

Thèse présentée devant l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes
Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé
Spécialité Halieutique
par
Gwenhael ALLAIN

**MODELISATION BIOPHYSIQUE
POUR LA PREVISION 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**



Soutenue le 10 mai 2004 devant le jury composé de :
MM. Yvan Lagadeuc (président)
Pierre Petitgas (directeur)
Didier Gascuel (co-directeur)
Philippe Gros (rapporteur)
Claude Roy (rapporteur)
Michel Goujon (examineur)



Les populations exploitées par la pêche sont dépendantes du recrutement (nombre de jeunes poissons constituant la nouvelle classe d'âge annuelle) pour assurer leur renouvellement. Le recrutement varie en relation avec l'hydroclimat, phénomène à l'origine de fluctuations importantes des stocks, qui peuvent amplifier les effets de l'exploitation. La prévision du recrutement requiert des outils d'océanographie halieutique plus fiables que les analyses de corrélation à grande échelle entre abondance des stocks et paramètres climatiques.

Le recrutement dans la population est le résultat de l'intégration, sur une saison et sur de vastes zones océaniques, des survies aux stades larvaires sous la dépendance de mécanismes à petite échelle. Les modèles hydrodynamiques constituent un outil pour réaliser cette intégration. L'approche définie consiste à explorer puis modéliser les mécanismes d'interaction physique-biologie pour fournir une prévision du recrutement utilisable de manière opérationnelle en gestion des pêches.

Cette thèse s'inscrit dans une problématique scientifique générale en écologie, l'analyse de la variabilité et l'intégration des échelles spatio-temporelles. Son application concerne l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) dans le golfe de Gascogne, ressource importante pour l'Espagne et la France sur le plan économique et social. Le recrutement annuel constitue, en raison de la courte durée de vie de l'espèce, l'essentiel de la population exploitée par la pêche.

La méthodologie mise en oeuvre procède en trois grandes étapes :

1. Une phase d'*exploration* des interactions biophysiques et de *modélisation* de la croissance et de la survie à l'échelle individuelle. Pour approcher les mécanismes de la survie larvaire, on dispose essentiellement de données descriptives de la croissance passée (otolithes) d'individus prélevés en mer. La méthode utilisée consiste à se servir d'un modèle hydrodynamique pour reconstituer l'histoire de dérive de ces individus depuis leur naissance. Le long de ces trajectoires individuelles, on explore les relations entre l'évolution de leur croissance (réelle) et l'évolution des paramètres physiques calculés par le modèle hydrodynamique. Cette approche exploratoire permet de construire un modèle biophysique individu-centré de croissance et de survie.
2. Une phase de *simulation* et d'*intégration* de l'échelle individuelle à celle de la population, aboutissant à la prévision du recrutement. Des milliers de bouées virtuelles sont relâchées dans le modèle hydrodynamique de manière à reproduire la dynamique spatio-temporelle de la ponte. Le long de leurs trajectoires, on simule à l'aide du modèle biophysique les processus de croissance et de survie en fonction de l'environnement rencontré. Au bout de trois mois de dérive, on obtient une estimation du taux de survie pour chaque trajectoire. La somme de ces taux de survie sur l'ensemble de la saison constitue un indice de recrutement annuel. Cet indice est validé avec succès sur une série d'estimations annuelles du recrutement.
3. Une phase d'*analyse des simulations* réalisées à l'aide du modèle biophysique. La localisation des fenêtres spatio-temporelles de survie permet de mettre en lumière les mécanismes essentiels de la variabilité du recrutement aux différentes échelles : rétention des larves et des juvéniles dans les habitats favorables du plateau continental (accores) et effets de la turbulence. Ces mécanismes apparaissent directement liés aux variations de la direction et de l'intensité des vents au cours du printemps et de l'été. Le simulateur biophysique permet aussi d'étudier les propriétés de l'interaction entre la population (influyente sur la ponte) et l'environnement (influent sur la survie). Les écarts entre la distribution des pontes maximisant la survie (selon le modèle) et leur distribution réelle (selon des observations) font apparaître les effets de l'abondance et du comportement des différentes classes d'âge. Le simulateur permet de montrer une influence des stratégies de ponte (donc de la démographie du stock) sur le recrutement à une échelle pluriannuelle et ses implications théoriques sur la dynamique à moyen terme de la population en interaction avec un environnement variable.

Mots-clés : recrutement, prévision, interactions physique-biologie, modèle de croissance, otolithe, larves, juvéniles, modèles stochastiques, modèles de corrélation, modèles individu-centrés, modèle de ponte, modèle de survie, intégration des échelles, échelles spatio-temporelles, relation stock-recrutement, interaction stock-environnement, dynamique des populations, gestion des pêches, méso-échelle, rétention, turbulence, upwelling, anchois, golfe de Gascogne.

Biophysical modelling for recruitment prediction

Abstract

Exploited fish populations are dependent on recruitment (i.e. size of the new year class) to sustain their abundance. Recruitment variations are related to hydroclimatic variations and may accentuate the detrimental effects of fishing. Recruitment prediction requires accurate fisheries oceanographic tools, which are expected to be more reliable than large-scale correlation analyses between fish abundance and climate variables.

Recruitment is the result of the integration over a season and large oceanic areas of processes affecting larval survival, which are dependent on small-scale mechanisms. Hydrodynamic models are a tool to perform this integration. This thesis aims at exploring and modelling physical-biological interaction mechanisms in order to provide recruitment predictions usable for fisheries management.

This thesis integrates into general scientific problematics in ecology, variability analysis and space-time scale integration. It is applied to the case of Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay, an important social and economic resource for Spain and France. Due to the short life of the species, the fishery mainly relies on the success of annual recruitment.

The methodology developed proceeds in three stages :

1. *Exploration* of biophysical interactions and *modelling* of growth and survival at the individual scale. To tackle larval survival mechanisms, the main data available are past growth (otolith) records of individuals sampled at sea. The drift history of these individuals is reconstructed by a back-tracking procedure using hydrodynamic simulations. Along the individual trajectories obtained, the relationships between real growth variation and variations in physical parameters (estimated by hydrodynamic simulations) are explored. These relationships are then used to build and adjust individual-based growth and survival models.
2. *Simulation* and *integration* from individual to population scale, leading to recruitment prediction. Thousands of virtual buoys are released in the hydrodynamic model in order to reproduce the space-time spawning dynamics. Along the buoy trajectories (representative of micro-cohorts), the biophysical model is run to simulate growth and survival as a function of environment encountered. The survival rate after three months of drift is estimated for each micro-cohort. The sum of all these survival rates over the season constitutes an annual recruitment index. This index is successfully validated over a series of recruitment estimations.
3. Biophysical *simulation analyses*. Space-time survival windows are first localised and analysed, which highlights the main mechanisms responsible for recruitment variability at the different scales: retention of larvae and juveniles in favourable habitats over the shelf margins and turbulence effects. These mechanisms are related to the variations of wind direction and intensity during spring and summer. The biophysical simulator is then used to study the properties of the interaction between the population (influence on spawning) and its environment (influence on survival). The differences between the real spawning distribution (according to field surveys) and the spawning distribution that would maximise survival (according to the biophysical model) reveal the effects of the abundance and spawning behaviour of the different age classes. The simulator shows the influence of spawning strategies (i.e. of the stock demography) on recruitment on a multiannual scale and its theoretical implications on the mid-term dynamics of the population interacting with a variable environment.

Key words : recruitment, prediction, physical-biological interactions, otolith, growth, survival, individual-based models, scale integration, stock-recruitment relation, stock-environment interaction, population dynamics, fisheries management, retention, turbulence, upwelling, anchovy, Bay of Biscay.

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à **Pierre Petitgas** qui m'a donné la chance de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions. Ce travail doit beaucoup à ses idées. Sa grande compétence, sa curiosité touchant à une variété de domaines et son esprit de rigueur ont rendu ses critiques et ses conseils toujours constructifs et pertinents. Sa disponibilité, son enthousiasme et sa confiance sans faille ont constitué un encouragement constant. Travailler ensemble fut un réel plaisir et je souhaite que cette expérience puisse se renouveler à l'avenir. Qu'il reçoive ici l'expression de toute mon amitié, scellée dans la lutte impitoyable contre la mafia du Sentier choletais !

Je souhaite remercier tout particulièrement **Pascal Lazure** : il est rare de rencontrer une personne qui marie autant de compétence, d'humour et de modestie. Il m'a ouvert au monde de l'océanographie physique et opérationnelle, à la traque des mécanismes qui font vivre le golfe, sensibles au moindre changement de régime des vents. Ce travail repose pour beaucoup sur la qualité de son modèle hydrodynamique, outil aux innombrables applications scientifiques, et aux heures qu'il a généreusement passées à faire et refaire tourner des simulations toujours plus gourmandes en octets. Que ce féru de l'habitat benthique reçoive toute ma reconnaissance du haut de son promontoire dominant le mythique Minou.

Je tiens à remercier spécialement **Didier Gascuel**, qui m'a toujours étonné, depuis les premiers cours d'halieutique, par la finesse de son jugement et la richesse de ses connaissances en dynamique des populations. Ses remarques et ses conseils perspicaces ont constitué une aide et un soutien efficace tout au long de ma thèse. Qu'il soit reconnu ici pour l'action dynamique qu'il mène au service de l'halieutique et de ses progrès.

Je suis également très reconnaissant à **Philippe Gros, Claude Roy, Yvan Lagadeuc et Michel Goujon** qui ont accepté d'évaluer mon travail et l'ont enrichi par leurs multiples remarques et réflexions.

Merci à **Patrick Grellier** dont la compétence, la patience et la rigueur, à terre ou en mer, pour lire les otolithes d'anchois à la loupe binoculaire ou diriger une salle de tri n'ont pour égal que sa connaissance encyclopédique des qualités gustatives des poissons et des coins à champignons.

Je remercie le **Comité National des Pêches Maritimes et Elevages Marins** (Commission Anchois-Sardine), les **comités régionaux** de la Turballe et de St-Gilles-Croix-de-Vie et tout particulièrement **M. Jean-Marc Rio**, qui ont permis le financement de cette thèse, en association avec la **région Pays de Loire et l'Ifremer**.

Cette thèse doit beaucoup aux travaux de terrain réalisés nuit et jour en mer lors de campagnes successives dans le golfe de Gascogne, sur des navires de l'Ifremer et de l'Azti. Je mesure la valeur des données qui en sont issues et la chance d'avoir pu utiliser ces observations, sans lesquelles la modélisation resterait confinée à des sphères théoriques et spéculatives. Que soient ici remerciés tous ceux qui ont permis, préparé et participé à ces campagnes, personnels d'Ifremer, de Genavir et de l'Azti.

Pour ce travail ainsi que pour le cadre professionnel exceptionnel et chaleureux qu'ils m'ont offert, je tiens à exprimer toute ma gratitude et mon amitié à l'ensemble des membres du Laboratoire d'Ecologie Halieutique de l'Ifremer de Nantes, tribu riche en personnalités attachantes, et en particulier à **Jacques Bertrand, Pierre Petitgas, Olivier Le Pape, Benjamin Planque, Jean-Charles Poulard, Paul Bourriau, Jacques Massé, Daniel Halgand, Pierre Beillois, Yves Désaunay, Daniel Guérault et Daniel Woerhling**. Certains moments passés en leur compagnie resteront des souvenirs inoubliables, comme ces aubes incertaines passées ensemble à dénombrer les œufs d'anchois dans des échantillons tout juste prélevés à la mer et glissant au gré d'un généreux roulis, nos sens balancés entre les bruissements des vagues et les effluves de viennoiseries provenant de la cuisine du bord.

*Je tiens à faire une mention spéciale à **Jean-Charles Poulard** pour l'atmosphère sereine qu'il a apportée à notre espace de travail, à **Annick Radenac** pour l'attention chaleureuse et le bon goût (parfois truffé ou nougaté) qu'elle sait marier à ses compétences de documentaliste et à **Olivier Le Pape** pour ses conseils, sa contagieuse bonne humeur et ses bons mots égrenés à chaque foulée lors de nos escapades oxygénantes de la mi-journée.*

*Merci également à tous les membres du Laboratoire de Mathématiques Appliquées à l'Etude des Ressources Halieutiques et Aquacoles pour leurs conseils et leur attention, en particulier à **Olivier Berthelé** (pour ses astuces en C et son humour-mitraillette), **Stéphanie Mahévas**, **Verena Trenkel**, **Benoît Mesnil**, **André Forest**, **Marie-Joëlle Rochet**, **Dominique Pelletier** et **Benoît Beliaeff**.*

*Un grand merci à **Frank Dumas**, **Anne-Marie Jégou**, **Francis Gohin** et l'équipe d'Ifremer DEL-AO à Brest et à **Jean-Pierre Durbec** du Centre d'Océanologie de Marseille.*

*Quelques rencontres ont été l'occasion de riches échanges scientifiques qui ont permis de préciser ou de compléter certains aspects de la thèse. Merci à **Francisco Werner**, **Charles Hannah**, **John Dower**, **Pierre Pepin**, **Pierre Fréon**, **Claude Roy**, **Christian Mullon**, **Andrew Bakun**, **Olivier Maury**, **Patrick Lehodey**, **Jean-Marc Fromentin**, **Oyvind Fiksen**, **Keith Brander**, **Brian MacKenzie**, **Andrés Uriarte**, **Lorenzo Motos**, **Guillermo Boyra**, **Steven Campana** et **Beatriz Morales-Nin**.*

Au-delà du monde du travail, je souhaite remercier toutes les personnes qui m'ont soutenu et accompagné durant ces années de thèse et chez lesquelles le sujet anchois (merci à lui au passage) a souvent suscité un mélange d'intérêt amusé et de sympathie.

*Merci infiniment à mon épouse **Rozenn**, à qui je ne saurais témoigner toute ma reconnaissance et dont je ne saurais conter toutes les qualités en moins de deux nouvelles pages,*

*Merci à ma **famille**, dont l'amour et la confiance m'ont aidé à réaliser mes projets,*

*Merci à ces amis, sans qui ces années de thèse n'auraient pas eu la même saveur : **Hervé Prigent**, **Antoine Royant**, et le Captain Amundsen, **Ivan Berthelot** "de Gibraltar" et le Baldi, **Xavier Quentin** et **Catherine Nadan**, **Jean-Luc Lemalade**, **Mathieu Doray**, **Jean-Marc Cochet**, **Cédric Ponsonnet**, **François Verster**, **Magali Ginel**, **Emmanuel Dulieu**, la famille **Métayer**, **Ivy II**, **Julien Savary**, **Aude Belleu**, **Thomas Bonneau** et **Delphine**, **Hélène Yver**, **Jean Raison** et **Loukoum**, **Anne-Gaëlle Yvinec**, **Anis Ben Ali**, la **Carioca**, **Marco Kienzle**, **Damien Rusquet**, **Olivier Daniel**, **Cédric Mané**, **Zélie Nisin**, **Laurent** et la **Perle**, **David Guyomard**, **Cédric Pincent**, **Gari Ramdeen** et **Martial Laurans**.*

Bonne lecture à vous.

Introduction	1
1. La relation environnement-recrutement à grande échelle : modèle de corrélation	11
<hr/>	
1.1. Les variations du recrutement	11
1.2. Un modèle de corrélation entre environnement et recrutement	12
1.3. Apports et limites du modèle	15
2. La relation environnement-survie à petite échelle : exploration par couplage physique-biologie le long de trajectoires et modélisation stochastique et individu-centrée de la croissance et de la survie	21
<hr/>	
2.1. Définition d'une approche lagrangienne adaptée à la modélisation du recrutement	21
2.1.1. Echelles du recrutement : démographie, temps et espace	21
2.1.2. Les études des processus de la vie larvaire	23
2.1.3. Les modèles lagrangiens individu-centrés	25
2.1.4. Approche mise en oeuvre et étapes de la modélisation	26
2.2. Détermination de l'histoire de croissance de larves et de juvéniles par analyse de la microstructure otolithaire	29
2.2.1. Croissance et survie	29
2.2.2. Données de croissance disponibles	30
2.2.3. Rétrocalcul de la date de naissance et de la croissance des larves et juvéniles	33
2.2.4. Caractérisation des histoires biologiques de croissance	35
2.3. Modèle de transport : sélection de trajectoires individuelles dans un modèle hydrodynamique 3D	39
2.3.1. Présentation du modèle hydrodynamique	39
2.3.2. Les processus forçants	41
2.3.3. Modélisation du transport des larves et juvéniles	42
2.3.4. Sélection de trajectoires dans le modèle hydrodynamique	45
2.4. Modèle de croissance : modélisation stochastique de la croissance en fonction des conditions physiques le long de trajectoires individuelles	49
2.4.1. Les variables physiques calculées le long des trajectoires	49
2.4.2. Construction des tableaux de couplage des données physiques et biologiques	52
2.4.3. Caractérisation des histoires physiques le long des trajectoires	55
2.4.4. Modélisation de la croissance larvaire et juvénile le long des trajectoires	57
2.4.4.1. Choix d'une méthode de modélisation : les GAM	57
2.4.4.2. Mise en oeuvre : sélection d'un modèle	58
2.4.4.3. Validation et sensibilité du modèle de croissance	66
2.5. Modèle de survie : modélisation de la mortalité liée à la croissance par reconstitution de micro-cohortes de larves et juvéniles	71
2.5.1. Utilisation du modèle hydrodynamique pour retrouver la connection spatio-temporelle entre larves et juvéniles	71
2.5.2. Mortalité liée à la croissance aux stades larvaires et juvénile	76
2.5.3. Modèle de survie liée à la croissance	80
Conclusion	84

3. De l'individu à la population : simulation, intégration et prévision du recrutement	87
<hr/>	
3.1. Modèle de ponte : reconstitution de la dynamique spatio-temporelle de ponte et validation du modèle de transport à l'échelle de la population	87
3.1.1. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de ponte	87
3.1.2. Validation du modèle de transport	94
3.2. Simulation du transport, de la croissance et de la mortalité le long des trajectoires	99
3.3. Intégration dans l'espace et le temps et calcul d'un indice de recrutement	103
3.4. Validation de l'indice de recrutement	106
Conclusion	109
4. Les dynamiques du recrutement : espace, temps, population, environnement. Etude des simulations et des propriétés de l'interaction stock-environnement	113
<hr/>	
4.1. Recrutement, espace et temps : localisation des fenêtres de survie	114
4.1.1. Détermination de l'origine des micro-cohortes de survivants	114
4.1.1.1. <i>Origine spatiale des survivants</i>	114
4.1.1.2. <i>Origine temporelle : les ogives annuelles de survie</i>	115
4.1.2. Evolution de la survie le long des trajectoires	116
4.1.3. Influence du transport sur la survie	118
4.2. Recrutement et environnement : les interactions physique-biologie aux différentes échelles	125
4.2.1. Influence des paramètres physiques et de l'habitat sur la survie le long des trajectoires	125
4.2.2. influence de la direction des vents sur la rétention des trajectoires	127
4.2.3. influence de l'intensité des vents sur la survie des micro-cohortes	131
Conclusion partielle	134
4.3. Recrutement et population : propriétés de l'interaction stock – environnement	135
4.3.1. Influence de la dynamique de ponte sur la survie	135
4.3.1.1. <i>Sensibilité du recrutement aux caractéristiques du modèle de ponte</i>	135
4.3.1.2. <i>Habitats de ponte potentiels, habitats de ponte réalisés</i>	137
4.3.1.3. <i>Dynamique de ponte : les écarts au modèle biophysique</i>	140
4.3.2. Dynamique du stock sous influence de l'environnement	145
4.3.2.1. <i>Biomasse critique et biomasse efficace</i>	146
4.3.2.2. <i>Simulation de la dynamique du stock sous scénarios environnementaux</i>	148
4.3.3. Influence de la démographie du stock sur la ponte et le recrutement	151
4.3.3.1. <i>Simulation de l'influence de la composition démographique du stock sur le recrutement annuel</i>	151
4.3.3.2. <i>Influence de la dynamique de ponte sur le recrutement à une échelle pluriannuelle</i>	155
Conclusion partielle	157
Schéma de fonctionnement du système d'interaction stock-environnement	157
Perspectives d'évolution du système	159
Conclusion générale	163
Bibliographie	171
Annexe	

à Rozenn

Introduction

Problématique générale

Les fluctuations des ressources halieutiques sont liées à la variabilité des effectifs des différentes classes d'âge qui composent les populations. L'impact de la variabilité du recrutement annuel (nombre de jeunes poissons constituant la nouvelle classe d'âge annuelle) est particulièrement sensible chez les espèces à durée de vie courte, notamment les petits pélagiques. De manière générale, la pêche a pour effet d'abaisser les effectifs des classes d'âge exploitées, donc l'espérance de vie dans les populations, c'est-à-dire de rendre la dynamique des populations plus dépendante des variations du recrutement (Longhurst, 1988).

