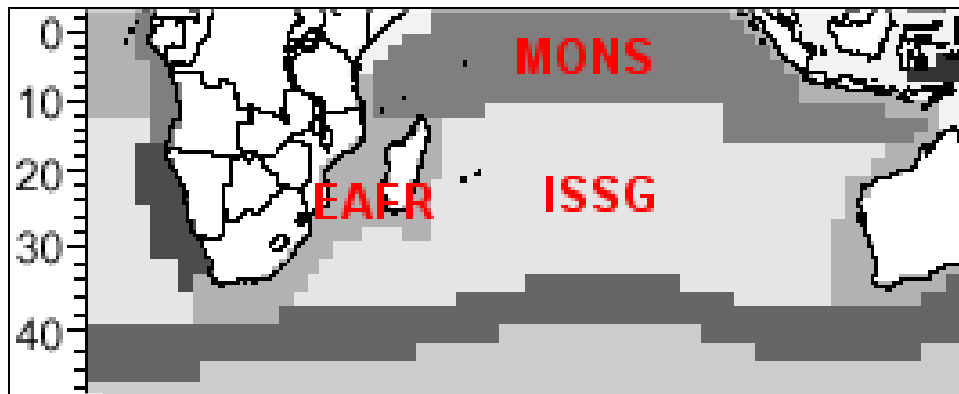


Figure B.3 : Provinces biogéographiques de l’océan Indien selon Longhurst (1998)

Cette configuration donne à la région qui nous intéresse des caractéristiques « hybrides » de ces trois provinces, même si la zone d’étude est surtout marquée par le gyre de mousson subtropical sud. Les connaissances sur cette région de l’océan étant toutefois éparses et rares, il est difficile d’en établir une description synthétique complète.

La variabilité des courants provoque notamment des variations dans la profondeur de la couche de mélange, et des conséquences sur le développement biologique des masses d’eau. Les principaux courants concernant la zone de pêche palangrière sont le Courant Sud Equatorial et ses prolongements, le Courant Est Malgache et le Courant Côtier Est Africain.

Ainsi le Courant Sud Equatorial, qui détermine la limite entre les eaux peu oxygénées et dessalées du gyre de mousson au nord et les eaux oxygénées et salées du gyre subtropical austral au sud, forme sur sa bordure équatoriale un front de convergence très variable selon les saisons. La thermocline dans la province de mousson (MONS) semble permanente (vers 30-50m de profondeur), avec toutefois une remontée dans l’ouest en mousson de sud-ouest (qui explique en grande partie le succès de la pêche des senneurs dans la zone). La mousson de sud-ouest provoque une remontée aussi notable de la thermocline au dessus de 30m de profondeur, vers 5°S, alors que la mousson de nord-est établit une thermocline plus profonde (40m). En mousson de nord-est, la circulation au sein du Courant Sud Equatorial est plus variable, et plusieurs bassins peuvent alors se séparer au contact des hauts-fonds de l’arc des Mascareignes, et la profondeur de la thermocline est alors extrêmement variable selon les endroits.

Dans la province de la gyre subtropicale (ISSG) par contre, alors que la thermocline se situe autour de 30-40m en été austral (mousson de nord-est), elle peut atteindre jusqu’à 95-100m en hiver austral au sud de 15-20°S, sous l’effet du mélange des vents et du renforcement de la circulation superficielle, particulièrement en bordure de gyre et limite de la province côtière est-africaine (EAFR). Globalement, la thermocline est toujours plus profonde au centre du gyre subtropical et plus superficielle en périphérie (l’effet étant plus marqué en hiver austral), mais la variabilité saisonnière est plus sensible en périphérie, notamment le long du Courant Est Malgache. Le Courant Côtier Est Africain atteint lui la côte africaine vers 11°S. Une composante bifurque vers le sud pour alimenter la circulation dans le Canal du Mozambique. Celle-ci est caractérisée par la présence quasi constante de au moins trois grands tourbillons majeurs, et d’un flux intermittent au sortir du canal vers le sud. A cet endroit, la circulation issue du Canal du

Mozambique rencontre le Courant Est Malgache, et ceux-ci rejoignent le Courant des Aiguilles qui coule vers le sud au large de la côte africaine, jusqu'à l'Atlantique (Cap des Aiguilles). Les contributions respectives de la circulation issue du Canal du Mozambique et du Courant Est Malgache au Courant des Aiguilles sont assez discutées dans la littérature, mais il est admis que la résultante constitue un des plus forts courants au monde (atteignant fréquemment 5 nœuds).