Dans les avis scientifiques pour la gestion des pêches, l'approche traditionnelle est de considérer faute de mieux le recrutement comme un phénomène aléatoire, fluctuant autour d'une moyenne. La gestion des stocks halieutiques consiste à contrôler l'effet de la mortalité par pêche sur l'abondance et la démographie de la population, de façon à maintenir les paramètres de sa dynamique à un niveau assurant en moyenne un recrutement satisfaisant. On considère donc qu'il existe des points de référence pour la dynamique des populations soumises à la pêche, permettant de définir un niveau d'exploitation durable (Shepherd et Pope, 2002).

Or de nombreuses études montrent que le recrutement ne varie pas de manière aléatoire mais en relation avec l'hydroclimat (Longhurst, 1988 ; Heath, 1992). Des fluctuations importantes de stocks ont été reliées à des variations climatiques de grande ampleur à l'échelle de bassins océaniques (Cushing, 1995 ; Beamish *et al.*, 2000), indépendamment des effets la pêche. Les stocks de gadidés en mer du Nord ont par exemple été en augmentation dans les années 1970 avec de forts niveaux de recrutement alors que l'effort de pêche augmentait (Pope et Macer, 1996).

Larkin (1996) montre qu'une caractéristique commune des effondrements de stocks réside dans la conjonction, sur la même période, d'un effort de pêche élevé et d'une succession de faibles recrutements dus à des conditions environnementales défavorables. Le risque de surexploitation est d'autant plus sensible pour les espèces pélagiques, pour lesquelles la

capturabilité ne diminue pas forcément quand la taille des stocks diminue (Csirke, 1995). Horwood (2000) propose alors de changer les points de référence de la dynamique des populations exploitées quand des fluctuations non aléatoires du recrutement sont mises en évidence.

Cet objectif requiert des outils d'océanographie halieutique, permettant d'une part de déceler les changements de l'hydroclimat et d'autre part de prévoir leurs effets sur les populations de poissons. La pierre angulaire d'une telle prévision est la modélisation des interactions entre biologie et physique (Denman, 2000). Outre son côté pluridisciplinaire, ce domaine de recherche se positionne à mi-chemin entre les deux mondes séparés (Ulltang, 1998) de l'évaluation pour la gestion des pêches et de l'écologie marine.

Une première approche de la prévision consiste à établir des corrélations entre une série biologique de recrutement et des séries d'indicateurs environnementaux estimés à l'échelle de régions océaniques (Shepherd et al., 1984). De telles relations établies sur une certaine période (ajustement) se sont ensuite révélées inopérantes sur d'autres périodes (prévision). On peut expliquer ce résultat par le fait que les modèles de corrélation n'explicitent pas de manière suffisante les mécanismes en jeu. Ceux-ci peuvent en outre changer au fil des années : les variations de l'hydroclimat montrent en général des tendances ou des changements de régime à l'échelle décennale (Mann, 2000). Ce type d'approche, trop éloignée des processus, se révèle donc d'une fiabilité très relative pour la prévision du recrutement (Myers, 1998).

Un ensemble de théories ont été proposées pour expliquer la variabilité du recrutement en fonction de l'environnement (Heath, 1992), relatives à des processus physiques (upwelling, turbulence) ou biologiques (nourriture, prédation). La variabilité du recrutement serait le résultat des variations interannuelles de la survie des larves (Hjort, 1914). Cushing (1975) a suggéré que la concordance dans le temps des blooms planctoniques et des premiers stades larvaires pourrait être déterminante. Sinclair (1988) a montré que les processus physiques conduisant à la rétention ou à la dispersion des larves doivent être particulièrement influents. Lasker (1978) a mis en évidence les effets négatifs de la turbulence due au vent sur la survie larvaire. Cury et Roy (1989) ont proposé la théorie synthétique de la “fenêtre environnementale optimale” (l'influence des upwellings serait plus favorable pour une

intensité moyenne des vents) et Bakun (1996) celle de la “ triade ” de processus favorisant le recrutement (enrichissement, concentration, rétention).

Des approches de modélisation des mécanismes du recrutement ont été mises en œuvre depuis les années 1980. Le recrutement dans la population est le résultat de l'intégration, sur une saison et sur de vastes zones océaniques, des survies larvaires sous la dépendance de mécanismes à petite échelle. Les mécanismes à petite échelle déterminant la mortalité des larves sont étudiés en détail depuis les années 1950 (Chambers and Trippel, 1997). Ces études ont donné lieu à différents types de modélisation écologique et en particulier, la modélisation individu-centrée (DeAngelis and Gross, 1992). Les interactions entre physique, plancton et larves ont été modélisées de façon déterministe, dans des modèles individu-centrés couplés à des modèles hydrodynamiques permettant de simuler la dérive et la survie larvaire (Megrey *et al.*, 1996; Lynch *et al.*, 1996; Heath et Gallego, 1997; Bartsch et Coombs, 2001). Mais ces modèles écologiques, adaptés à l'étude des mécanismes du recrutement, n'ont pas pu être utilisés pour la prévision du recrutement ou n'ont pas permis d'en augmenter la fiabilité, en raison notamment de leur niveau de complexité (Hinckley *et al.*, 2000 ; Hermann *et al.*, 2001).

Ce travail vise à définir et à mettre en œuvre une approche de modélisation du recrutement qui soit à la fois suffisamment proche des mécanismes pour offrir une fiabilité plus grande que les modèles de corrélation et suffisamment simple pour être utilisée pour la prévision. Une telle approche implique de réaliser l'intégration entre l'échelle de l'individu (celle des mécanismes) et l'échelle de la population (celle du résultat annuel), à l'instar du processus réel de recrutement.

Cette thèse s'inscrit donc dans une problématique scientifique générale en écologie, l'analyse de la variabilité et l'intégration des échelles spatio-temporelles. Les modèles hydrodynamiques constituent un outil pour réaliser cette intégration. L'approche définie vise à explorer puis modéliser les mécanismes d'interaction biophysique pour fournir une prévision du recrutement utilisable de manière opérationnelle en gestion des pêches.

Application : l'anchois dans le golfe de Gascogne

L'anchois *Engraulis encrasicolus* (Linné 1758) est présent dans l'Atlantique Est, de la Mer Baltique au sud de l'Afrique (Uriarte et al. 1996) ainsi qu'en Méditerranée et en Mer Noire. On s'intéresse ici à la population du golfe de Gascogne, répartie entre la Manche et la Mer Cantabrique.

L'anchois étant une espèce à vie courte (4 ans au maximum), l'abondance de sa population est naturellement variable sous la dépendance du recrutement. Dans le golfe de Gascogne, l'anchois représente une ressource importante pour l'Espagne et la France, en termes de valeur économique et sociale : il fait en effet partie des quatre premières espèces en tonnage et en valeur. Le stock est exploité par une flottille de 250 senneurs espagnols et 100 chalutiers français (CIEM 2003).

La démographie et l'abondance de la population sont évaluées chaque année par un groupe de travail du CIEM (Conseil international pour l'exploration de la mer) en utilisant une méthode intégrée combinant un modèle de population, les résultats des campagnes à la mer et les débarquements internationaux (CIEM 2003). L'évaluation de l'âge 1 an constitue la série biologique de référence décrivant la variabilité du recrutement. Les captures sont composées d'individus d'âge 1 an pour 80% et d'âge 2 ans pour 15%, soit essentiellement d'individus adultes, la maturité sexuelle étant atteinte à l'âge 1 an (CIEM 2003). La pêche exploite donc le recrutement.

L'évolution de la population depuis 1920 montre des changements importants : réduction de l'aire géographique occupée le long de la côte espagnole, réduction de la proportion des individus d'âge 3 ans et plus (Junquera, 1986). Dans la période 1986-2003, l'abondance de la population a varié entre 40 000 et 200 000 tonnes, le recrutement étant la source principale des fluctuations. La compréhension et la prévision du recrutement représente donc un enjeu à la fois scientifique et opérationnel.

Le golfe de Gascogne est une région océanique située entre les deux grands systèmes des gyres sub-polaire et sub-tropical dans laquelle l'influence sur le plateau continental de la circulation générale est faible (Planque *et al.*, soumis). En revanche, une mosaïque de

structures de méso-échelle s'y développent (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). Ces structures sont activées / désactivées en fonction du régime climatique, en particulier du balancement entre régimes cyclonique et anti-cyclonique. Ces particularités constituent l'identité et l'originalité du golfe de Gascogne par rapport aux grands écosystèmes pélagiques dominés par un upwelling permanent ou un courant jet.

Les interactions entre biologie et physique ont lieu à toutes les échelles, depuis les plus petites mettant en jeu les effets de la turbulence, jusqu'aux plus grandes mettant en jeu les échanges océan-atmosphère à l'échelle planétaire. Toutefois, il existe une échelle privilégiée (Mann and Lazier, 1991), la méso-échelle (10-100 km et 1-4 semaines) à laquelle s'établissent en particulier les interactions entre les cycles de vie des poissons, leur environnement et la pêche. La productivité des écosystèmes est forcée à cette échelle par l'activité de structures physiques (tourbillons, fronts, mouvements verticaux). Cette échelle correspond à celle des habitats occupés par le poisson au cours de son cycle de vie (Petitgas 2003).

Les modèles hydrodynamiques 3D actuels permettent de reproduire les structures physiques de méso-échelle sur les plateaux continentaux (Marshall *et al.* 1997). De tels modèles ont été développés et validés dans différentes régions (Kourafalou *et al.*, 1996; Hainbucher et Backhaus, 1999). Dans le golfe de Gascogne, l'Ifremer a développé et validé un modèle (Lazure et Jégou 1998) qui a pu être utilisé dans le cadre de ce travail.

Les mécanismes de la survie larvaire sont mal connus car difficilement observables *in situ* et quantifiables. On dispose surtout de données descriptives de la croissance passée (otolithes) d'individus prélevés en mer. Une approche consiste alors à utiliser un modèle hydrodynamique pour reconstituer l'histoire de dérive de ces individus depuis leur naissance. Le long de ces trajectoires individuelles, on peut alors explorer les liens entre l'évolution de leur croissance (réelle) et l'évolution des paramètres physiques calculés par le modèle hydrodynamique. Une telle approche exploratoire peut être utilisée pour construire un modèle biophysique individu-centré de croissance et de survie. On peut alors faire tourner ce modèle le long d'autres trajectoires de dérive dans le modèle hydrodynamique afin de simuler le processus de survie et réaliser l'intégration à l'échelle de la population.

Plan de la thèse

La présentation de ce travail de thèse s'articule autour de quatre parties.

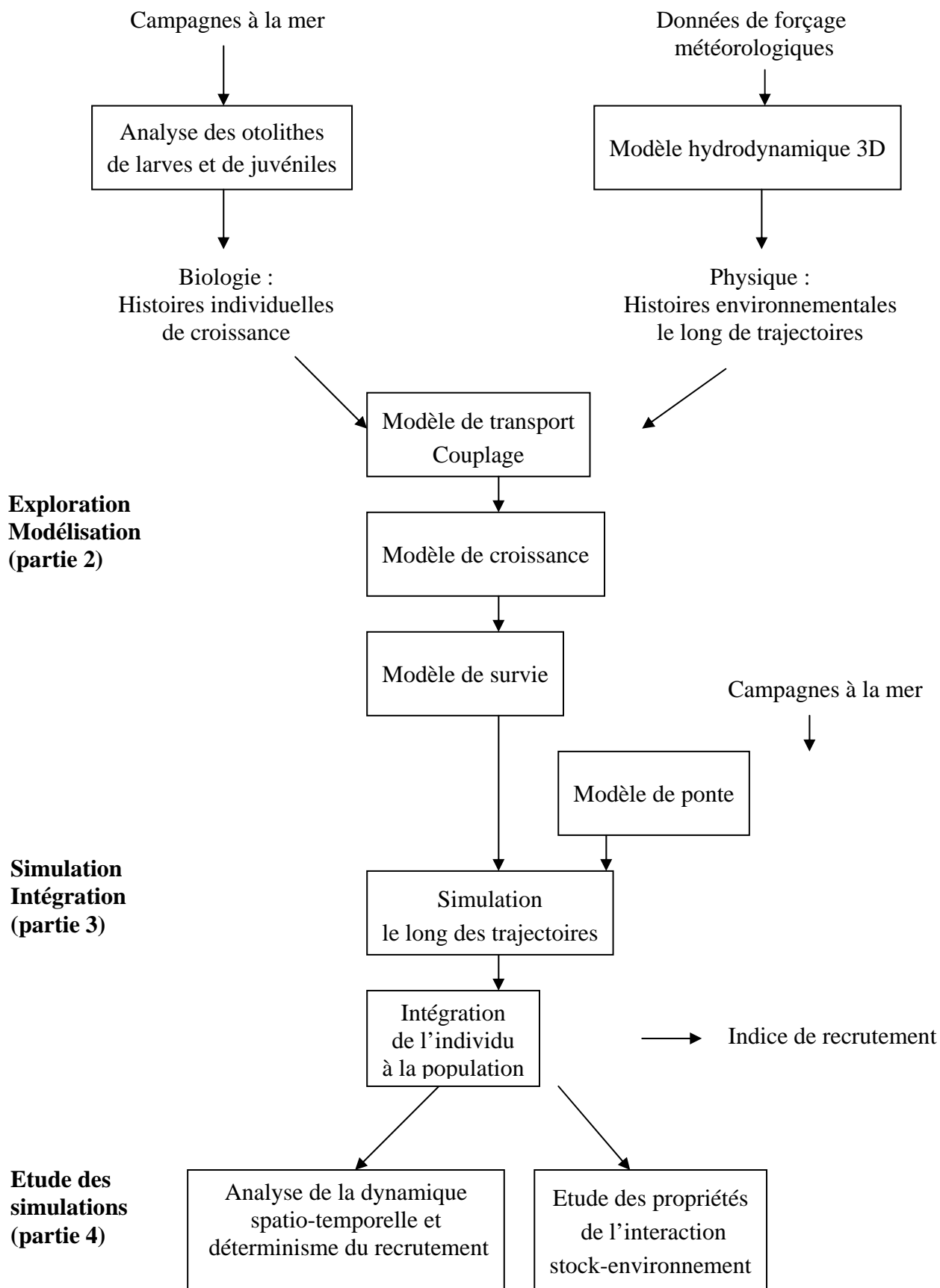
La *première partie* présente quelques éléments fondamentaux du système étudié : écologie de l'anchois dans le golfe de Gascogne en relation avec les principales structures physiques, estimation et variabilité du recrutement, ainsi qu'une analyse des apports et des limites d'un modèle de corrélation utilisé pour la prévision.

Les deuxième, troisième et quatrième parties constituent le cœur de la thèse. La démarche mise en œuvre est résumée sur le schéma ci-contre.

La *deuxième partie* concerne la phase d'*exploration* et de *modélisation* à l'échelle individuelle: définition des échelles d'étude, définition d'une approche lagrangienne, constitution des données physiques et biologiques, modélisation du transport, exploration des liens entre physique et biologie le long de trajectoires, modélisation de la croissance et de la survie.

La *troisième partie* présente la phase de *simulation* et d'*intégration* de l'échelle individuelle à celle de la population, aboutissant à la prévision du recrutement : modélisation de la dynamique de ponte, simulation de la croissance et de la survie le long de trajectoires, calcul d'un indice de survie intégré sur la saison, validation de cet indice de recrutement.

La *quatrième partie* est consacrée à l'*analyse des simulations* : celle-ci permet de mettre en lumière les mécanismes essentiels de la variabilité du recrutement aux différentes échelles, mais aussi d'étudier les propriétés de l'interaction entre la population (influyente sur la ponte) et l'environnement (influent sur la survie) et ses implications pour la dynamique du stock.



1. La relation environnement-recrutement à grande échelle :

modèle de corrélation

1.1. Les variations du recrutement

Il n'est pas inutile d'explicitier la manière dont la grandeur qui va servir de référence à cette étude (le recrutement annuel) est estimée. On ne peut estimer l'abondance d'une espèce à durée de vie courte comme l'anchois par les méthodes habituelles de VPA, toute convergence étant exclue. Pour cette raison, l'évaluation annuelle de la population du golfe de Gascogne effectuée par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) est issue depuis 1987 d'une analyse intégrée des captures par âge et des estimations directes de biomasses fournies par différentes méthodes.

La première méthode d'estimation directe de l'abondance est la Daily Egg Production Method (DEPM). Elle consiste à réaliser chaque printemps à l'époque de la ponte des campagnes de recensement d'œufs. A partir du nombre d'œufs recensés par jour (l'anchois pond chaque nuit) et de l'estimation des paramètres de fécondité des adultes (nombre d'œufs par gramme de femelle, proportion de femelles en ponte et sex-ratio) on évalue ainsi la biomasse féconde. La seconde méthode directe est l'estimation de l'abondance par des campagnes statistiques. La composition en âges des captures est issue d'examen d'otolithes et le poids moyen par âge est estimé sur les pondérations lors des campagnes DEPM (CIEM 2003).

Un modèle de population, basé sur l'hypothèse d'une mortalité naturelle constante ($M=1.2$) et d'une mortalité par pêche séparable, est ajusté (minimisation d'une fonction) aux estimations des captures et aux indices d'abondance issues de la DEPM et de l'acoustique. On obtient finalement un indice d'abondance par âge pour chaque année.

On choisit comme estimation du recrutement pour l'année n l'estimation d'abondance de l'âge 1 au 1^{er} janvier de l'année $n+1$, l'estimation pour l'âge 0 étant moins fiable du fait notamment du faible nombre de captures à cet âge. La série des estimations du recrutement entre 1987 et 2002 (Figure 1.1) montre l'importance de la variabilité interannuelle et l'absence de tendance visible sur cette série.

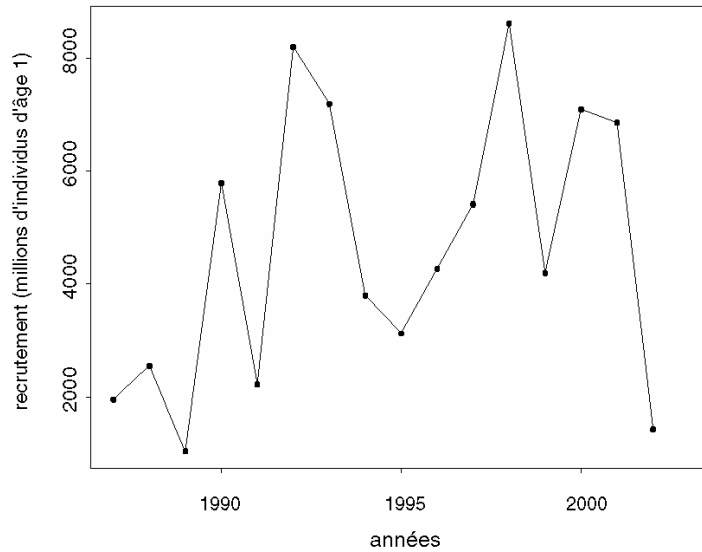


Figure 1.1 : Estimations du recrutement annuel (CIEM 2003).

1.2. Un modèle de corrélation entre environnement et recrutement

Dans le golfe de Gascogne, la zone de ponte et de vie larvaire de l'anchois est caractérisée sur le plan hydrodynamique par un ensemble de structures physiques à méso-échelle : panaches des fleuves Gironde et Adour, upwelling, stratification verticale et turbulences liées aux ondes internes à l'accroche du plateau (cf. Fig.1.2). Borja *et al.* (1996) ont mis en évidence sur la période 1967-1996 une corrélation positive entre le succès du recrutement et un indice d'upwelling directement adapté de Bakun (1973), lié au régime des vents le long des côtes françaises et espagnoles. Cette corrélation a été utilisée pour calculer un premier indice prédictif du recrutement annuel, qui a donné des résultats décevants depuis plusieurs années ($R^2 < 0.4$, cf. CIEM 2003).

Plutôt que de s'intéresser aux variables forçantes, une autre approche consiste à tenter de caractériser les structures physiques actives dans la mer. Allain *et al.* (2001) ont utilisé un modèle hydrodynamique eulérien (Mars3D, Jégou et Lazure 1995, partie 2.3 et figure 1.3) pour construire un ensemble d'indices représentatifs de la variabilité interannuelle des structures physiques à méso-échelle (panaches, upwelling, stratification). Une régression linéaire multivariée montre que les variations du recrutement seraient liées (Fig. 1.4) aux

variations de deux processus : l'upwelling qui intervient notamment le long de la côte des Landes entre mars et juillet (effet positif) et un phénomène de rupture de la stratification thermique sous l'effet de coups de vents (effet négatif) qui se produit certaines années en juin-juillet. Ces deux processus sont liés à des régimes de vents distincts : vents modérés de secteur nord (régime anticyclonique) et vents forts de secteur ouest (régime cyclonique), dont l'importance et la succession au cours de la saison détermineraient les conditions favorables ou défavorables au recrutement. L'extension et la localisation des panaches des fleuves, habitats de ponte pourtant majeurs, ne semble avoir aucune influence sur le recrutement.

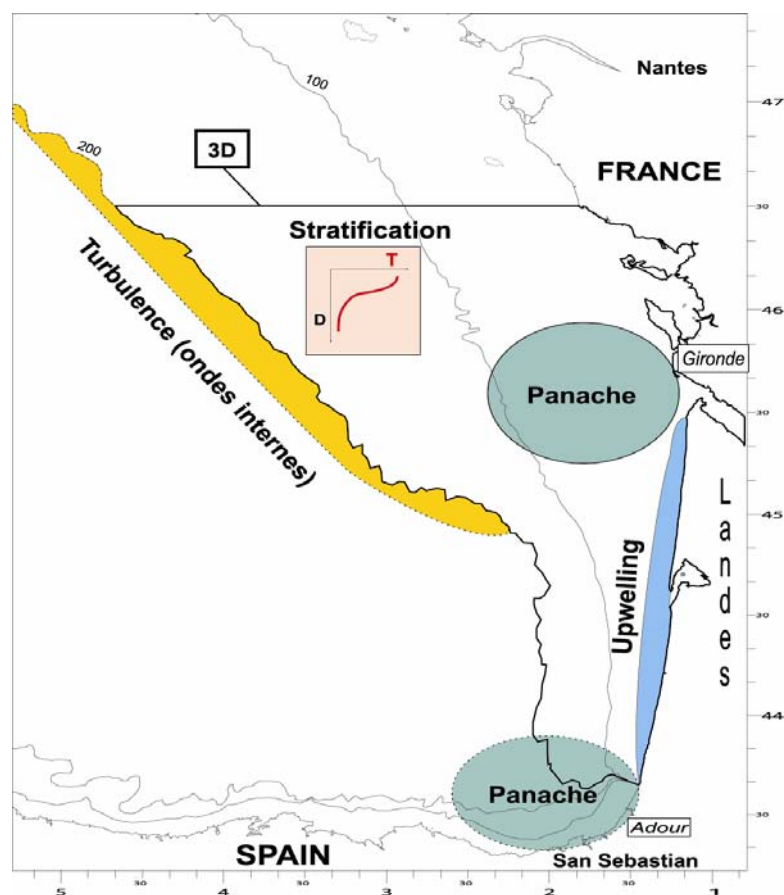


Figure 1.2 : Principales structures physiques de la zone de ponte et de vie larvaire de l'anchois dans le golfe de Gascogne.

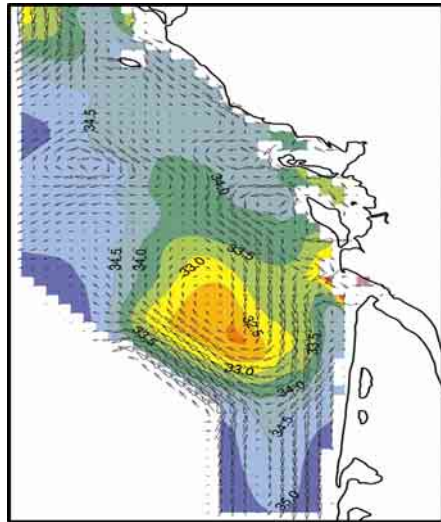


Figure 1.3 : Salinité (psu) et courants à 10 m de profondeur (flèches) le 30 mai 1998 estimés par le modèle hydrodynamique MARS 3D. On remarque une lentille d'eau dessalée issue du panache de la Gironde et les courants de densité qui l'entourent.

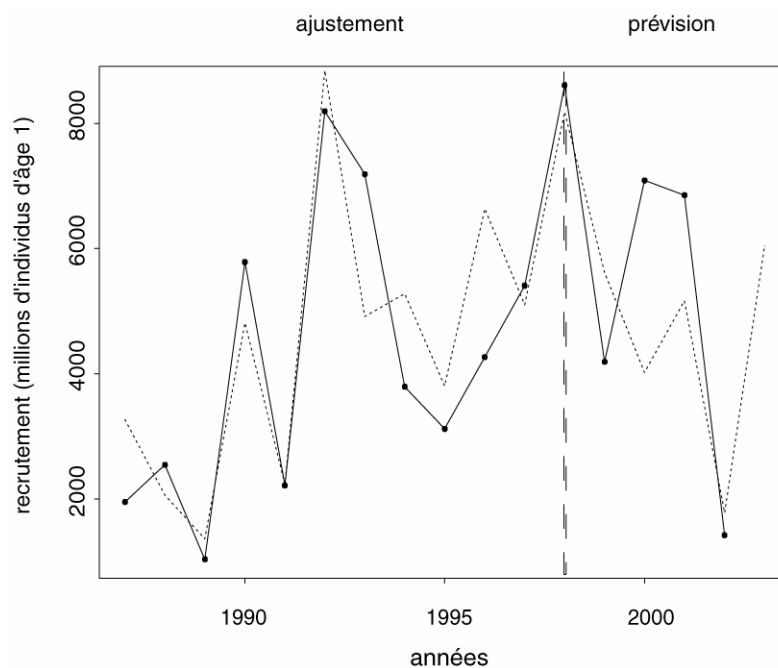


Figure 1.4 : Estimation du recrutement annuel (CIEM 2003) (en lignes continues) et valeurs de l'indice de corrélation (en pointillés) de 1987 à 2002. Les valeurs de l'indice sur la période 1987-1998 sont des valeurs d'ajustement, celles de la période 1999-2003 des valeurs prévues par le modèle.

1.3. Apports et limites du modèle

Le modèle de corrélation a été ajusté sur la période 1987-1998 et utilisé depuis en mode prédictif (Fig. 1.4) : chaque année à l'automne, l'évolution hydrologique et hydrodynamique pendant la période mars-juillet est reconstruite grâce aux simulations réalistes du modèle hydrodynamique, les indicateurs d'upwelling et de rupture de stratification sont estimés et un indice de recrutement pour l'année suivante est déduit et transmis au groupe de travail du CIEM.

Cet indice a permis de prévoir le faible recrutement de l'année 2002 (Petitgas *et al.* 2002) ainsi que le recrutement moyen de 1999, mais a sous-estimé les forts recrutements des années 2000 et 2001, valeurs dépassant les limites de son intervalle de confiance ($\pm 1,9.10^9$). On peut attribuer ce résultat mitigé au fait que le modèle de corrélation n'est pas lié de manière suffisamment explicite à des mécanismes précis opérant effectivement sur le recrutement.

L'interprétation biologique de ce type de corrélation est en effet relativement délicate. L'influence positive de l'upwelling serait liée à un processus d'enrichissement (Mann et Lazier, 1991). On ne dispose pas de données biologiques concernant l'upwelling des Landes, phénomène intermittent du fait de la forte variabilité de la direction des vents. Ce paramètre "upwelling", lié positivement au recrutement, peut aussi contenir de l'information sur d'autres processus physiques qui interviennent simultanément lors des mêmes régimes de vent. En particulier, la formation de lentilles d'eau dessalées à partir des panaches par vents de nord (Fig. 1.3 et Santos *et al.* 2004) et l'effet du vent sur le transport des larves sont potentiellement importants pour le recrutement. Ces processus ne peuvent être étudiés à l'aide du modèle hydrodynamique eulérien limité au plateau continental.

Les effets négatifs de la turbulence sur la survie larvaire ont été bien décrits par plusieurs auteurs. Lasker (1978) a montré que le mélange par le vent des eaux de surface du courant de Californie avait pour effet de disperser les agrégats planctoniques dans lesquels se nourrissent les larves. Bergeron (2000) a montré la baisse générale de l'état nutritionnel des larves d'anchois après un coup de vent en 1993. La rupture de stratification sous l'effet de la turbulence causerait une rupture de la chaîne trophique se traduisant par une mortalité importante des larves.

L'indice binaire de rupture de la stratification thermique traduirait un phénomène majeur de ce type, affectant l'ensemble du plateau atlantique sous l'action de coups de vents en juin-juillet, et ressenti à l'échelle de la population. L'utilisation du modèle hydrodynamique a permis de révéler cet effet négatif et d'apporter une valeur empirique du vent forçant nécessaire pour engendrer cette rupture (Fig. 1.5). Ce phénomène est relativement rare : il est intervenu trois années sur les douze étudiées et une turbulence d'une telle intensité à cette période a été enregistrée moins de dix fois depuis les années cinquante dans les observations du sémaphore de Chassiron (Oléron).

Des coups de vents de moindre intensité peuvent occasionner une rupture de la stratification ou non, en fonction de la structure hydrologique locale. Ceux-ci peuvent être à l'origine de mortalités larvaires non prises en comptes par le modèle. La quantification de ce type de processus nécessite une étude de la turbulence et de son impact sur les larves à une échelle plus fine.

La prévision du recrutement doit donc reposer sur une meilleure compréhension des processus en jeu à l'échelle des larves. Ce progrès dans la connaissance de l'interaction doit permettre d'accroître la robustesse et la précision d'un indice prédictif. Peut-on définir une approche qui permette non seulement d'acquérir des connaissances sur les mécanismes à l'échelle individuelle, mais aussi de les intégrer dans un modèle quantitatif utilisable pour la prévision du recrutement ?

NB : Dans cette partie, on a désigné par recrutement d'une année donnée n l'abondance de la classe d'âge 1 cette même année n (résultat pour la pêche). Ce résultat est lié aux phénomènes physiques et biologiques intervenus au cours de l'année précédente ($n-1$). Dans le reste du document, on désignera par recrutement d'une année donnée n le processus de recrutement au cours de l'année n , c'est-à-dire l'abondance de la classe d'âge 1 l'année $n+1$.

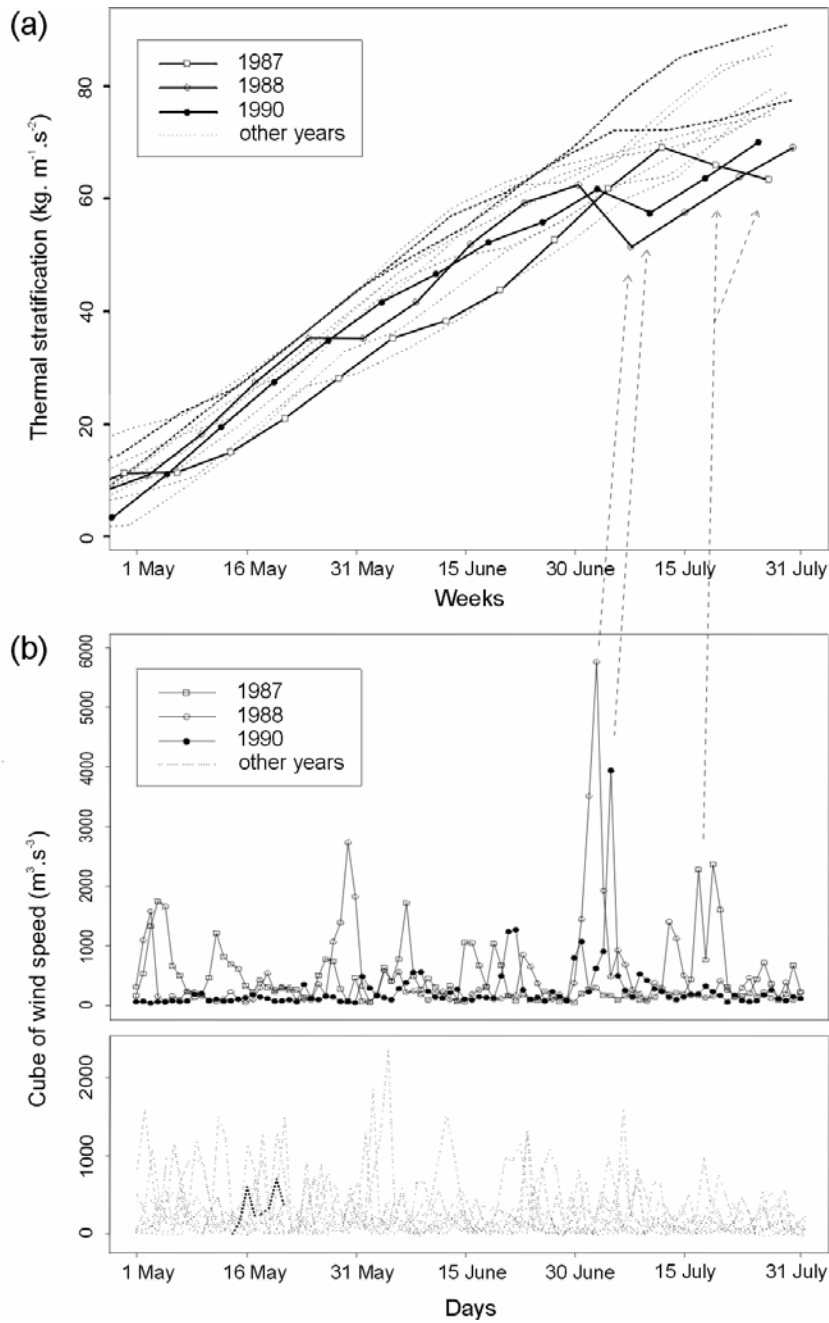


Figure 1.5 : (a) Evolution de la stratification thermique moyenne dans le golfe de Gascogne (plateau continental au sud de 47°N) entre le 1^{er} mai et le 31 juillet de 1986 à 1997. Les trois années de la série où une rupture de la stratification a été enregistrée sont représentées par un trait plus épais. Les autres années sont représentées par des pointillés. (b) Cube de la vitesse du vent moyen (turbulence) entre le 1^{er} mai et le 31 juillet de 1986 à 1997 enregistré au sémaphore de Chassiron (Météo-France). Les trois années de la série où une rupture de la stratification a été enregistrée sont représentées par un symbole particulier (panneau central). Les autres années sont représentées par des pointillés (panneau du bas). Les flèches indiquent le lien entre les pics de turbulence et les chutes de la stratification thermique moyenne.

2. La relation environnement-survie à petite échelle :

exploration par couplage physique-biologie le long de trajectoires et modélisation stochastique et individu-centrée de la croissance et de la survie

2.1. Définition d'une approche lagrangienne

adaptée à la modélisation du recrutement

2.1.1. Echelles du recrutement : démographie, temps et espace

Le recrutement annuel est le résultat d'un processus massif de mortalité. Celui-ci peut être quantifié, dans ses grandes lignes, dans le cas étudié. Si l'on considère la biomasse féconde moyenne dans le golfe de Gascogne ($2,5 \cdot 10^9$ individus, CIEM 2003) et la fécondité moyenne des femelles (10 000 œufs par an et gramme de femelle féconde, soit 200 000 œufs par femelle féconde, Motos *et al.* 1996), la production annuelle d'œufs est de l'ordre de $5 \cdot 10^{14}$. Le recrutement (âge 1) est de l'ordre de $5 \cdot 10^9$ individus sur les 20 dernières années (CIEM 2001). Donc, en moyenne, seul 1 œuf sur 100 000 survit et donne un individu d'âge 1. Ce rapport de 10^5 est identique à celui estimé pour l'anchois de Californie (*Engraulis mordax*, Peterman *et al.* 1988).

Est-il possible de caractériser plus précisément un stade "critique" de développement, entre l'œuf et le jeune adulte, où serait concentré l'essentiel de la mortalité ? Hjort (1914) a le premier formulé l'hypothèse selon laquelle les premiers stades larvaires représentent la "période critique" de survie, conditionnant le succès ou l'échec du recrutement annuel. Cette période de grande vulnérabilité correspond au début de l'alimentation exogène des larves. Le taux de mortalité par jour y est maximal (Houde 1987), puis il décroît ensuite progressivement avec l'âge.

Peterman *et al.* (1988) ont cependant montré, dans le cas d'*E. mordax*, l'absence de corrélation entre l'abondance des premiers stades larvaires et le recrutement annuel. Les mortalités intervenant chez les larves au-delà de 3 semaines et chez les juvéniles sont donc aussi déterminantes. La notion de période critique doit donc être étendue et redéfinie : elle

correspond à la période durant laquelle l'ordre de grandeur et la variabilité de la mortalité sont de nature à déterminer le taux de survie global de la cohorte annuelle. La mortalité aux différents stades depuis l'œuf jusqu'à l'adulte a été estimée, toujours pour *E. mordax*, à la suite de campagnes répétées au cours de la saison et sur de nombreuses années (Lo et al. 1995, Houde 1997). Si on se réfère à ce modèle concernant une espèce proche de notre cas d'étude, l'essentiel de la mortalité (de l'ordre de 10^3) interviendrait en moyenne aux stades larvaires et juvéniles. Nous concentrerons notre étude sur cette « période critique » (environ les trois premiers mois de vie, cf. Fig. 2.1) .