Au sortir du Canal du Mozambique au sud, Piton et Magnier (1975) notent que la zone entre la circulation anticyclonique du sud du canal du Mozambique (tourbillon le plus sud) et la partie sud du Courant Est Malgache (portant à l'ouest) crée les conditions favorables à des divergences de courants et au développement d'upwellings en surface. Inversement, le renversement des courants d'est-ouest à ouest-est dans le Sud de Madagascar provoque une zone de convergence. Ce sont des conditions particulièrement favorables au développement de réseaux trophiques dans cette région (Sinclair, 1987 ; Bakun, 1996).

Longhurst (1998) remarque que dans les provinces MONS et ISSG, malgré les variations de la thermocline⁷⁰, la zone euphotique dans laquelle se développe l'activité photosynthétique, est toujours plus superficielle. Dans ce cas, une remontée d'eau profonde, même superficielle, est susceptible d'entraîner un apport d'éléments nutritifs pour alimenter la production de zooplancton et développer les réseaux trophiques.

Le suivi de l'évolution des contenus moyens en chlorophylle et en carbone des différentes provinces bio-géographiques définies par Longhurst (1998) illustre un effet relativement connu des zones tropicales hauturières, à savoir un fort taux de renouvellement de la matière organique produite, ou un fort taux de perte de la production primaire phytoplanctonique. Longhurst (1998) a estimé globalement le décalage temporel entre le pic saisonnier de chlorophylle (en mousson de sud-ouest pour les trois provinces) et le pic de carbone pour chaque province : la province MONS a un pic de carbone quasiment corrélé à celui de chlorophylle-a (au mois d'août), tandis que celui observé dans la province ISSG, beaucoup moins marqué (différence absolue sur l'année de seulement $4 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$, contre 7 gC dans la province MONS), est décalé de 1 à 2 mois (septembre-octobre). La province EAFR, beaucoup plus riche que les précédentes, aussi bien en contenu chlorophyllien (pic à 6 mg) que en carbone (pic à 25 gC), montre là un décalage de près de dix mois entre le pic de chlorophylle (juin-août) et celui de carbone (mars-mai). Dans la zone Réunion, la saison la plus favorable au développement de biomasse planctonique serait ainsi le printemps. Longhurst (1998) précise toutefois que les *maxima* de chlorophylle et de carbone dans l'océan Indien sont soumis à une très forte variabilité spatio-temporelle.

⁷⁰ plus généralement de la pycnocline, puisque aux alentours du Courant Sud Equatorial particulièrement, les effets de la salinité peuvent être plus marquants que ceux de la température pour caractériser la couche de mélange

Références bibliographiques

- Adlerstein S.A., Welleman H.C., Diel variation of stomach contents of North Sea cod (*Gadus morhua*) during a 24-h fishing survey: an analysis using generalized additive models, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 2000, pp. 2363-2367.
- Agenbag J.J., Richardson A.J., Demarcq H., Fréaon P., Weeks S., Shillington F.A., Estimating environmental preferences of South African pelagic fish species using catch size- and remote sensing data, *Progress in Oceanography*, 59, 2003, pp. 257-300.
- Ah-Nième D., Approche anthropologique d'un processus d'innovation: pêche artisanale et dispositifs de concentration de poissons à l'île de La Réunion., Université de La Réunion, Rapport de stage Ifremer/PTR2 de DEA Lettres et Sciences Sociales, option anthropologie, 1997.
- Akaike H., A new look at statistical model identification, *IEEE Transactions on Automatic Control*, AC-19 (6), 1974, pp. 716-723.
- Allain G., Modélisation biophysique pour la prévision du recrutement, couplage stochastique d'un modèle individu-centré de croissance larvaire avec un modèle hydrodynamique 3D pour développer un indice de recrutement de l'anchois dans le golfe de Gascogne, Ifremer, Thèse de doctorat ENSAR, Spécialisation halieutique, 2004, pp. 184.
- Anneville O., Cury P., Le Page C., Treuil J.P., Modelling fish spatial dynamics and local density-dependance relationships: detection of patterns at a global scale, *Aquatic Living Resources*, 11 (5), 1998, pp. 305-314.
- Austin M.P., Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling, *Ecological Modelling*, 157, 2002, pp. 101-118.
- Bailey M.C., Maravelias C.D., Simmonds E.J., Changes in the spatial distribution of autumn spawning herring (*Clupea harengus* L.) derived from annual acoustic surveys during the period 1984-1996, *ICES Journal of Marine Science*, 55, 1998, pp. 545-555.
- Bakun A., Patterns in the ocean, California Sea Grant College System, NOAA, California, USA, 1996, 323 p.
- Barry S.C., Welsh A.H., Generalized additive modelling and zero inflated count data, *Ecological Modelling*, 157, 2002, pp. 179-188.
- Baudry N., Petit M., Dagorn L., Halieutique et inventaire satellitaire des hauts-fonds, océan Indien occidental, Association Thonière/COI, APROPECHE, ORSTOM-SEAS, SEAFLOOR IMAGING INC., Rapport Scientifique du Projet Thonier Régional Phase II, La Réunion, 1994, 171 p.
- Bertrand A., Le système thon-environnement en Polynésie Française: caractérisation de l'habitat pélagique, étude de la distribution et de la capturabilité des thons, par méthodes acoustiques et halieutiques, Thèse de doctorat en Halieutique, ENSAR Rennes, France, 1999, 315 p.
- Bigelow K.A., Boggs C.H., He X., Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the U.S. North Pacific longline fishery, *Fisheries Oceanography*, 8 (3), 1999, pp. 178-198.
- Boggs C.H., Depth, capture time and hooked longevity of longline-caught pelagic fish: timing bites of fish with chips, *Fishery Bulletin*, 90, 1992, pp. 642-658.