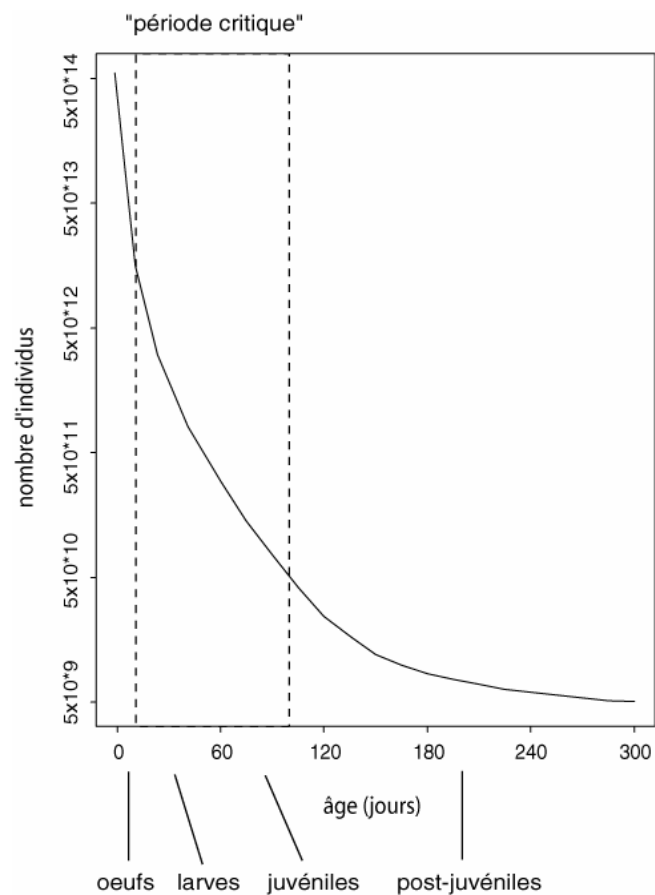


Figure 2.1. Décroissance des effectifs entre le stade œuf et le stade adulte (1 an). Le niveau des effectifs d'œufs et d'adultes correspondent aux effectifs moyens du golfe de Gascogne. Les ordres de grandeurs des mortalités intermédiaires correspondent à celles estimées pour *E. mordax* (Peterman et al. 1988)

Le recrutement est le résultat de l'intégration, sur une saison et sur de vastes zones océaniques, d'un très grand nombre d'histoires individuelles de survie à travers les stades larvaires et juvéniles. Or :

- les mécanismes de mortalité interviennent localement, à l'échelle de l'individu ou de la micro-cohorte (Mullin, 1993)
- les individus et les facteurs de mortalité ne sont pas répartis de manière uniforme dans l'espace et le temps, donc la survie dépend de la dynamique d'interactions spatio-temporelles entre l'individu et l'environnement.

Ces deux caractéristiques essentielles du processus de recrutement, ne sont pas prises en compte explicitement par les modèles de régression entre climat et population. Cette lacune est vraisemblablement à l'origine, entre autres causes (cf.1), du manque de fiabilité de ces modèles. Suite à ce constat, les études sur le recrutement ont eu tendance, depuis une dizaine d'années, à abandonner l'objectif de la prévision pour se réorienter vers : 1) l'étude et la modélisation de mécanismes conditionnant la vie et la survie larvaire à l'échelle individuelle et 2) le développement de modèles prenant en compte le transport et l'advection des larves.

2.1.2. Les études des processus de la vie larvaire

Les mécanismes à petite échelle déterminant la mortalité des larves sont étudiés en détail depuis les années 1950 (Chambers et Trippel, 1997). La mortalité peut être liée à de nombreux aspects de la vie larvaire, qui ont donné lieu à autant de sujets d'études : développement, croissance, déplacements verticaux, vision, prise de nourriture, interactions prédateur-proie, influence de la turbulence. L'étude de la croissance des larves a notamment été facilitée par l'analyse de la microstructure de leurs otolithes, qui sont caractérisés par le dépôt quotidien de stries de croissance (Campana et Jones 1992). Des études en laboratoire ont alors consisté à élever des larves en observant les effets sur la croissance et la mortalité de variations de leurs conditions d'élevage (température, abondance et type de nourriture, niveau de turbulence) (Gutierrez et Morales-nin, 1986 ; Folkvord *et al.*, 1997).

Il est néanmoins difficile voire impossible de reproduire en élevage des conditions proches des caractéristiques du milieu naturel, notamment en termes de turbulence et de distribution et type de proies. Soulevant le problème de la calibration, Leising et Franks (1999) ont montré que les modèles utilisant des valeurs de paramètres estimés en élevage sous-estimait la croissance observée *in situ* dans les otolithes de larves.

Pour pallier à ce problème, on a tenté de mesurer l'influence de l'environnement sur la mortalité larvaire *in situ* et de manière directe, par le suivi et l'échantillonnage quotidien d'un même "banc" de larves (repéré par une bouée dérivante) pendant plusieurs semaines et la mesure en parallèle de paramètres physiques et biotiques (Gallego *et al.*, 1996, Gallego *et al.*, 1999). Cette méthode nécessite des campagnes à la mer relativement lourdes et il est difficile de s'assurer que l'on suit bien le même banc de larves pendant plusieurs semaines, du fait des processus de diffusion et de mortalité.

Une approche alternative consiste à modéliser les processus de la vie larvaire dans des modèles individus-centrés (DeAngelis et Gross, 1992). Couplés à des modèles hydrodynamiques, ils permettent de simuler le transport et la survie des larves.

2.1.3. Les modèles lagrangiens individu-centrés

Dans la formulation eulérienne du modèle hydrodynamique (utilisée dans la partie 1) et de manière générale dans les modèles de régression climat-recrutement, on considérait une population larvaire dispersée de manière quelconque dans la zone considérée (golfe de Gascogne) et soumise à des processus à méso-échelle (upwelling, turbulence) ou à grande échelle (systèmes atmosphériques forçants).

Il manque à cette approche une dimension essentielle issue de l'interaction de l'espace et du temps : l'advection. Du stade œuf jusqu'au stade juvénile, l'individu est en effet transporté au gré des courants locaux à travers une succession d'habitats, des panaches fluviaux aux accores du plateau continental et au-delà. Ces habitats, eux-mêmes variables dans leur étendue et dans leur résistance aux perturbations (par exemple un coup de vent), présentent différentes caractéristiques biologiques (abondance en proies, en prédateurs) et physiques (température, salinité, turbulence, etc.) sans doute déterminantes pour la survie des larves. Pour survivre, selon la théorie du *match-mismatch* (Cushing, 1975), il s'agit pour la larve d'être au bon endroit au bon moment, c'est-à-dire de se trouver à chaque stade de développement dans un habitat "viable" en termes de conditions physiques et de nourriture (quantité et qualité des proies).

La formulation lagrangienne des modèles hydrodynamiques, dans laquelle on considère non plus des points fixes traversés par la circulation mais des particules soumises à cette circulation, semble bien adaptée pour décrire la trajectoire spatio-temporelle et la succession d'habitats rencontrés par les individus au cours de leur vie larvaire.

Dans les modèles individus-centrés de croissance et mortalité larvaire couplés à des modèles hydrodynamiques (Megrey *et al.*, 1996; Lynch *et al.*, 1996; Heath et Gallego, 1997; Bartsch et Coombs, 2001 ; Rose *et al.*, 1999), les larves sont assimilées à des particules, auxquelles on ajoute éventuellement un comportement de nage active. Les interactions entre physique, plancton et larves sont modélisées à l'échelle de l'individu de façon déterministe, par un ensemble d'équations aux dérivées partielles visant à décrire de manière la plus exhaustive possible les processus influant sur la vie larvaire. Ces modèles tirent parti des études de

processus (cf. 2.1.2.) pour la formulation des équations et la valeur donnée à certains paramètres.

Des modèles simples (Heath and Gallego, 1997; Bartsch et Coombs, 2001) ont été utilisés pour simuler le développement des œufs et des larves le long de trajectoires en fonction de la température seule, considérée comme "proxy" de l'environnement.

Des modèles plus élaborés ont été développés, notamment dans les cas de la morue du banc Georges (Werner *et al.*, 1996 ; Werner *et al.*, 2001) et du colin d'Alaska (Hinckley *et al.*, 1996). Ces modèles trophodynamiques intègrent selon les cas les processus de production primaire et secondaire, les interactions entre champs de proies et de prédateurs sous l'effet de la lumière et de la turbulence à petite échelle, et des bilans énergétiques à l'échelle de l'individu. Ces modèles écologiques complexes se révèlent très intéressants pour étudier les mécanismes de la croissance et de la mortalité larvaire et en particulier réaliser des études de sensibilité de la survie à tel ou tel processus (Mullon *et al.*, 2003 ; Parada *et al.*, 2003). Ils ont permis de montrer qu'une grande variété de paramètres est susceptible d'influer potentiellement sur la mortalité. Conformément à leur objectif, ils permettent de faire interagir à l'échelle individuelle les processus de la vie larvaire et d'intégrer à titre expérimental les résultats de ces processus à l'échelle d'une population.

L'utilisation de ces modèles dans un autre objectif, à savoir la simulation de la variabilité interannuelle de la mortalité, se révèle plus délicate. La complexité de ces modèles fait qu'il est difficile d'obtenir des estimations réalistes de l'ensemble de leurs paramètres, et *a fortiori* de leurs variations d'une année sur l'autre. De ce fait ils n'ont pas permis jusqu'ici d'augmenter la fiabilité des prévisions du recrutement (Hinckley *et al.*, 2000).

2.1.4. Approche mise en oeuvre et étapes de la modélisation

L'étude du recrutement dans les populations marines s'inscrit dans une problématique générale en écologie, l'intégration des échelles spatio-temporelles et l'analyse de la variabilité. Les modèles individus-centrés (IBM) couplés à des modèles hydrodynamiques permettent de simuler la variabilité des mécanismes de mortalité à l'échelle individuelle et de réaliser leur intégration à l'échelle de la population.

L'objectif de ce travail est de mettre au point un modèle lagrangien de survie larvaire, qui soit utilisable pour réaliser l'intégration du processus de survie de l'échelle de l'individu à celle de la population, et fournir ainsi une prévision améliorée du recrutement. On vise donc moins à décrire de manière exhaustive les mécanismes généraux influant sur la vie larvaire qu'à modéliser les processus déterminants pour la survie et responsables des variations interannuelles du recrutement.

Par rapport à cet objectif de l'explication de la variabilité interannuelle, une limite dans l'utilisation des IBM est constituée par le risque de surparamétrisation (DeAngelis et Gross 1992). Dans l'objectif de la prévision du recrutement, l'utilisation des IBM les plus complexes, intégrant interactions physiques et biologiques (modèles trophodynamiques) est limitée par la difficulté de leur ajustement aux systèmes réels. L'intégration des mortalités larvaires locales à l'échelle de l'aire et de la saison de reproduction nécessite en effet de disposer de données de calibration couvrant ces mêmes échelles d'espace et de temps.

Or, les données biologiques (concernant la production primaire et secondaire ou l'abondance et la diversité des proies disponibles pour les larves) sont difficilement accessibles à ces échelles. Les moyens d'observation de ces processus biologiques sont en effet limités (coût des campagnes à la mer, images satellitales de type SeaWifs dépendantes de la couverture nuageuse) et les modèles de production primaire et secondaire, couplés aux modèles hydrodynamiques, ne sont pas encore opérationnels (au moins dans la zone étudiée) pour intégrer les dynamiques trophiques jusqu'à l'ichthyoplancton.

Les modèles hydrodynamiques forcés par des observations météorologiques permettent en revanche d'estimer de manière fiable l'évolution des paramètres physiques le long des trajectoires de particules, et ceci en continu pour une période et une emprise considérée (Lynch *et al.*, 1996). Les données physiques issues de simulations hydrodynamiques sont donc utilisables pour réaliser l'intégration des échelles spatio-temporelles et pour accéder à la variabilité interannuelle.

Les conditions locales de survie larvaire sont sous la dépendance de la dynamique spatio-temporelle de structures physiques méso-échelle (panache de fleuve, tourbillons, upwelling,

stratification verticale...) déterminant le type de chaîne trophique planctonique et sa productivité (Mann et Lazier, 1991). L'évolution des paramètres physiques, estimés le long de trajectoires de particules dérivant dans les modèles hydrodynamiques, constitue un bon indicateur des variations de l'environnement des larves. Il est donc possible de modéliser des processus de couplage entre physique et biologie à petite échelle et de les intégrer dans le temps et l'espace pour effectuer un bilan à l'échelle de la population et de la saison larvaire.

La méthodologie utilisée pour opérer l'intégration nécessaire est le couplage individu-centré (IBM) d'un modèle biologique de croissance et mortalité larvaire à un modèle hydrodynamique (Heath et Gallego, 1997). On cherche à construire un modèle suffisamment simple pour pouvoir être inféré avec des données propres au système étudié : données physiques issues de simulations lagrangiennes, données biologiques de croissance obtenues par analyse des otolithes de larves et juvéniles échantillonnés à la mer selon des plans d'échantillonnage classiques.

Or on ne connaît pas *a priori* la forme des relations entre la croissance larvaire *in situ* et les variables physiques estimées le long des trajectoires. Une approche innovante consiste alors à effectuer le couplage de manière stochastique (Petitgas *et al.*, 2001) plutôt que déterministe. L'approche proposée, à la fois lagrangienne et exploratoire, est intermédiaire entre les modèles de régression poisson-environnement à grande échelle (Cury et Roy 1989, Bakun 1996, Borja *et al.* 1996) et les modèles individus-centrés de survie larvaire par équations aux dérivées partielles (Megrey *et al.* 1996, Lynch *et al.* 1996, Heath et Gallego 1997, Bartsch et Coombs 2001, Mullon *et al.* 2003). Elle vise à progresser dans l'explicitation des mécanismes de mortalité larvaire à petite échelle dans l'objectif de simuler et de prévoir de manière plus fiable la variabilité annuelle du recrutement.

Concrètement, cette démarche consiste à coupler ou associer les histoires biologiques de croissance d'individus *réels*, échantillonnés en mer, avec les histoires de l'environnement physique *simulé* le long de trajectoires dans un modèle hydrodynamique (partie 2.3.). Ces données de couplage seront utilisées pour inférer un modèle individuel de croissance (partie 2.4.) et de survie (partie 2.5.) des individus en fonction des caractéristiques de l'environnement rencontré au cours de leur existence. Enfin, ce modèle sera utilisé pour

simuler le processus de recrutement (partie 3) le long des trajectoires de milliers d'individus représentatifs de la population larvaire et juvénile à l'échelle d'une saison.

Les étapes de cette l'approche adoptée pour la modélisation sont donc les suivantes :

- échantillonnage à la mer de larves et de juvéniles (2.2)
- analyse de la microstructure des otolithes : détermination de l'âge, de la date de naissance et de la courbe de croissance des individus (2.2)
- modélisation du transport larvaire : détermination de la trajectoire probablement suivie par ces individus (2.3)
- inférence d'un modèle individuel de croissance en fonction des paramètres de l'environnement traversé le long de la trajectoire (2.4)
- modélisation de la survie individuelle en fonction de la croissance (2.5)

2.2. Détermination de l'histoire de croissance de larves et de juvéniles par analyse de la microstructure otolithaire

2.2.1 Croissance et survie

Les poissons subissent des taux de mortalité particulièrement élevés au cours des phases larvaire et juvénile (Houde 1987). Les mécanismes à petite échelle déterminant la mortalité des larves ont été étudiés en détail depuis les années 1950 (Chambers and Trippel, 1997). Le processus de survie larvaire et juvénile est très difficile à observer et à quantifier dans le milieu naturel. Il peut en revanche être approché par une donnée mesurable sur le terrain : la croissance otolithaire.

En effet, selon la théorie classique, la taille et le taux de croissance individuels seraient des déterminants majeurs de la survie au cours des stades larvaire et juvénile (Houde, 1987). De manière générale, on observe que les taux de mortalité diminuent fortement avec l'accroissement de la taille et le développement des individus. Par conséquent, les individus les plus grands (c'est le mécanisme "bigger is better" décrit par Miller *et al.*, 1988), ceux qui grandissent le plus vite (mécanisme lié à la croissance) et ceux qui se développent le plus vite (mécanisme lié à la durée des stades de développement, Houde, 1987) doivent avoir de meilleures chances de survie. Les individus les plus grands et présentant une forte croissance

sortent en effet plus vite de la "période critique" que constitue la phase larvaire, phase de grande vulnérabilité à la prédation, au manque de nourriture et à des conditions physiques extrêmes (par exemple la turbulence) du fait d'une mobilité et d'une autonomie réduites.

Les trois mécanismes proposés ci-dessus sont en fait intimement liés et difficiles à distinguer lors d'expériences *in situ* (Hare et Cowen, 1997). Ce paradigme général de "mortalité liée à la croissance" a été testé dans un grand nombre d'études de laboratoire et de terrain concernant les stades larvaire (synthèse publiée par Bertram en 1993) et juvéniles (revue menée par Sogard en 1997), qui ont confirmé sa validité à l'exception de quelques cas particuliers. Ce lien entre croissance et mortalité sera testé ultérieurement et confirmé dans notre cas d'étude (cf. 2.5.2). Il justifie l'étude du déterminisme de la croissance individuelle dans le but de modéliser la survie larvaire.

A la différence de la survie, la croissance des poissons est mesurable sur le terrain de manière individuelle. De même que l'on peut déterminer l'âge et la croissance annuelle en mesurant le nombre et l'espacement des stries sur l'otolithe d'un poisson adulte, il est possible chez certaines espèces (dont l'anchois) de déterminer l'âge et la croissance quotidienne en mesurant le nombre et l'espacement des stries journalières sur un otolithe de larve ou de juvénile (Campana et Jones, 1992). Le caractère quotidien du dépôt de ces stries (liées aux différences d'activité métabolique entre le jour et la nuit) a été démontré chez l'anchois par Cermeno *et al.* (2003). L'analyse de la microstructure otolithaire permet donc d'estimer la croissance individuelle avec une grande précision temporelle (de l'ordre du jour), adaptée pour appréhender des interactions à petite échelle avec l'environnement.

2.2.2. Données de croissance disponibles

Le laboratoire d'Ecologie Halieutique de l'Ifremer (DRV-RH-EcoHal, Nantes) dispose de données d'échantillonnage de larves d'anchois issues de campagnes effectuées dans le golfe de Gascogne en 1993, 1994, 1997, 1998 et 1999. Pour la cohorte 1999 (Fig. 2.2), les prélèvements effectués s'étendent à l'ensemble du cycle œufs-larves (campagnes mensuelles en Gironde d'avril à juillet) mais aussi juvéniles (campagne en septembre).

Les larves ont été prélevées au moyen de traits obliques à 2 nœuds dans la couche de surface (0-30m) à l'aide d'un filet carré (Bourriau 1991) monté avec une maille de 315 µm. Les juvéniles ont été capturés dans les eaux de surface (0-20m) au moyen d'un chalut pélagique traîné à 3-4 nœuds et monté avec une maille de 4 cm (cul de chalut).

Ces échantillons de larves et de juvéniles constituent une base potentiellement utilisable pour étudier l'influence de l'environnement sur la croissance individuelle. La base de données otolithaires est *a priori* d'autant plus intéressante qu'elle permet d'explorer une large gamme de situations environnementales et d'interactions physique-biologie. D'un autre côté, l'extraction, la préparation et l'analyse de la microstructure des otolithes représente un travail relativement lourd (de l'ordre d'une heure par larve et deux à trois heures par juvénile).

Les études menées par Peterman et al. (1988) sur l'anchois de Californie montrent une absence de corrélation entre le niveau du recrutement et l'abondance en œufs ou l'abondance en larves de moins de 20 jours. La mortalité déterminante pour le recrutement interviendrait donc à un âge supérieur à 20 jours, aux stades larvaire et juvénile. On a donc privilégié l'analyse des otolithes des juvéniles par rapport à une analyse exhaustive des otolithes de larves, âgées de moins de 20 jours pour la grande majorité d'entre elles dans les échantillons étudiés.

L'analyse a été effectuée à titre expérimental sur deux échantillons de larves de la campagne 1998, puis sur trois échantillons de larves de 1999 (secteur Gironde en mai, juin et juillet – 102 individus) et huit échantillons de juvéniles de 1999 (prélevés sur les accores des plateaux français et espagnols – 148 individus).

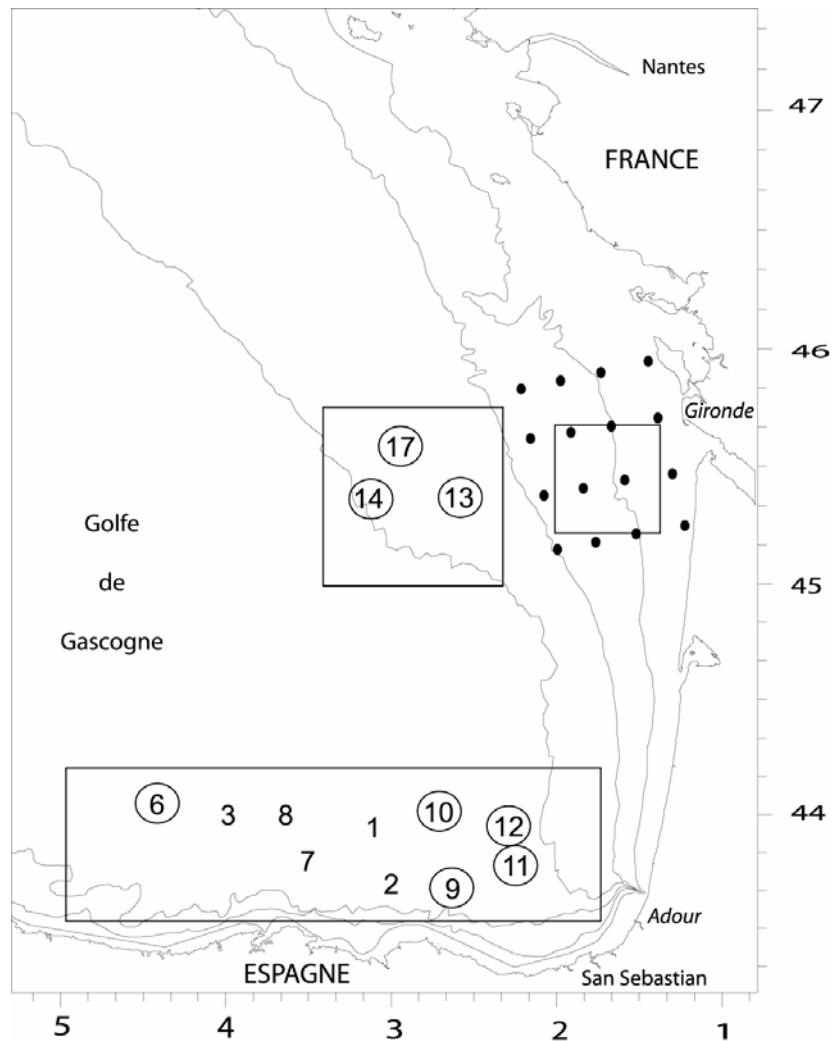


Figure 2.2 : Campagnes effectuées au cours de l'année 1999 et utilisées pour l'étude de la croissance des larves et juvéniles (Ifremer/Azti). Les points noirs correspondent aux points d'échantillonnage des œufs et des larves lors des campagnes mensuelles d'avril à juillet. Les cadres correspondent aux zones de prospection des juvéniles lors de la campagne de septembre, les numéros aux positions des traits de chalut contenant des juvéniles d'anchois, les numéros entourés aux échantillons pour lesquels des analyses d'otolithes de juvéniles ont été effectuées.

2.2.3. Rétrocalcul de la date de naissance et de la croissance des larves et juvéniles

L'âge de chaque larve ou juvénile est déterminé à partir de la microstructure otolithaire, en comptant le nombre d'incrément journaliers entre la marque d'ouverture de la bouche et le bord de l'otolithe (Campana et Jones, 1992). La date d'ouverture de la bouche (début de la nourriture exogène) est alors déduite en retranchant l'âge de la larve estimé en jours à la date d'échantillonnage. La largeur de chaque otolithe est mesurée tous les 5 incréments (gain de temps à la lecture) entre la marque d'ouverture de la bouche et le bord de l'otolithe. On obtient ainsi une courbe de croissance (tous les 5 jours) de l'otolithe, utilisée comme valeur approchée de la croissance somatique (Garcia *et al.*, 1998). L'hypothèse de proportionalité entre croissance otolithaire et croissance somatique a été vérifiée sur les individus prélevés en 1999 : il existe une forte relation linéaire entre le rayon de l'otolithe (en μm) et la longueur standard (en mm).

Modèle :	Coefficient	Standard error	Pr(> t)	R ²	p-value
				0.9823	0.0000
lm (Lstandard ~ Rotolithe)					
(Intercept)	8.5148	0.2438	0.0000		
Rayon de l'otolithe	0.0494	0.0005	0.0000		

Les otolithes peu épais des larves peuvent être lus directement au fort grossissement (x1250). En revanche, les otolithes plus épais des juvéniles nécessitent un ponçage, une lecture à grossissement moyen de l'ensemble des stries (x312.5), puis une lecture au fort grossissement (x1250) des stries fines proches du centre de l'otolithe (cf. Fig 2.3) Ces stries ne sont pas toujours lisibles : dans ce cas on extrapole (leur nombre et leur épaisseur) à partir de l'otolithe le plus semblable (largeur du premier incrément la plus proche) issu du même échantillon. Cette méthode a été progressivement mise au point avec P. Grellier (DRV-RH-EcoHal). L'essai de méthodes de lecture automatique au moyen de logiciels d'analyse d'image s'est révélé peu concluant.

Le noyau de l'otolithe correspond aux 3 à 5 premiers jours de développement, qui s'effectue à partir des réserves vitellines. Les 7 à 10 premiers incréments, particulièrement fins chez la larve comme chez le juvénile, correspondent à la période de vie larvaire depuis l'ouverture de

la bouche (première strie) jusqu'à l'acquisition de la vessie natatoire (Ré, 1986). La largeur des incréments augmente rapidement ensuite. L'otolithe croît de manière homogène (forme plus ou moins circulaire) jusqu'à 25-30 jours, puis se déforme de plus en plus ensuite (apparition de pôles de croissance, Fig. 2.3). La lecture du nombre d'incrément et de leur largeur se fait alors suivant le rayon le plus large de l'otolithe. La métamorphose (acquisition des caractères du juvénile) est progressive et intervient entre 60 et 90 jours (Ré, 1986).

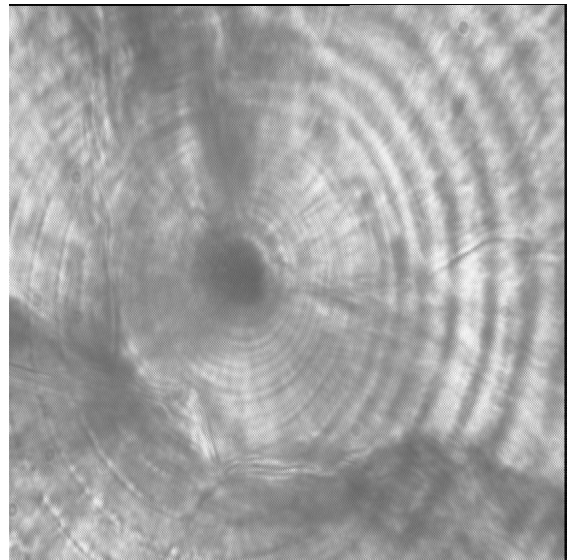
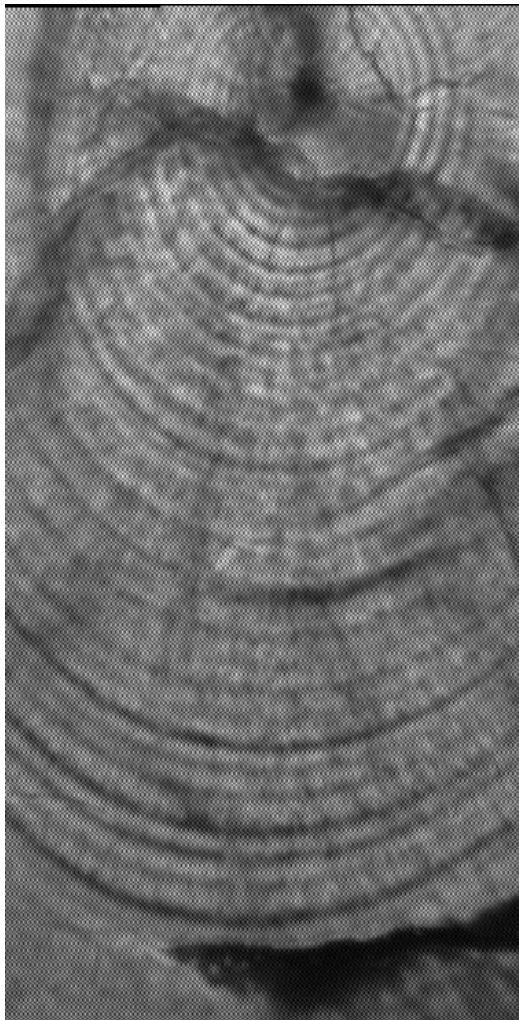


Figure 2.3. Photos (après ponçage) d'un même otolithe de juvénile prélevé dans le golfe de Gascogne en septembre 1999. La photo de gauche correspond au grossissement x312.5 utilisé pour le comptage global des incréments journaliers. La photo de droite correspond au grossissement x1250 utilisé pour lire les incréments les plus fins à proximité du nucleus (photos P. Grellier).

La croissance otolithaire est appréhendée à l'aide de deux grandeurs :

- le rayon de l'otolithe (r) qui représente la croissance depuis la marque d'ouverture de la bouche (début de la nourriture exogène)
- la vitesse de croissance de l'otolithe sur 5 jours (dr/dt , $dt=5j$) ou taux de croissance instantané

2.2.4. Caractérisation des histoires biologiques de croissance

Les individus échantillonnés ont une durée de vie comprise entre 5 et 135 jours et permettent de décrire la croissance sur les premiers mois de vie de l'anchois dans le golfe de Gascogne.

Le rayon de l'otolithe augmente continûment en fonction de l'âge (Fig. 2.4 a). La vitesse de croissance otolithaire augmente jusqu'à un âge de 40 jours environ puis se stabilise et décroît plus ou moins rapidement (Fig. 2.4.b). La croissance du rayon de l'otolithe en fonction de l'âge des juvéniles est donc de forme sigmoïde avec un point d'inflexion autour de l'âge 40 jours (début de la métamorphose, Ré 1996).

On observe une relation linéaire forte entre le rayon à t (période de 5 jours) et $t-1$ ($R^2 > 99\%$) ou le taux à t et le taux à $t-1$ ($R^2 = 80\%$), relative au phénomène d'autocorrélation dans la croissance (Fig. 2.4.c-d). La variabilité de la vitesse de croissance augmente nettement avec l'âge.

La croissance est variable d'un échantillon à l'autre : chez les larves de Gironde, elle apparaît plus élevée en juillet qu'en mai et juin ; chez les juvéniles, elle semble plus forte à l'accorde du plateau français que dans la zone au large des accores espagnols (Fig. 2.5). Cette variabilité est-elle liée à des conditions environnementales ou des histoires de vie particulières ?

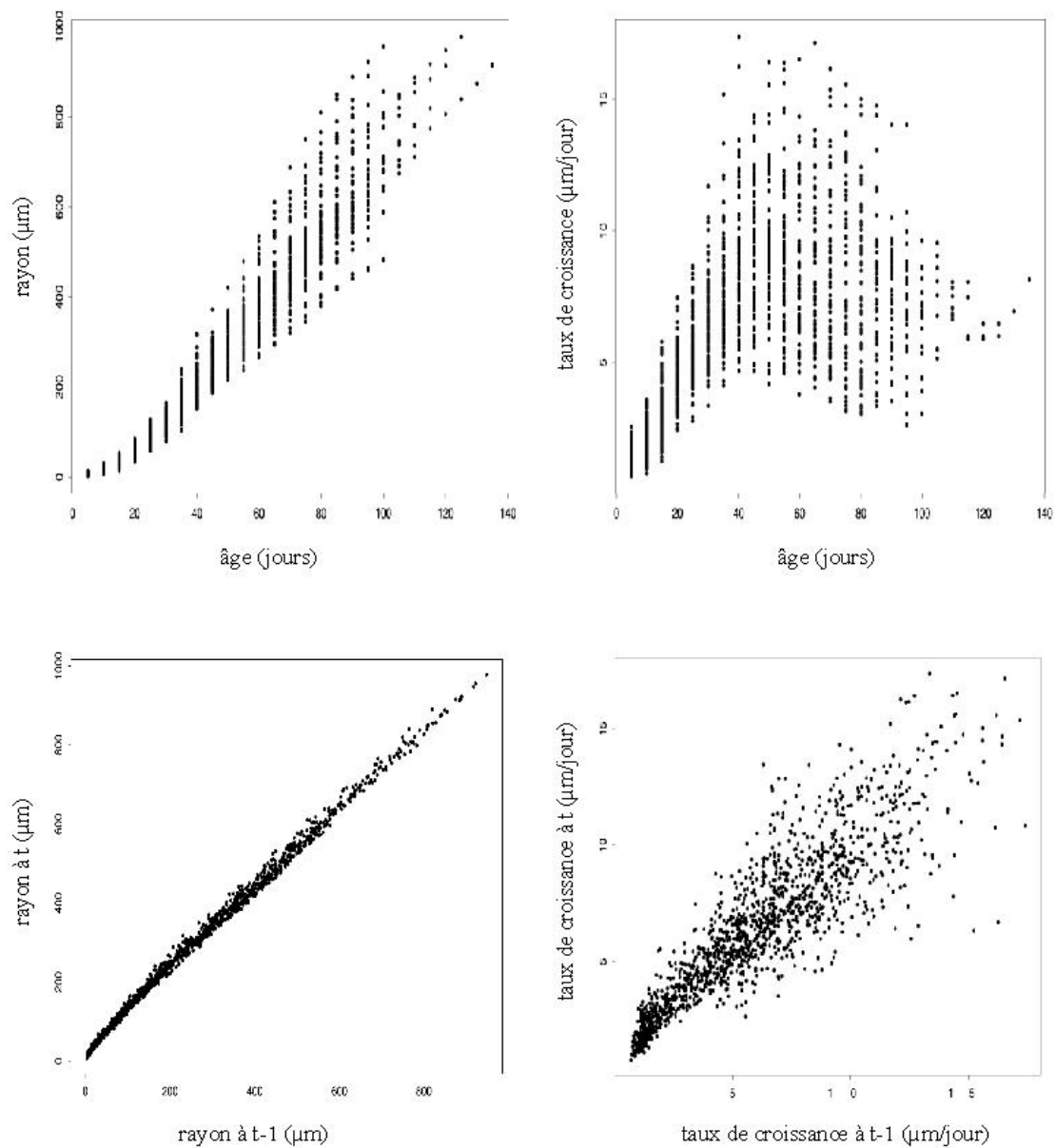


Figure 2.4 : Haut gauche : rayon de l'otolithe en fonction de l'âge. Haut droite : vitesse de croissance otolithaire en fonction de l'âge. Bas gauche : rayon à t en fonction du rayon à $t-1$. Bas droite : vitesse de croissance à t en fonction de la vitesse de croissance à $t-1$. Les données correspondent aux otolithes de 102 larves et 115 juvéniles récoltés de juin à septembre 1999.

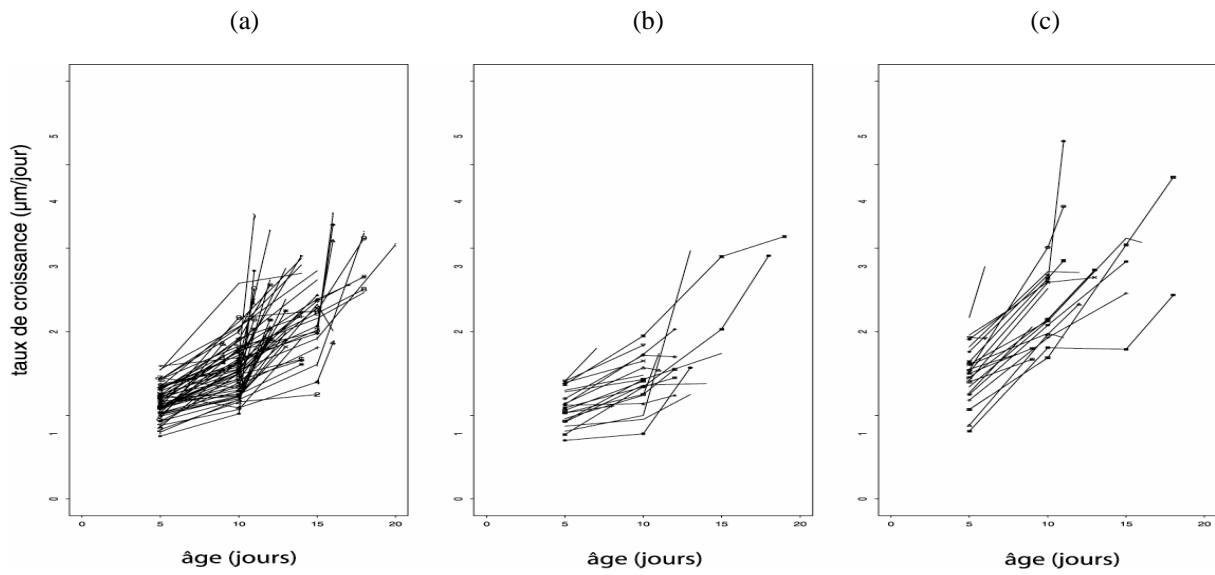
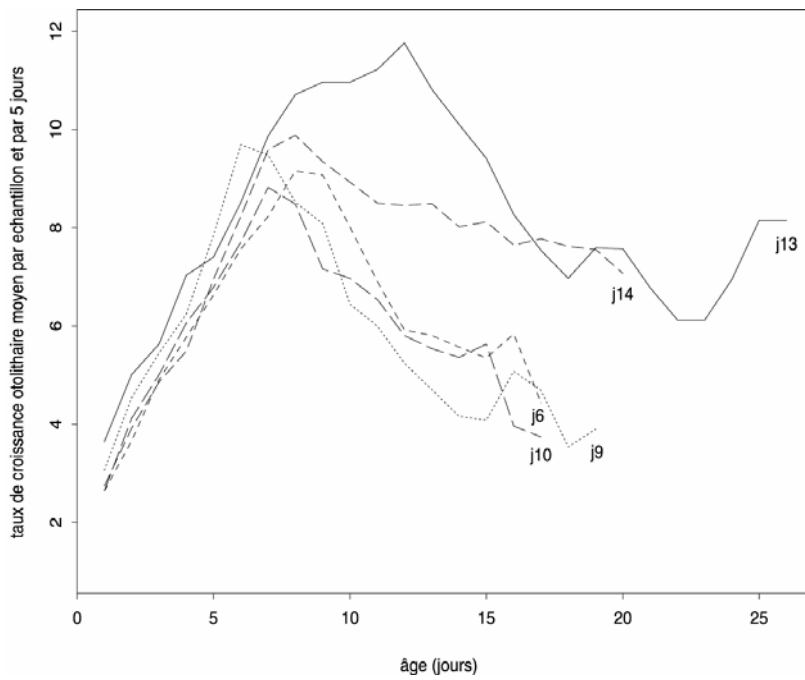


Figure 2.5 : Haut : évolution des vitesses de croissance des larves récoltées en zone Gironde en mai (a), juin (b) et juillet (c) 1999 en fonction de l'âge. Bas : évolution de la vitesse de croissance moyenne par échantillon des juvéniles récoltés en septembre 1999 en fonction de l'âge. Les échantillons j13 et j14 ont été pêchés à l'accore du plateau français, les échantillons j6, j9 et j10 ont été récoltés au large de l'accore espagnol.