- Borets L.A., Darnitsky V.B., Influence of hydrodynamic processes on the fish productivity of the thalassobathyal: the example of the hawaiian submarine ridge, *Izvestiya of the Pacific Ocean Scientific Research Institute for Fisheries and Océanography (TINRO)*, Vladivostok, vol 107, 1983, pp. 47-55.
- Brink H.K., On the generation of seamount-trapped waves, *Deep-Sea Research*, 37 (10), 1990, pp. 1569-1582.
- Brink H.K., The effect of stratification on seamount-trapped waves, *Deep-Sea Research*, 36 (6), 1989, pp. 825-844.
- Carey F.G., Further Acoustic Telemetry Observations of Swordfish., in: Stroud R.H. (Ed.), *Proceedings of the 2nd International Billfish Symposium, Planning the Future of Billfishes, Research and Management in the 90s and Beyond*, Kalia-Kona, Hawaii, USA, National Coalition for Marine Conservation, Inc., Marine Recreational Fisheries, Part 2: Contributed Papers, Savannah, Georgia, USA, 1990, pp. 103-22.
- Carey F.G., Robison B.H., Daily patterns in the activities of swordfish *Xiphias gladius* observed by acoustic telemetry, *Fishery Bulletin*, 79 (2), 1981, pp. 277-292.
- Chambers J.M., Hastie T.J. (Eds.). *Statistical models in S*. Pacific Grove, CA: S. Wadsworth & Brooks/Cole Computer Science Series, 1992, 608 p.
- Constantin de Magny G., Desruisseaux M., Petit M., Analyse des relations entre environnement et captures palangrières (pêcheerie réunionnaise): 1ère partie - de la statistique élémentaire à l'analyse de co-inertie, in: Anonymous, *Rapport final du projet Palangre Réunion (PPR), action n°4*, IRD-Unité ESPACE/SEASnet, 2001a, pp. 176-197.
- Constantin de Magny G., Desruisseaux M., Petit M., Analyse des relations entre environnement et captures palangrières (pêcheerie réunionnaise): 2ème partie - les modèles linéaires généralisés, in: Anonymous, *Rapport final du projet Palangre Réunion (PPR), action n°4*, IRD-Unité ESPACE/SEASnet, 2001b, pp. 198-209.
- Dagorn L., Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle, Thèse de doctorat en Halieutique, ENSAR, Rennes, 1994, 227 p.
- Dagorn L., Bach P., Josse E., Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean, determined using ultrasonic telemetry, *Marine Biology*, 136, 2000a, pp. 361-371.
- Dagorn L., Fréon P., Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1999, pp. 984-993.
- Dagorn L., Menczer F., Bach P., Olson R.J., Co-evolution of movement behaviours by tropical pelagic predatory fishes in response to prey environment: a simulation model, *Ecological Modelling*, 134, 2000b, pp. 325-341.
- Daskalov G.M., Boyer D.C., Roux J.P., Relating sardine *Sardinops sagax* abundance to environmental indices in northern Benguela, *Progress in Oceanography*, 59, 2003, pp. 257-274.
- Daskalov G.M., Relating fish recruitment to stock biomass and physical environment in the Black Sea using generalized additive models, *Fisheries Research*, 41, 1999, pp. 1-23.

- De Angelis D.L., Yeh G.T., An Introduction to Modeling Migratory Behavior of Fishes, in: McCleave J.D., Arnold G.P., Dodson J.J., Neill W.H. (Eds.), *Mechanisms of Migration in Fishes*, Plenum Press, New-York and London, 1984, pp. 445-469.
- De Martini E.E., Stock structure, in: DiNardo G.T. (Ed.), *Proceedings of the Second International Pacific Swordfish Symposium*, Hawaii, USA, NOAA, NOAA Technical Memorandum NMFS, Honolulu, Hawaii, 1999.
- Denis V., Lejeune J., Robin J.P., Spatio-temporal analysis of commercial trawler data using General Additive models: patterns of Loliginid squid abundance in the north-east Atlantic, *ICES Journal of Marine Science*, 59, 2002, pp. 633-648.
- Desruisseaux M., Petit M., Gardel L. *et al.*, Des phénomènes physiques aux paramètres océanographiques, in: Anonymous, *Rapport final du projet Palangre Réunion (PPR), action n°4*, IRD-Unité ESPACE/SEASnet, 2001a, pp. 20-44.
- Desruisseaux M., Petit M., Gardel L., SEASview: un logiciel d'extraction des données environnementales, in: Anonymous, *Rapport final du projet Palangre Réunion (PPR), action n°4*, IRD-Unité ESPACE/SEASnet, 2001b, pp. 139-174.
- Dingle H., *Migration, the biology of life on the move*, Oxford university Press, New-York, 1996, 474 p.
- Donguy J.R., Une année d'observations de surface dans la zone de mousson de la partie occidentale de l'océan Indien, *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, vol XII, n° 2, 1974, pp. 117-128.
- Draganik B., Cholyst J., Temperature and moonlight as stimulators for feeding activity by swordfish, *Reports of the Sea Fisheries Institute*, 22, 1986, pp. 73-84.
- Dreyfus-Leon M., Individual-based modelling of fishermen search behaviour with neural networks and reinforcement learning, *Ecological Modelling*, 120, 1999, pp. 287-297.
- Fiedler P.C., Bernard H.J., Tuna aggregation and feeding near fronts observed in satellite imagery, *Continental Shelf Research*, 7 (8), 1987, pp. 871-881.
- Folsom W.B., Weidner D.M., Wildman M.R., Executive Overview - Swordfish Fisheries. Volume I, in: *World Swordfish Fisheries: An Analysis of Swordfish Fisheries, Market Trends and Trade Patterns, Past-Present-Future.*, Office of Science and Technology, National Marine Fisheries Service, NOAA, U.S. Department of Commerce, Silver Spring, Maryland, vol NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-23, 1997, 53 p.
- Fonteneau A., Monts sous-marins et thons dans l'Atlantique tropical oriental, *Aquatic Living Resources*, 4, 1991, pp. 13-25.
- Fréon P., Misund O. A., *Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment*, Coll. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, 1999, 348 p.
- Gaertner J.-C., Poisson F., Taquet M., Analyse des interactions entre les captures de grands pélagiques de la flottille palangrière réunionnaise et les conditions de pêche (caractéristiques techniques, environnement), Poisson F., Taquet M., (Eds.), *L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable*, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, 98/1212978/F, 2001, pp. 106-127.

Garcia-Cortes B., Mejuto J., Sex ration patterns and gonadal indices of the swordfish (*Xiphias gladius*) caught by the spanish surface longline fleet in the Indian ocean, IOTC, WPB-03-04, IOTC Proceedings n°6, 2003, pp. 287-299.

Gascuel D., Efforts et puissances de pêche: redéfinition des concepts et exemple d'application, in.: Gascuel D., Durand J.-L., and Fonteneau A. (Eds.), Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques, actes du premier forum de l'AFH, Rennes, ORSTOM éditions, Colloques et séminaires, Paris, 1995, pp. 159-181.

Gong Y., Kim Y.S., An D.H., Abundance of Neon Flying Squid in Relation to Oceanographic Conditions in the North Pacific, In: Ito J.e.al. (Eds.), INPFC Symposium on biology, distribution, and stock assesment of species caught in the high seas driftnet fisheries in the North Pacific Ocean, International North Pacific Commission, Bulletin of the North Pacific Commission, Vancouver, Canada, 1983, pp. 191-204.

Gordon M.S., Oxygen consumption of red and white muscles from tuna fishes, Science, 159, 1968, pp. 87-90.