2.3. Modèle de transport :

sélection de trajectoires individuelles dans un modèle hydrodynamique 3D

2.3.1. Présentation du modèle hydrodynamique

Un modèle hydrodynamique 3D étendu à l'ensemble du Golfe de Gascogne (Jégou *et al.*, 2001) a été développé par P. Lazure de l'IFREMER Brest à partir du modèle du plateau continental français (Jégou et Lazure 1995 ; Lazure et Jégou 1998). Le domaine d'application de ce nouveau modèle s'étend des côtes françaises et espagnoles aux profondeurs abyssales au Sud de l'entrée de la Manche (49° N) et à l'Est du méridien 8°W (Fig. 2.6.).

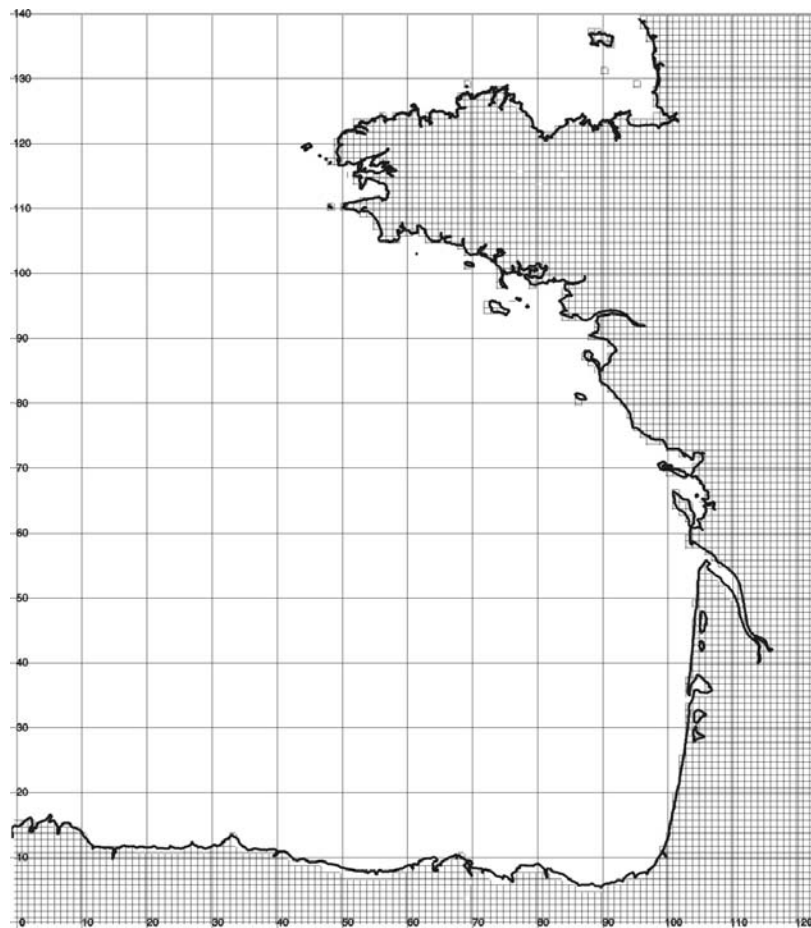
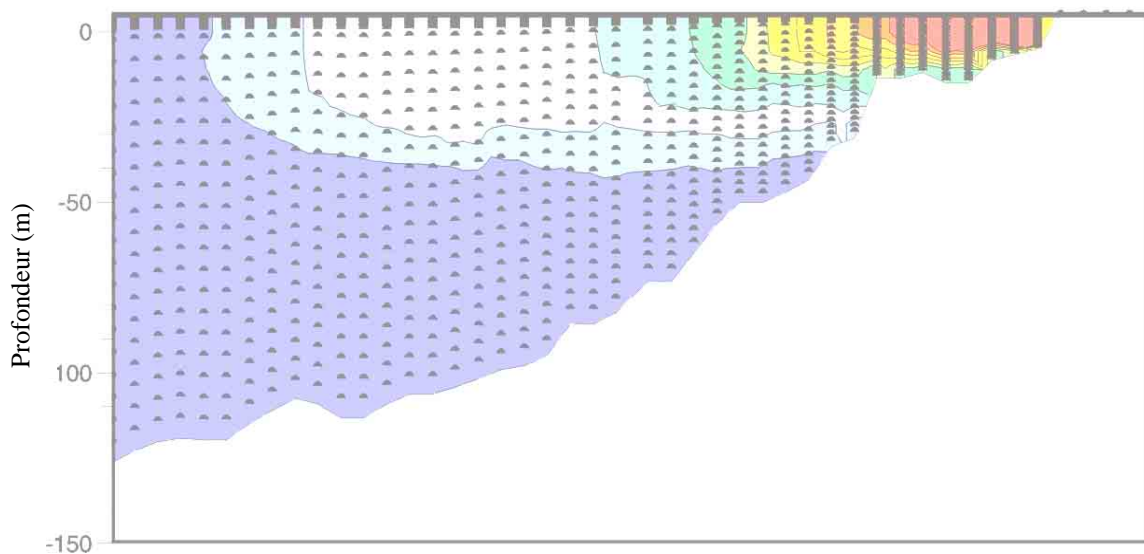
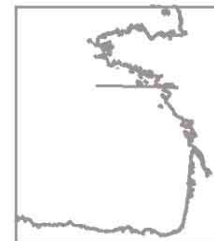


Figure 2.6. Emprise du modèle hydrodynamique Mars 3D étendu, de la Manche à la Galice. La maille horizontale du modèle (5km x 5km) est représentée sur terre, un quadrillage toutes les 10 mailles est représenté sur mer.

Ce modèle vise à simuler de manière réaliste la dynamique de l’océan sous les effets combinés de la marée, du vent, des apports fluviaux et des échanges thermiques entre l’océan et l’atmosphère. Il consiste en un ensemble d’équations différentielles qui permettent de calculer l’évolution des courants, de l’élévation du niveau de la mer, de la température et de la salinité (cf. annexe). Le modèle a une surface libre et un nombre constant de 30 niveaux sur la verticale quelle que soit la profondeur (système de coordonnées sigma, Fig. 2.7.).

La maille horizontale, de 5km x 5km (Fig. 2.6.), résulte d'un compromis entre la précision de la résolution spatiale et le temps de calcul. Cette taille de maille est de l'ordre de grandeur du rayon de Rossby interne pour la zone (2-5 km) qui détermine l'échelle des systèmes de fronts. Elle a été utilisée récemment pour des modèles similaires concernant d'autres plateaux continentaux : South Atlantic Bight (Kourafalou *et al.*, 1996) et Mer du Nord (Langenberg, 1997). Le pas de temps est de 900 secondes et correspond à une portion constante du cycle de marée.

Figure 2.7 : Modèle hydrodynamique. Coupe verticale le long d'un transect côte-large (trait sur la figure de droite) à la latitude de l'estuaire de la Loire, correspondant à la simulation du 22 mai 1998 à 14 heures. Les points représentent les positions sur la verticale des points de calcul (30 niveaux sigma) en fonction de la profondeur. Les contours représentent des niveaux de salinité (résultats de calcul).



Les conditions aux limites ouvertes proviennent d'un modèle barotrope 2D de plus grande emprise, s'étendant du Portugal à l'Islande (Jégou et Lazure, 1995) forcé par l'onde semi-diurne de marée et les champs de vent. La salinité aux limites ouvertes du modèle 3D est fixée à 35.5. Les vents estimés par le modèle ARPEGE de Météo-France sont utilisés comme condition de surface et une condition radiative est utilisée pour la température de la mer. Les débits journaliers de la Loire et de la Gironde sont utilisés comme conditions aux limites et imposés dans leurs estuaires.

Les champs de température et de salinité calculés par le modèle ont été validés par comparaison avec des données de campagnes océanographiques et des observations satellitales (Jégou et Lazure, 1995, Hermida *et al.*, 1996). La circulation calculée par le modèle a été validée de manière indirecte par ses effets sur la distribution de la température et de la salinité (Jégou et Lazure, 1995).

2.3.2. Les processus forçants

La marée sur le plateau continental du golfe de Gascogne est principalement semi-diurne et produit des courants instantanés relativement faibles (inférieurs à 1 nœud) sur la majeure partie du plateau. Ceux-ci engendrent donc peu de turbulence par friction sur le fond et la colonne d'eau est susceptible de se stratifier en été.

Localement, cependant, les courants instantanés et le mélange vertical associé à la marée peuvent être plus importants, et créer des fronts thermiques : c'est le cas au voisinage des îles de Sein, de Ouessant et Belle-Ile, au Nord de l'île de Noirmoutier et dans les pertuis charentais.

Les courants résiduels de marée sont très faibles sur le plateau, et en période de calme les masses d'eau oscillent au rythme de la marée mais ne se déplacent pas à long terme.

Le vent est l'un des principaux moteurs de la circulation. Les vents dominants sont de secteur Sud-Ouest en automne et hiver et basculent aux Nord-Ouest au printemps et en été. La circulation générale, dirigée vers le Nord en hiver, s'inverse donc au printemps. Près des

côtes, le vent est susceptible de créer des mouvements verticaux d'upwelling et de downwelling, notamment au niveau des Landes et de la Vendée.

Les gradients de densité font que les eaux douces issues du débit des fleuves restent en surface tant qu'elles ne sont pas trop mélangées, créant une dessalure superficielle (panache) étalée dans différentes directions sous l'action de la force de Coriolis et surtout des vents.

2.3.3. Modélisation du transport des larves et juvéniles

Les larves et les juvéniles sont soumis à des processus d'advection (composante déterministe du transport, liée aux vents, à la marée et aux gradients de densité) et de diffusion (composante aléatoire du transport, liée à la turbulence), représentés de manière plus ou moins réalistes par les modèles hydrodynamiques (en fonction notamment de leur résolution et de la formulation choisie pour représenter la turbulence).

Des travaux de modélisation du transport des larves et des juvéniles à partir de particules lâchées dans des modèles de circulation océanique ont été menés depuis une dizaine d'années. Ils concernent des systèmes plus ou moins advectifs : banc Georges (Werner *et al.*, 1996), courant de l'Alaska (Hinckley *et al.*, 1996) ou du Benguela (Mullon *et al.*, 2003 ; Parada *et al.*, 2003). Ces études montrent que si on modélise les larves par des particules passives lâchées à partir des zones de ponte connues puis soumises aux processus d'advection et de diffusion, une très faible proportion d'entre elles atteignent effectivement les zones de nourriceries connues.

Pour qu'une proportion réaliste de particules atteigne les zones de nourriceries, il faut imposer à ces particules un comportement actif, consistant à se maintenir sur la verticale dans une certaine gamme de profondeur, afin d'échapper à une advection excessive. Cette gamme de profondeur « efficace », éventuellement variable avec l'âge, peut être déterminée expérimentalement à l'aide des modèles de circulation (profondeur maximisant le succès du transport vers des nourriceries connues). Cette méthodologie est peu adaptée à notre cas d'étude, les zones de nourriceries de l'anchois dans le golfe de Gascogne étant relativement étendues et peu délimitées (les juvéniles sont principalement observés le long des accores français et espagnols au sud de la latitude 47°N selon Uriarte *et al.*, 1996).

Le comportement de maintien actif sur la verticale correspond plus ou moins au comportement des larves observé dans la nature. Les observations montrent en effet que les larves effectuent des migrations verticales quotidiennes, dont l'amplitude s'accroît en général avec l'âge, et dont la profondeur moyenne varie plus ou moins avec l'âge selon les espèces considérées. En termes de transport sur une durée de plusieurs jours, il est équivalent, comme l'ont montré Werner *et al.* (1996), de considérer une particule effectuant des migrations verticales quotidiennes au sein d'une couche donnée (habitat des larves) ou de considérer une particule soumise aux courants moyens sur cette même couche. La profondeur efficace pour le transport des particules devrait logiquement correspondre en moyenne à l'habitat larvaire.

En ce qui concerne l'anchois (dans le golfe de Gascogne et en Méditerranée), les larves et les juvéniles vivent dans la couche de surface au-dessus de la thermocline (0-30m) où ils effectuent des migrations verticales quotidiennes (Palomera, 1991 ; Garcia et Palomera, 1996 ; Garcia *et al.*, 1998). On ne dispose pas d'observations indiquant une variation de la profondeur moyenne des individus avec l'âge, ceux-ci étant toujours observés dans les eaux de surface. La thermocline dans le golfe de Gascogne est située à une profondeur variable selon les structures physiques méso-échelle, toujours inférieure à trente mètres (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). La couche 0-30 m a donc été considérée comme représentative de l'habitat moyen des larves et des juvéniles.

Les premières expériences de suivi de bouées dans le golfe de Gascogne au printemps et en été (Lazure, non publié) montrent l'influence dominante dans le transport des processus advectifs (courants moyens) par rapport aux processus diffusifs (courants turbulents). La figure 2.8 montre par exemple que les trajectoires de deux flotteurs lâchés simultanément restent proches sur des durées de plusieurs semaines. L'importance de l'énergie dissipée par les courants de marée dans la région pourrait expliquer la faible influence des processus turbulents.

Notre objectif est de reconstituer l'histoire probable de dérive d'individus réels (prélevés en mer en un lieu et à une date connue) pour explorer les liens entre leur croissance passée et les conditions environnementales rencontrées au cours de cette dérive (cf. 2.1.4.). Ceci correspond à une procédure de *back-tracking* ou sélection de trajectoires à rebours. Dans ce

type de procédure, la prise en compte explicite de la diffusion (turbulence) dans le transport augmente de manière considérable les volumes et les temps de calcul.

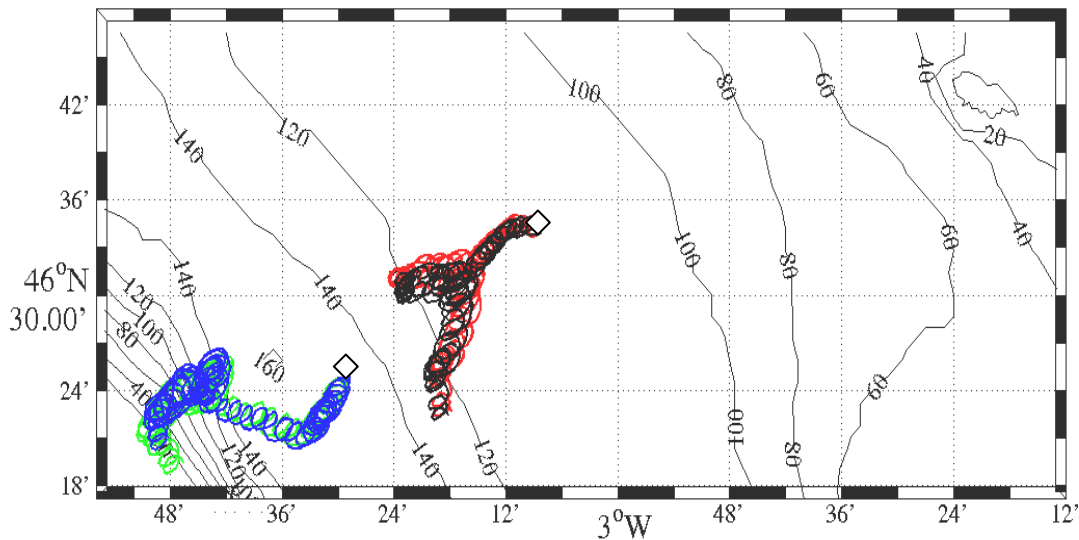


Figure 2.8 : Dérive de 4 bouées (réelles) entre le 14 mai et le 13 juin 2004. Les bouées ont été relâchées par paires au sud-ouest de l'île d'Yeu (points de lâcher marqués par des losanges) à 60 m de profondeur.

Ces différents éléments nous ont conduit à choisir un modèle basé sur l'advection de l'habitat moyen des larves et juvéniles. On considère que les larves sont transportées en moyenne de la même manière que des "bouées virtuelles", définies individuellement comme la couche de surface 0-30 m (habitat larvaire) à un point donné, et soumises aux courants moyens sur la verticale entre 0 et 30 mètres. Les bouées sont suivies à chaque pas du modèle (900s). On néglige la diffusion et on n'impose pas de comportement actif. On considère que les larves sont transportées en moyenne de manière passive au sein de leur habitat. Dans ce modèle, la dérive d'une bouée virtuelle correspondrait à la dérive du barycentre d'une micro-cohorte d'individus (cf. 3.2.).

Ce modèle de transport a fait l'objet d'une validation qualitative globale, présentée dans la partie 3.1.2. Il serait souhaitable, pour pleinement valider ce modèle, de comparer expérimentalement les trajectoires des bouées virtuelles avec les caractéristiques (moyenne,

variabilité) des trajectoires de particules relâchées en grand nombre autour des mêmes points et soumises à l'advection, la diffusion et un comportement actif de maintien sur la verticale.

Les bouées virtuelles sont relâchées dans le modèle hydrodynamique selon une grille correspondant à l'aire de ponte connue. Elles sont suivies pendant une durée maximale d'une centaine de jours. Au-delà de cet âge il n'est en effet plus valide de considérer un transport passif des individus (Ré, 1986).

Ce modèle de transport a été utilisé dans deux types d'expériences aux objectifs distincts :

- déterminer l'origine, la trajectoire et l'environnement « vécu » par des larves et juvéniles réels dans le but d'ajuster un modèle individuel de croissance et de survie (cf. 2.4.)
- simuler le transport à l'échelle de la population et de la saison (partie 3), ce qui a permis entre autres de valider *a posteriori* et de manière globale ce modèle de transport (cf. 3.1.2).

2.3.4. Sélection de trajectoires dans le modèle hydrodynamique

Les données biologiques dont nous disposons sont particulières. Elles sont temporelles, puisqu'elles retracent une histoire quotidienne de croissance entre deux dates connues : la date de ponte (ou d'ouverture de la bouche) et la date de pêche. Elles sont aussi spatialisées : on connaît le lieu de pêche, c'est-à-dire le point d'arrivée des individus. Pour déterminer leur trajectoire spatiale depuis la ponte, il faut nécessairement remonter le temps.

Pour "remonter le temps" et déterminer les trajectoires spatiales des larves et juvéniles échantillonnés, on a procédé en deux étapes (cf. Figure 2.9) :

- lâcher un grand nombre de particules sur l'ensemble de la grille du modèle pendant toute la période de ponte (connue) des individus, puis faire tourner le modèle "à l'endroit" pour les faire dériver de manière réaliste pendant leur durée de vie,
- sélectionner les trajectoires arrivées dans la zone de pêche à la date de pêche.

Depuis chaque point de la grille du modèle (5 km x 5 km) on lâche donc une bouée virtuelle tous les 7 jours pendant toute la période correspondant aux dates de naissance des larves et

des juvéniles échantillonnés. Les trajectoires de ces bouées sont suivies pendant toute la durée de vie des larves/juvéniles et interrompues à la date de leur échantillonnage. Les trajectoires qui arrivent à cette date dans la zone d'échantillonnage sont sélectionnées (cf. Figure 2.9).