Guisan A., Edwards Jr. T.C., Hastie T., Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene, Ecological Modelling, 157, 2002, pp. 89-100.

Guyomarc'h J.-C., Ethologie, coll. Abrégés, ed. 2nd, Masson, Paris, 1995, 241 p.

Hanamoto E., Effect of Oceanographic environment on Bigeye Tuna Distribution, Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography, 51 (3), 1987, pp. 203-216.

Hastie T. J., Tibshirani R. J., Generalized Additive Models, Coll. Monographs on Statistics and Applied Probability, 43, Chapman & Hall, London, 1990, 335 p.

Hernandez-Garcia V., The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods, Fishery Bulletin, 93 (2), 1995, pp. 403-411.

Herron R.C., Leming T.D., Li J., Satellite-detected fronts and butterfly aggregations in the northeast Gulf of Mexico, Continental Shelf Research, 9 (6), 1989, pp. 569-588.

Heudin J.-C., La Vie Artificielle, Coll. Systèmes Complexes, Hermès, Paris, 1994, 267 p.

Highley E., The International Indian Ocean Expedition: Australia's Contribution, CSIRO, Div. of Fisheries and Oceanography, Melbourne, Australia, Technical Paper N°28, 1968, 43 p.

Hoelker F., Breckling B., Influence of activity in a heterogeneous environment on the dynamics of fish growth: an individual-based model of roach, Journal of Fish Biology, 60 (5), 2002, pp. 1170-1189.

Humston R., Ault J.S., Lutcavage M., Olson D.B., Schooling and migration of large pelagic fishes relative ton environmental cues, Fisheries Oceanography, 9 (2), 2000, pp. 136-146.

Huth A., Wissel C., The simulation of fish schools in comparison with experimental data, Ecological Modelling, 75/76, 1994, pp. 135-145.

IOTC, Report of the 2nd Session of the IOTC Working Party on Billfish, Saint-Gilles, La Réunion, IOTC-SC-01-07, 2002, 41 p.

Josse E., Dagorn L., Bertrand A., Typology and behaviour of tuna aggregations around fish aggregating devices from acoustic surveys in French Polynesia, Aquatic Living Resources, 13 (2000), 2000, pp. 183-192.

- Kaneko J., Bartram P., Miller M., Marks J., The Importance of Local Knowledge in Fisheries Management, PFRP, Pelagic Fisheries Research Program, Joint Institute for Marine and Atmospheric Research, Honolulu, Hawaii, USA, vol 6, 1, 2001, pp. 3-6.
- Laurs M.R., Fiedler P.C., Montgomery D.R., Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites, Deep-Sea Research, 31 (9), 1984, pp. 1085-1099.
- Leblanc J.-L., Jean-Luc LEBLANC [Web Page], 1998 (Available at <http://indianocean.free.fr>)
- Lehmann A., Overton J.M., Leathwick J.R., GRASP: generalizd regression analysis and spatial prediction, Ecological Modelling, 157, 2002, pp. 189-207.
- Leroy C., Barbaroux O., Observations physiques et chimiques effectuées sur le milieu marin autour de l'île de La Réunion, ISTPM, Nantes, France, Rapport ISTPM, 1979, 15 p.
- Lokkeborg S., Pina T., Effects of setting time, setting direction and soak time on longline catch rates, Fisheries Research, 32, 1997, pp. 213-222.
- Longhurst A., Ecological Geography of the Sea, Academic Press, San Diego, USA, 1998, 398 p.
- Lorenz K., Les fondements de l'éthologie, Coll. Champs, Flammarion, 1984, 426 p.
- Mac Call A. D., Dynamic Geography of Marine Fish Populations, Coll. Books in Recruitment Fishery Oceanography, Washington Sea Grant Program, distributed by University of Washington Press, Seattle and London, 1990, 153 p.
- Marchal E., Josse E., Lebourges-Dhaussy A., Prédateurs et proies: une approche acoustique, Océanis, 22 (1), 1998, pp. 117-132.
- Marsac F. and Potier M., On-Going Research Activities on the Trophic Ecology of Swordfish (*Xiphias gladius*) in the Western Indian Ocean, IOTC, Report of the 2nd Session of the IOTC Working Party on Billfish, Saint-Gilles, La Réunion, 2002.
- Marsac F., Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière hauturière tropicale dans l'océan Indien occidental, Thèse de doctorat en Océanographie Biologique, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 1992, 353 p.
- Marsac F., White W.B., Tourre Y.M., Coupling of Tuna Catch and Planetary Waves on Interannual Timescales in the Indian Ocean , *in Press*.
- Maury O., Gascuel D., Marsac F., Fonteneau A., De Rosa A.-L., Hierarchical interpretation of nonlineay relationships linking yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) distribution to the environment in the Atlantic Ocean, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58, 2001, pp. 458-469.
- Maury O., Modélisation spatiale en halieutique, Approche par simulateur sous SIG, Application à la modélisation hiérarchique de la population de thons albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique tropical, Thèse de doctorat en Halieutique, Rennes, France, 1998, 354 p.
- Monteiro L.R., Lopes H.D., Merucry Content of Swordfish, *Xiphias gladius*, in Relation to Length, Weight, Age and Sex, Marine Pollution Bulletin, 21 (6), 1990, pp. 293-296.
- Moreau R., L'approche objets, concepts et techniques, Coll. MIPS (Méthodes Informatiques et Pratiques des Systèmes), Masson, Paris, France, 1995, 302 p.

- Moyle P. B., Cech J. J. Jr., Fishes- an introduction to Ichthyology, ed. n°3, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA, 1996, 590 p.
- Mullon C., Freon P., Parada C., Van Der lingen C., Huggett J., From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela, Fisheries Oceanography, 12 (4-5), 2003, pp. 396-406.
- Murata M., Hayase S., Life history and biological information on flying squid (*Ommastrephes bartrami*) in the North Pacific Ocean, In: Ito J.e.al. (Eds.), INPFC Symposium on biology, distribution, and stock assesment of species caught in the high seas driftnet fisheries in the North Pacific Ocean, International North Pacific Commission, Bulletin of the North Pacific Commission, Vancouver, Canada, 1983, pp. 147-82.
- Musyl M.K., Brill R.W., Boggs C.H., Curran D.S., Kazama T.K., Seki M.P., Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data., Fisheries Oceanography, 12, 2003, pp. 152-169.
- Myers R.A., Worm B., Rapid worldwide depletion of predatory fish communities, Nature, 423, 2003, pp. 280-283.
- Neill W.H., Mechanisms of Fish Distribution in Heterothermal Environments, American Zoologist, 19, 1979, pp. 305-317.
- Olson D.B., Hitchcock G.L., Mariano A.J., Ashjian C.J., Peng G., Nero R.W., Podesta G.P., Life on the edge: Marine life and fronts, Oceanography, 7 (2), 1994, pp. 52-60.
- Olson D.B., Polovina J.J., Local-scale swordfish fisheries oceanography, in: DiNardo G.T. (Ed.), Proceedings of the Second international pacific swordfish symposium, Hawaii, USA, NOAA, NOAA Technical Memorandum NMFS, Honolulu, Hawaii, 1999, 240 p., pp. 173-8.
- Palko B.J., Beardsley G.L., Richards W.J., Synopsis of the biology of swordfish, *Xiphias gladius* Linnaeus, NOAA Tech. Rep., Seattle, NMFS/S 127, 1981, pp. 21.
- Pearcy W.G., Biology of the Transition Region, In: Wetherall J.A., (ed.), Biology, oceanography and fisheries of the North Pacific Transition Zone, US Dept. Commer., NOAA Technical Report NMFS, vol 105, 1991.
- Pelletier D., Dynamique spatiale et saisonnière des pêcheries démersales et benthiques: caractérisation, modélisation et conséquences pour la gestion par Zones Marines Protégées , Université de Montpellier II, Habilitation à Diriger des Recherches, 2003, pp. 281.
- Petit M., Dagorn L., Lena P., Slepoukha M., Ramos A., Stretta J.-M., Oceanic Landscape Concept and Operational Fisheries Oceanography, Mémoires De L'Institut Océanographique De Monaco, 18, 1994, pp. 85-97.
- Piet G.J., Using external information and GAMs to improve catch-at-age indices for North Sea plaice and sole, ICES Journal of Marine Science, 59, 2002, pp. 624-632.
- Piton B., Particularités météorologiques et océanographiques des parages du banc des Seychelles (océan Indien), Cahiers de l'ORSTOM, série Océanographie, vol XIV, n° 4, 1976, pp. 289-299.
- Podesta G.P., Browder J.A., Hoey J.J., Exploring the association between swordfish catch rates and thermal fronts on U.S. longline grounds in the western North Atlantic, Continental Shelf Research, 13 (2/3), 1993, pp. 253-277.