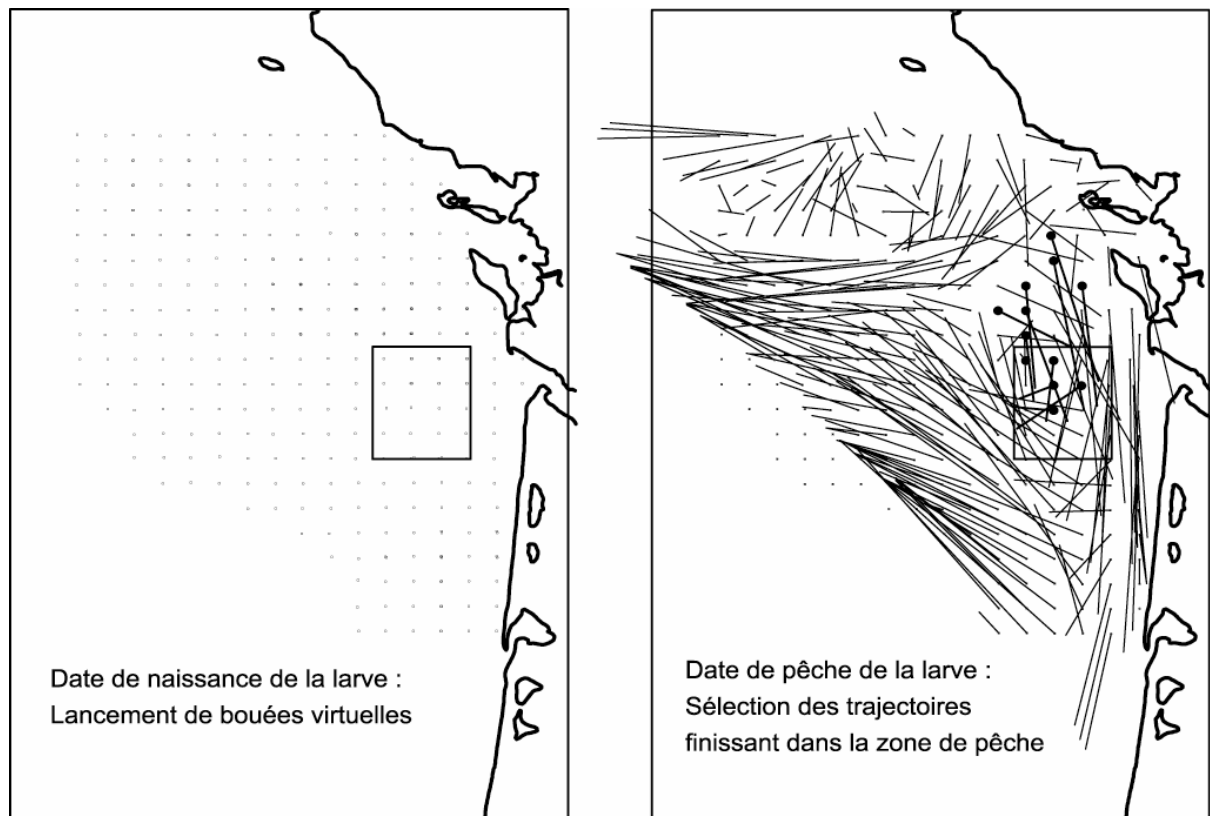


Figure 2.9 : Illustration de la méthode de génération puis de sélection des trajectoires en vue du couplage physique-biologie. Les points (à gauche) correspondent aux points de lâcher des bouées virtuelles. Les rectangles correspondent à la zone de pêche des larves. Les segments (à droite) correspondent aux positions de départ et d'arrivée des trajectoires des bouées virtuelles. Les trajectoires aboutissant dans la zone de pêche des larves (à droite) sont sélectionnées (marquées ici par des points noirs à leur origine).

La zone d'échantillonnage, pour un échantillon de larves ou de juvéniles donné, est définie comme le carré de 21 x 21 miles nautiques (environ 0.5° de longitude) centré sur la position moyenne du trait de chalut correspondant à cet échantillon. La taille de cette zone résulte d'un

compromis entre le degré de précision de la sélection spatiale et le nombre de trajectoires arrivant dans cette zone.

Toute trajectoire débutant à la date d'ouverture de la bouche d'un individu donné et arrivant dans la zone d'échantillonnage le jour où cet individu a été pêché correspond à une trajectoire potentiellement suivie par cet individu. Parmi ces trajectoires, on a ensuite sélectionné une trajectoire par individu : celle dont la position d'arrivée est la plus proche du point d'échantillonnage de l'individu (position moyenne du trait de chalut correspondant). La sensibilité du modèle biophysique de croissance à cette procédure de sélection sera discutée dans la partie 2.4.4.3.

Les trajectoires des larves (qui durent entre 1 et 6 semaines) montrent une forte variabilité spatiale et temporelle. La variabilité spatiale est liée à des structures hydrodynamiques locales, qui sont ainsi mises en lumière : trajectoires soumises aux structures côtières (courants résiduels de marée, courants estuariens), trajectoires retenues dans des structures liées au panache des fleuves (gyres, tourbillons, lentilles d'eau dessalées), trajectoires entraînées par les courants aux accores du plateau continental. La variabilité temporelle est nettement liée aux variations du régime des vents (direction et intensité).

Les trajectoires des juvéniles (qui durent de 2 à 4 mois) sont dans le détail liées aux mêmes structures et dans leur direction générale liées essentiellement aux vents dominants. Elles permettent d'accéder à l'échelle du golfe de Gascogne, qui est celle de la population. Ainsi les juvéniles échantillonnés en septembre (1999) au large des côtes espagnoles proviendraient des zones de pontes des côtes françaises (dérive vers le Sud). Ceux trouvés sur la pente continentale "française" proviendraient des zones de pontes du plateau français (dérive vers l'Ouest), cf. Figure 2.10.

Au-delà des informations qu'elles peuvent apporter sur le transport des larves et juvéniles à travers le golfe de Gascogne, les trajectoires permettent d'associer à une échelle fine les histoires biologiques de croissance des individus et les histoires physiques des habitats traversés par ces individus, simulées à l'aide du modèle hydrodynamique. Elles constituent donc un outil privilégié pour explorer les liens entre la croissance individuelle et l'évolution de l'environnement physique.

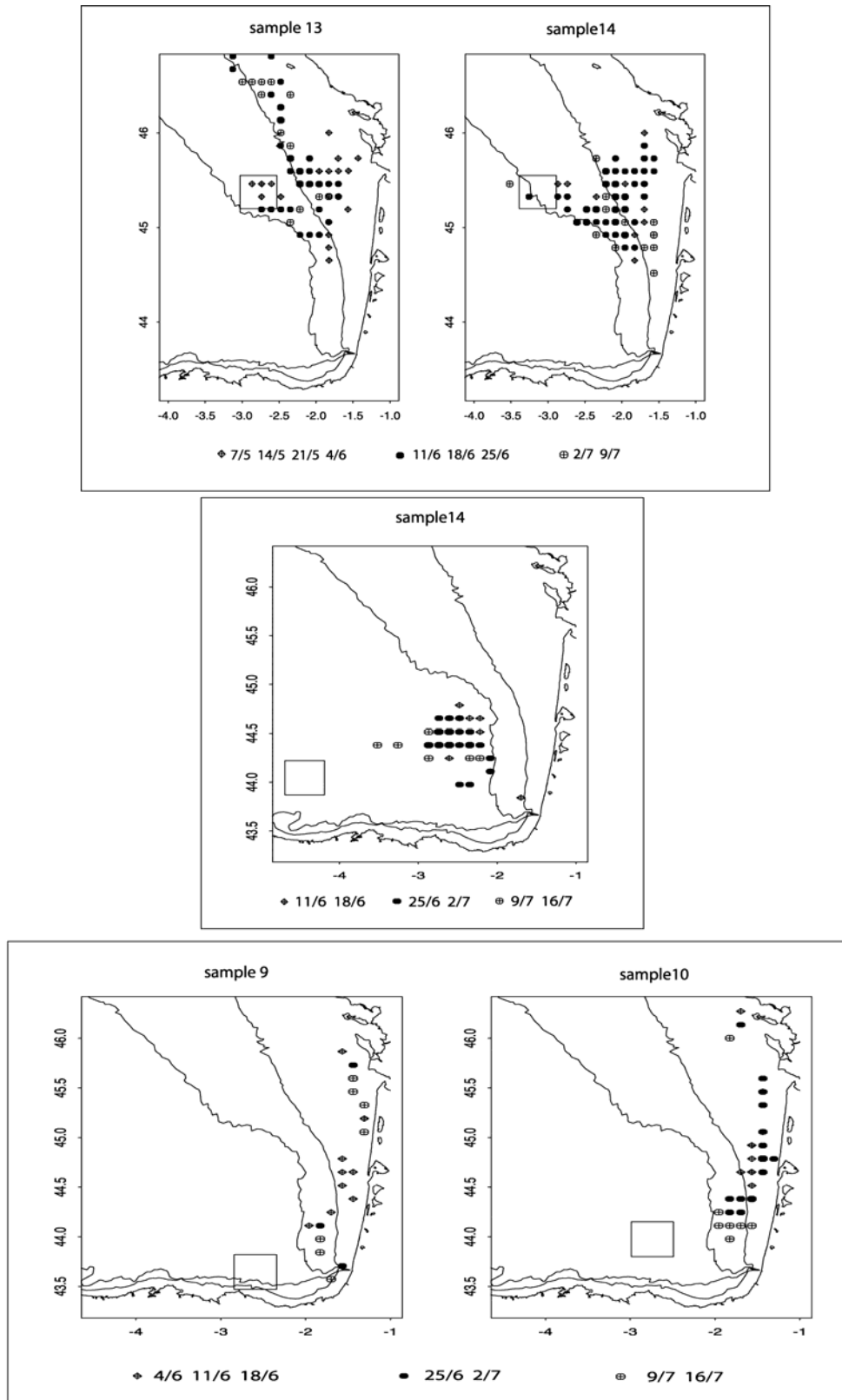


Figure 2.10 : Origine potentielle de juvéniles récoltés en septembre 1999 (cinq échantillons). Les carrés représentent les zones où les juvéniles ont été pêchés. Les points correspondent aux zones potentielles des pontes dont ils sont issus selon le modèle de transport. Les symboles des points renvoient aux dates des lâchers hebdomadaires de bouées virtuelles.

2.4. Modèle de croissance : modélisation stochastique de la croissance en fonction des conditions physiques le long de trajectoires individuelles

2.4.1. Les variables physiques calculées le long des trajectoires

Le modèle hydrodynamique 3D résout les équations d'évolution de des deux composantes de la vitesse, du niveau marin, de la température, de la salinité et de l'énergie cinétique turbulente. Ces variables "brutes" permettent de calculer d'autres quantités telles que des coefficients de mélange.

On a choisi de calculer le long des trajectoires, à l'aide du modèle hydrodynamique, un ensemble de variables représentatives du milieu de vie des larves et des juvéniles et/ou susceptibles, selon la littérature, d'influencer leur croissance et leur survie.

La température et la salinité sont des descripteurs essentiels des masses d'eau. La première est connue pour avoir une influence générale sur la croissance des poissons et la seconde permet de caractériser les panaches des fleuves, zones majeures de ponte. La vitesse verticale (représentative des upwellings) a un ordre de grandeur faible par rapport aux courants de marée : cette variable a donc un sens si elle est calculée sur un cycle de marée, mais pas en instantané le long d'une trajectoire.

Depuis les travaux de Lasker (1978), de nombreuses études ont montré l'influence sur la vie larvaire des processus antagonistes de turbulence et de stratification, par le biais de plusieurs mécanismes : développement et concentration/dispersion des proies zooplanctoniques, interaction entre prédateurs et proies (taux de rencontre et taux de capture), effet direct sur la croissance, advection etc. (voir Mackenzie (2000) pour une revue sur le sujet). En l'absence de descripteur générique, nous avons choisi de calculer plusieurs variables descriptives de ces processus, qui correspondent à différents cadres théoriques et échelles d'espace et de temps.

Les fichiers issus des simulations réalisées à l'aide du modèle hydrodynamique contiennent donc, pour chacune des particules suivies et à chaque heure :

- la date et l'heure,
- la position en latitude et longitude,

- la hauteur totale d'eau (profondeur) filtrée de la marée,
- la température,
- la salinité,
- des indices de stratification : déficit d'énergie potentielle global (dans lequel on peut distinguer l'effet de la salinité et celui de la température), profondeur de la couche de mélange,
- des indices de turbulence : coefficient K_z de diffusivité turbulente sur la verticale, coefficient ϵ de dissipation de l'énergie cinétique turbulente.

Le *déficit d'énergie potentielle* est une mesure de la stratification de la colonne d'eau. Cette quantité se calcule de la manière suivante :

$$\Phi = \frac{1}{H} \int_{-H}^0 (\bar{\rho} - \rho_z) g_z(z) dz \quad \text{où} \quad \bar{\rho} = \frac{1}{H} \int_{-H}^0 \rho_z dz$$

et H est la hauteur d'eau, ρ la densité, z la profondeur.

En zone côtière, la densité ρ peut s'exprimer en fonction de la température et de la salinité par la formule : $\rho = \rho_0 (1 - \alpha T + \beta S)$

On peut alors distinguer dans l'expression du déficit d'énergie potentielle, le rôle de la stratification en température et de la stratification en salinité.

Le processus principal qui tend à réduire ce déficit d'énergie potentielle est le mélange. Celui-ci a deux origines possibles :

- le frottement du courant de marée sur le fond, qui crée de la turbulence se diffusant ensuite dans la colonne d'eau (notamment dans les zones de fronts). Le phénomène est essentiellement modulé par les cycles vives eaux-mortes eaux.
- l'action du vent en surface qui crée des cisaillements verticaux de courant produisant la turbulence. C'est l'action des coups de vent. Sa variabilité temporelle instantanée et saisonnière est forte.

A l'inverse, des processus ont pour action d'augmenter ce déficit :

- en température, il s'agit du rayonnement solaire incident. Sa variabilité spatiale est faible et liée à la latitude et à la nébulosité. Sa variabilité inter-annuelle est également faible en liaison avec la stabilité du mouvement des astres. Sa variabilité saisonnière est au contraire importante.

- en salinité, ce sont les apports d'eau douce qui créent ce déficit. La variabilité temporelle liée au débit est forte, puisqu'on peut noter des débits moyens variant quasiment d'un facteur 3 d'une année sur l'autre. La variabilité spatiale est également forte en raison du déplacement des panaches lié aux régimes des vents (surtout au printemps).

La *profondeur théorique de mélange* est également un indice de stratification. On considère que la colonne d'eau est composée de deux couches de densités uniformes : une couche de surface d'épaisseur h_1 et une couche de fond d'épaisseur h_2 . Connaissant la densité calculée en surface (ρ_1) et au fond (ρ_2) ainsi que la hauteur d'eau totale (h) et la densité moyenne de la surface au fond (ρ), on déduit de l'équation d'état $\rho gh = \rho_1 gh_1 + \rho_2 gh_2$ l'épaisseur de la couche de surface ou profondeur de mélange $h_1 = h (\rho - \rho_2) / (\rho_1 - \rho_2)$.

La turbulence correspond aux mouvements qui transfèrent l'énergie cinétique (en excès) des "grandes" échelles (mètres ou dizaines de mètres) aux plus petites échelles (centimètres et en deçà) par un processus d'instabilité en cascade, saturant une à une les échelles intermédiaires, jusqu'à être dissipée sous forme de chaleur par la viscosité moléculaire (Sanford 1997). La turbulence, générée par une variété de mécanismes à grande échelle (le vent, la marée, les upwellings, les circulations frontales, le débit des fleuves) est décrite par une théorie universelle à petite échelle et mesurée par différentes grandeurs (Sanford 1997). Les deux paramètres les plus couramment utilisés sont :

- le *coefficient K_z de diffusivité turbulente sur la verticale* (entre la surface et le fond) est exprimé en $m^2 s^{-1}$. Il représente la capacité de mélange induit par la turbulence et retranscrit essentiellement l'effet du vent sur la structure verticale de la colonne d'eau : $\tau(z,t) = \rho K_z(z,t) \partial u(z,t) / \partial z$ (avec τ : stress de cisaillement vertical (en $kg m^{-2} s^{-1}$), ρ : densité, u : composante de vitesse horizontale),

- le *coefficient ε de dissipation de l'énergie cinétique turbulente* qui intègre la dissipation de l'énergie cinétique turbulente à toutes les échelles : $\varepsilon = 2 \nu \int_0^\infty k^2 E(k) dk$ avec ν : viscosité cinématique et $k^2 E(k)$: spectre de dissipation total de l'énergie dans les 3 dimensions. Cette variable est celle la plus couramment utilisée dans les études sur les effets de la turbulence sur les larves (Mackenzie *et al.* 1994, Sundby 1997, Sogard 1997)

2.4.2. Construction des tableaux de couplage des données physiques et biologiques

En cohérence avec le modèle de transport, les variables descriptives de l'habitat larvaire local (température, salinité, indices de turbulence) sont moyennés sur les 30 premiers mètres. Les indices de stratification sont par définition calculés sur l'ensemble de la hauteur d'eau, de la surface au fond, dans la limite des 200 premiers mètres. L'ensemble de ces variables est estimé heure par heure le long de chaque trajectoire.

Chaque heure, le long des trajectoires simulées, les paramètres physiques estimés à l'aide du modèle hydrodynamique sont :

- la température,
- la salinité,
- un indice de stratification (déficit d'énergie potentielle, dans lequel on peut distinguer l'effet de la salinité et celui de la température),
- un indice de profondeur de la couche de mélange
- des indices de turbulence : coefficient de diffusivité turbulente verticale (K_z , qui retranscrit essentiellement l'effet du vent sur la structure verticale de la colonne d'eau) et coefficient de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (epsilon, qui intègre la dissipation de l'énergie cinétique turbulente à toutes les échelles).

L'histoire physique enregistrée le long d'une trajectoire sélectionnée, associée à un individu, représente potentiellement l'environnement "vécu" par cette larve ou ce juvénile (cf. Fig.2.11).

Chaque courbe de croissance otolithaire peut être vue comme une réalisation du processus de croissance dans les conditions spatio-temporelles spécifiques décrites par la suite d'événements environnementaux le long de la trajectoire qui lui est associée. Par conséquent les couples [histoire de croissance larvaire, histoire physique de la masse d'eau] représentent un matériau intéressant pour étudier les relations *in situ* entre la croissance larvaire/juvenile et l'environnement.

La croissance otolithaire d'un individu à une date donnée dépend non seulement des caractéristiques de son environnement mais aussi de son histoire de croissance précédente et éventuellement d'autres caractéristiques individuelles telles que la qualité et/ou la taille de l'œuf dont il est issu (Heath et Gallego, 1997).

La croissance otolithaire des larves et juvéniles est mesurée tous les 5 incréments, ce qui correspond à des périodes de 5 jours (cf. 2.2.3.). Pour chaque individu, on a donc calculé la moyenne par périodes de 5 jours de chaque paramètre physique estimé le long de la trajectoire associée, sur toute la durée de vie de la larve / du juvénile. Pour les paramètres à forte variabilité (turbulence), les minima et maxima par périodes de 5 jours ont également été calculés.

L'influence des paramètres physiques sur la croissance n'est pas nécessairement instantanée : dans les expériences d'élevage de larves, on peut observer un délai de plusieurs jours entre une modification des conditions d'élevage (température, abondance des proies) et l'effet observé sur la croissance (Gutierrez et Morales-Nin, 1986 ; Folkvord *et al.*, 1997). On a donc analysé l'influence sur la croissance à la date t (t = période unitaire de 5 jours) non seulement en fonction de la moyenne (et minimum/maximum) des paramètres physiques estimés à la date t , mais aussi à la date $t-1$ (5 jours précédents) et $t-2$ (10 jours précédents).