- Poisson F., Guyomard D., Description de la technique et des stratégies de pêche de la flottille palangrière réunionnaise, in: Poisson F., Taquet M., (Eds.), L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, 98/1212978/F, 2001, pp. 61-78.
- Poisson F., Marjolet C., Mete K., Vanpouille M., Evaluation du phénomène de déprédation dû aux mammifères marins, in: Poisson F., Taquet M., (Eds.), L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, 98/1212978/F, 2001, pp. 231-247.
- Poisson F., Reynaud J.-F., Etude du comportement des principales espèces pélagiques capturées par la pêcherie réunionnaise, in: Poisson F., Taquet M., (Eds.), L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, 98/1212978/F, 2001, pp. 79-105.
- Poisson F., Structuration et mise en place d'une base de données halieutiques spatio-temporelles géoréférencées pour le suivi des pêcheries palangrières dans le sud-ouest de l'océan Indien, in: Poisson F., Taquet M., (Eds.), L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, 98/1212978/F, 2001, pp. 9-58.
- Poisson F., Taquet M. (Eds.), L'espadon: de la recherche à l'exploitation durable, Programme Palangre Réunionnais (PPR), IFREMER, n° 98/1212978/F, 2001, 247 p.
- Poisson F., Tessier E., Roos D., René F., Conand F., Recent development of Swordfish, *Xiphias gladius*, Longline Fisheries near Reunion Island, Soutwestern Indian Ocean, Barret I., Sosa-Nishizaki O., Bartoo N. (Eds.), Biology and Fisheries of Swordfish, *Xiphias gladius*; Proceedings of the International Pacific Swordfish Symposium, Ensenada, Mexico, NOAA, NOAA Technical Report NMFS, Seattle, Washington, USA, 1998, 276 p.,pp. 89-100.
- Polacheck T., Measures of effort in tuna longline fisheries: changes at the operational level, Fisheries Research, 12, 1991, pp. 75-87.
- Porter J.M., Perspective on atlantic (and mediterranean) swordfish fisheries and assesments: the ICCAT experience, in: DiNardo G.T. (Ed.), Proceedings of the Second international pacific swordfish symposium, Hawaii, USA, NOAA, NOAA Technical Memorandum NMFS, Honolulu, Hawaii, 1999, 240 p.,pp. 77-91.
- Power J.H., May L.N.Jr., Satellite observed Sea-surface Temperatures and Yellowfin Tuna Catch and Effort in the Gulf of Mexico, Fishery Bulletin, 89 (3), 1991, pp. 429-439.
- Railsback S.F., Harvey B.C., Analysis of habitat-selection rules using an individual-based model, Ecology, 83 (7), 2002, pp. 1817-1830.
- Reuter H., Breckling B., Selforganisation of fish schools: an object-oriented model, Ecological Modelling, 75/76, 1994, pp. 147-159.
- Rodhouse P. G., Dawe E. G., O'Dor R. K. (Eds.), Squid recruitment dynamics, The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability, Coll. Fao Fisheries Technical Paper,376, FAO, Rome, 1998, 273 p.
- Rogers A.D., The biology of seamounts, Advances in Marine Biology, 30, 1994, pp. 305-350.
- Roos D., Tessier E., Guyomard D., Evolution du secteur halieutique à La Réunion de 1990 à 1996, Ifremer, n° DRV/RH/RST/98-14, Le Port, La Réunion, 1998, 69 p.

Schoeman D.S., Richardson A.J., Investigating biotic and abiotic factors affecting the recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 276, 2002, pp. 67-81.

Seki M.P., Basin-scale swordfish habitat assesment and fishery dynamics session, in: DiNardo G.T. (Ed.), *Proceedings of the Second international pacific swordfish symposium*, Hawaii, USA, NOAA, NOAA Technical Memorandum NMFS, Honolulu, Hawaii, 1999, 240 p.,pp. 179-83.

Seki M.P., Polovina J.J., Kobayashi D.R., Bidigare R.R., Mitchum G.T., An oceanographic characterization of swordfish (*Xiphias gladius*) longline fishing grounds in the springtime subtropical North Pacific, *Fisheries Oceanography*, 11 (5), 2002, pp. 251-266.

Shin Y.-J., Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centré, Thèse de doctorat en Biomathématiques, Université de Paris 7 - Denis Diderot, Paris, France, 2000, 245 p.

Simpson M.R., Walsh S.J., Changes in the spatial structure of Grand Bank yellowtail flounder: testing MacCall's basin hypothesis, *Journal of Sea Research*, 51, 2004, pp. 199-210.

Sinclair M., *Marine Populations, an essay on population regulation and speciation*, Coll. Books in Recruitment Fishery Oceanography, Washington Sea Grant Program, distributed by University of Washington Press, Seattle and London, 1987, 252 p.

Smith W.H.F., Sandwell D., Global seafloor topography from satellite altimetry and ship depth soundings, *Science*, 277, 1997, pp. 1956-1962.

Soulié J.-C., Modélisation de l'environnement dans les Systèmes Multi-Agents, in: Colloque SMAGET, Clermont-Ferrand, France, 1998.

Soulié J.-C., Vers une approche multi-environnements pour les agents, Thèse de doctorat en Informatique, Université de La Réunion, 2001, 157 p.

Stefansson G., Palsson O.K., Statistical evaluation and modelling of the stomach contents of Icelandic cod (*Gadus morhua*), *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1997, pp. 169-181.

Stretta J.-M., Contribution de la télédétection aérospatiale à l'élaboration des bases de l'halieutique opérationnelle: l'exemple des pêcheries thonières tropicales de surface (aspect prédictif), Thèse de doctorat en Sciences naturelles, Université de Paris VI, Paris, France, 1991, 143 p.

Stretta J.-M., La télédétection infrarouge thermique peut-elle aider à la prévision des zones de pêche? La réponse praxéologique, in: Petit M., Stretta J.-M., *Halieutique, océanographie et télédétection. Contributions françaises aux colloques franco-japonais. Thème: télédétection*, Tokyo-Shimizu, Japon, Institut Océanographique de Monaco, Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, 1990, 229 p.,pp. 173-98.

Swartzman G., Silverman E., Williamson N., Relating trends in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) abundance in the Bering Sea to environmental factors, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 1995, pp. 369-380.

Taylor G.I., Motions of solids in fluids when the flow is not irrotational, *Proc. R. Soc. Lond., A* (93), 1917, pp. 99-113.

Tenenhaus M., *La régression PLS, théorie et pratique*, Technip, Paris, 1998, 254 p.

Theraulaz G., Spitz F. (Coord.), Auto-organisation et comportement, Coll. Systèmes Complexes, Hermès, Paris, 1994, 293 p.

Tomassone R., Lesquoy E., Millier C., La régression, nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique, Coll. Activités scientifiques et agronomiques de l'INRA, 13, Masson, Paris, 1983, 180 p.

Tchernia P., Océanographie générale, description physique des océans et des mers, Ecole Nationale des Techniques Avancées, 1978, 257 p.

Uosaki K. and Takeuchi Y., CPUE Standardization of Pacific swordfish using the Japanese Longline data based on new format logbook, In: Boggs C.H. (Ed.), Proceedings of the 49th annual Tuna Conference, Lake Arrowhead, California, NOAA, NMFS, USA, 1998.

Vaboe R., Nottestad L., An individual based model of fish school reactions: Predicting antipredator behaviour as observed in nature, Fisheries Oceanography, 6 (3), 1997, pp. 155-171.

Venables W.N., Ripley B. D., Modern Applied Statistics with S-PLUS, Coll. Statistics and Computing, ed. 2nd, Springer, New-York, 1997, 548 p.

Walsh W.A., Kleiber P., Generalized additive model and regression tree analyses of blue shark (*Prionace glauca*) catch rates by the Hawaii-based commercial longline fishery, Fisheries Research, 53, 2001, pp. 115-131.

Ward P., Elscot S., Broadbill Swordfish: Status of world fisheries, Bureau of Rural Sciences, Canberra, 2000, 208 p.

Ward P., Myers R.A., Blanchard W., Fish lost at sea: the effect of soak time and timing on pelagic longline catches, Fisheries Bulletin, 102 (1), 2004, pp. 179-195.

Xiao Y., An individual-based approach to evaluating experimental designs for estimating rates of fish movement from tag recoveries, Ecological Modelling, 128, 2000, pp. 149-163.

Xiao Y., Use of generalized linear models in analyzing the catch and effort data on the western king prawn *Penaeus latisulcatus* Kishinouye in the Gulf St. Vincent, Australia, Fisheries Research, 68, 2004, pp. 67-82.

Yoder J.A., Ackleson S.G., Barber R.T., Flament P., Balch W.M., A line in the sea, Nature 371 (1994) 689-92.

Young J., Cowling A., and Stanley C., A two boat study of the relationship between swordfish catch rates and fine- and -broad scale physical and environmental variables off eastern Australia, in: SCTB, 13th Meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish, Noumea, New Caledonia, CSIRO Marine Research, SCTB13 Working Paper, Hobart Tasmania, Australia, 2000.