On a ainsi construit un tableau de données de couplage, dont les lignes (observations) correspondent à des périodes de 5 jours de "vie" d'un couple [individu, trajectoire] et les colonnes à des variables biologiques (rayon de l'otolithe, vitesse de croissance) et physiques (température, salinité, indices de stratification, de mélange et de turbulence) moyennés (ou min/max) à t , $t-1$ ou $t-2$.

Une analyse exploratoire des données physiques a d'abord été conduite afin de mettre en évidence les grandes tendances de l'évolution des variables physiques le long des trajectoires et de repérer les liens entre ces différentes variables.

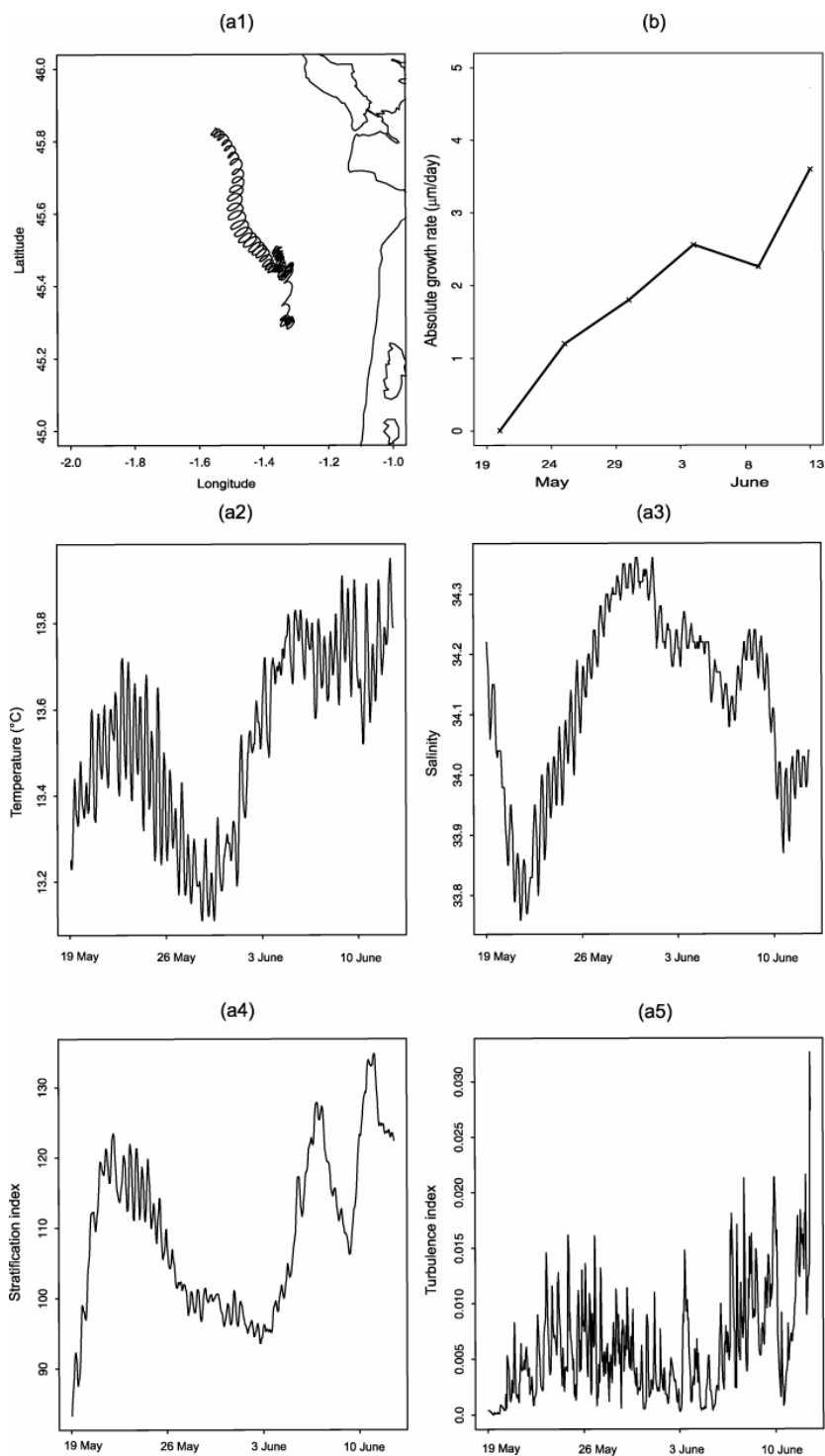


Figure 2.11 : Un exemple de couplage entre la trajectoire d'une masse d'eau simulée par le modèle hydrodynamique (a1-a5) et la trajectoire de croissance otolithaire (b) d'une larve prélevée en juin 1998. (a1) Trajectoire de la masse d'eau entre le 17 mai et le 13 juin 1998. Evolution horaire des indices de (a2) température, (a3) salinité, (a4) stratification et (a5) turbulence (moyennes sur les 30 premiers mètres). (b) Vitesse d'accroissement de l'otolithe ($\mu\text{m}/\text{jour}$) déterminé toutes les 5 stries sur la même période.

2.4.3. Caractérisation des histoires physiques le long des trajectoires

L'ensemble des trajectoires sélectionnées pour le couplage avec des larves/juvéniles représente un échantillonnage non aléatoire de l'ensemble des trajectoires simulées sur la période de mai à septembre 1999. Ces trajectoires partent pratiquement toutes du plateau continental et aboutissent au terme de leur dérive aux accores ou bien au-delà en zone océanique.

Au fur et à mesure que progressent la date et l'âge de la trajectoire, elles sont donc toutes soumises à des tendances générales liées à l'évolution saisonnière de l'hydrologie dans le golfe : augmentation de la température, de la stratification, de l'épaisseur de la couche de mélange, diminution de la turbulence et de la salinité (Fig. 2.12). Les variables physiques ne sont donc pas indépendantes les unes des autres, ni indépendantes du temps, mais leurs gammes de variabilité correspondent a priori à celui rencontré par les larves et juvéniles au cours de leur dérive.

Une analyse en composantes principales effectuée sur l'ensemble des variables (les observations correspondant à des portions de trajectoires d'une durée de 5 jours) fournit les résultats suivants (Fig. 2.13). Les deux premiers axes expriment l'essentiel de la variabilité. Un premier axe oppose les eaux à fort coefficient de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (ϵ) aux eaux océaniques (chaudes, salées, stratifiées, épaisse couche de mélange) de la fin de période. Un second axe oppose les eaux à fort coefficient de diffusivité turbulente verticale (K_z) (eaux profondes et salées) aux eaux chaudes et stratifiées.

Les moyennes, les minima et maxima à t , $t-1$ et $t-2$ (t = période unitaire de 5 jours) concernant un même paramètre physique apparaissent liées entre elles. L'examen des nuages de points entre t et $t-1$, t et $t-2$ et $t-1$ et $t-2$ montrent des relations linéaires fortes à très fortes pour la plupart des paramètres (température, salinité, indices de stratification et d'épaisseur de la couche de mélange) qui varient faiblement à l'échelle de temps choisie. Pour la construction de modèles de croissance dans la suite, on ne retiendra que les indices calculés à la date t , sachant que ces indices sont aussi représentatifs des indices à $t-1$ et $t-2$. En revanche, il n'y a pas de relation flagrante en ce qui concerne les paramètres de turbulence, qui présentent une forte variabilité temporelle. Les indices construits à partir de ces paramètres à t , $t-1$ et $t-2$ sont donc tous conservés.

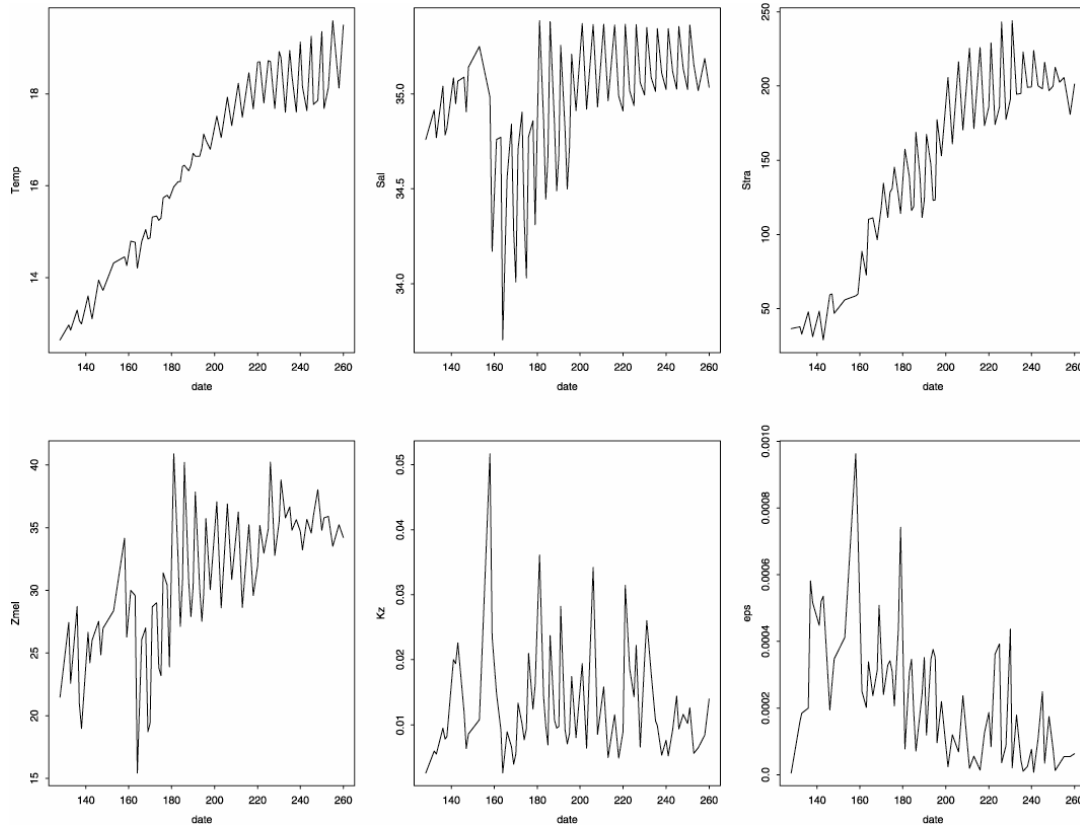


Figure 2.12 : évolution de la moyenne des paramètres physiques estimés le long des trajectoires au cours de la saison. Stra : déficit d'énergie potentielle (indice de stratification), Temp : température, Zmel : profondeur de la couche de mélange, eps : coefficient de dissipation de l'énergie cinétique turbulente, Kz : coefficient de diffusivité turbulente verticale, Sal : salinité.

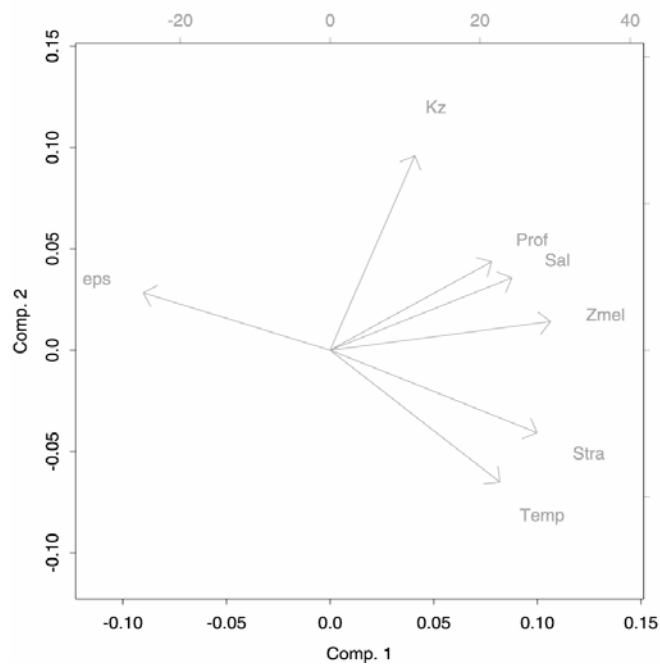


Figure 2.13 : Diagramme de corrélation des principaux paramètres physiques estimés le long des trajectoires (analyse en composantes principales).

2.4.4. Modélisation de la croissance larvaire et juvénile le long des trajectoires

2.4.4.1. Choix d'une méthode de modélisation : les GAM

Différentes méthodes statistiques permettent la modélisation du lien entre une variable à expliquer et plusieurs variables explicatives. Ces méthodes peuvent être classées en deux grandes catégories (Draper et Smith 1998) : les méthodes paramétriques pour lesquelles la relation recherchée est spécifiée de manière paramétrique a priori, et les méthodes non paramétriques pour lesquelles elle n'est pas spécifiée a priori. Nous ne connaissons pas a priori la forme des relations entre la vitesse de croissance larvaire et les paramètres physiques le long d'une trajectoire individuelle. Le cadre non paramétrique est donc adapté.

Parmi les méthodes non paramétriques, les méthodes additives sont fondées sur une interpolation linéaire des données par lissage non paramétrique avec hypothèse de distribution gaussienne des erreurs. Les modèles additifs généralisés (GAM) en sont une généralisation telle que la distribution du terme d'erreur puisse être choisie parmi l'ensemble des lois de distribution de la famille exponentielle (Hastie et Tibshirani, 1990), ce qui permet l'usage de tests statistiques classiques. Ce sont ces méthodes que nous avons choisi d'utiliser pour modéliser le lien entre croissance et environnement le long des trajectoires individuelles.

Les modèles additifs généralisés sont des généralisations non paramétriques des régressions linéaires classiques. Ils s'appuient sur des transformations empiriques des variables explicatives par des techniques de lissage local (Hastie et Tibshirani, 1990). La formulation générale d'un GAM est :

$$S(Y_j) = \sum_i T_i(X_i(j)) + \varepsilon(j)$$

avec Y_j : variable expliquée pour l'observation j ; X_i : variables explicatives ; S : "fonction de lien", fonction paramétrique liée à l'extension du cadre gaussien à la famille exponentielle ; T_i : fonctions non spécifiées estimées de manière non paramétrique par des techniques de lissage local ; ε : variable aléatoire dont la loi de distribution appartient à la famille exponentielle

La loi de distribution de l'erreur peut être choisie parmi l'ensemble des lois de la famille exponentielle (loi normale, loi binomiale, loi de Poisson, loi Gamma, etc.). La vitesse de croissance otolithaire (variable biologique à expliquer) est une variable continue dont la distribution, faiblement dissymétrique (plus de valeurs faibles que de valeurs élevées), se

rapproche de la distribution log-normale. Ce type de distribution a déjà été utilisé dans d'autres travaux sur la croissance des larves et juvéniles de poissons (Beyer et Laurence 1981). La variance de cette variable augmente légèrement selon les observations en fonction de sa moyenne pour les premiers âges (cf. figure 2.4.b), ce que l'on observe fréquemment dans les phénomènes de croissance (Ricker 1979, Campana et Jones 1992).

Pour stabiliser la variance des observations, une solution simple consiste à effectuer une transformation logarithmique de la variable (Draper et Smith 1998, Hastie et Tibshirani 1990). Cette transformation permet en outre de considérer une distribution normale de l'erreur pour la variable log-transformée. Elle correspond à l'hypothèse selon laquelle les processus étudiés sont de nature a priori multiplicative. Cette transformation a une influence très réduite, dans le cadre des données utilisées, sur la forme des relations entre vitesse de croissance et paramètres physiques (vérifié *a posteriori*).

Dans le cas d'une distribution normale de l'erreur, la fonction de lien S est la fonction identité (Hastie et Tibshirani, 1990). L'espérance de la variable Y peut donc s'exprimer comme une somme de fonctions de lissage des variables explicatives :

$$E(Y / X_i) = \sum_i T_i(X_i)$$

La forme générale des GAM que nous avons ajustés est donc la suivante :

$$\ln(Y_j) = \sum_i T_i(X_i(j)) + \varepsilon(j)$$

avec Y_j : vitesse de croissance pour l'observation j ; X_i : variables explicatives ; T_i : fonctions de lissage ; ε : variable aléatoire de loi normale.

Les fonctions T ont été estimées à l'aide de la procédure gam du logiciel S-plus avec un lisseur spline cubique.

2.4.4.2. Mise en œuvre : sélection d'un modèle

2.4.4.2.1. Sélection de modèles et de variables significatives

Un grand nombre de modèles additifs généralisés de loi normale, reliant la vitesse de croissance otolithaire aux paramètres physiques estimés le long des trajectoires, a été testé. Le

meilleur modèle est par définition celui qui explique un maximum de variabilité, en utilisant un minimum de variables et en présentant des relations simples à interpréter (Hastie et Tibshirani 1990).

On a tout d'abord construit un modèle total, comprenant l'ensemble des variables explicatives envisagées, rangées dans un ordre quelconque. La valeur du test de Fisher, qui permet de tester la significativité de la contribution de chaque variable, a été calculée pour chacune d'elles. On a alors construit un second modèle total, dans lequel les variables ont été rangées selon leur ordre de significativité (de la plus significative à la moins significative, Fig. 2.14).

On a ensuite utilisé la procédure step.gam sous S-plus. Celle-ci permet de retrancher des termes pas à pas, à partir des combinaisons du modèle initial, en retenant à chaque pas le modèle qui minimise la valeur de l'AIC (Akaike's Information Criterion $AIC = \text{déviance résiduelle} + 2 \cdot \text{paramètre d'échelle lié au modèle} \cdot \text{nombre résiduel de degrés de liberté}$).

Cette méthode aboutit à la sélection de 5 variables : elles correspondent aux variables les plus significatives du modèle total. On a renouvelé la procédure en changeant l'ordre des variables dans le modèle total de départ : on parvient toujours à la sélection de ces 5 variables. La vitesse de croissance est donc fonction des variables significatives suivantes (dans l'ordre décroissant d'influence, cf. Fig 2.14 et 2.15) :

- l'âge : influence positive jusqu'à environ 50 jours puis négative.
- la température : influence positive (nette jusqu'à une valeur de 19-20°C)
- le degré de stratification (déficit d'énergie potentielle) : influence de forme parabolique, positive (jusqu'à une valeur de 180 environ) puis négative au-delà.
- la profondeur de la couche de mélange : influence négative.
- le coefficient de dissipation de l'énergie cinétique : sa valeur maximale sur les 10 jours précédents aurait une influence positive pour une turbulence faible à moyenne (incertitude par manque d'observations pour les valeurs fortes).

```

Call: gam(formula = log(croissance) ~ s(age) + s(Stra) + s(Temp) + s(Zmel)
+ s(epsmax.2) +
      s(eps.2) + s(Kzmax.1) + s(epsmax.1) + s(Kz.2) + s(Kzmax.2) + s(eps)
+
      s(Kz.1) + s(Sal) + s(epsmax) + s(eps.1) + s(Kz), family = gaussian,
      data = matjula, na.action = na.omit)
Deviance Residuals:
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.9901975 -0.1656851  0.002309589  0.1780647  0.7923255

(Dispersion Parameter for Gaussian family taken to be 0.0727459 )

Null Deviance: 497.4132 on 1458 degrees of freedom

Residual Deviance: 101.4072 on 1393.992 degrees of freedom

Number of Local Scoring Iterations: 1

DF for Terms and F-values for Nonparametric Effects

      Df Npar Df   Npar F      Pr(F)
(Intercept)  1
      s(age)  1     3 496.8374 0.0000000
      s(Stra)  1     3  59.5747 0.0000000
      s(Temp)  1     3  21.9706 0.0000000
      s(Zmel)  1     3   7.2316 0.0000813
s(epsmax.2)  1     3   6.0515 0.0004303
      s(eps.2)  1     3   4.9384 0.0020562
      s(Kzmax.1)  1     3   4.8006 0.0024907
s(epsmax.1)  1     3   3.3208 0.0191857
      s(Kz.2)  1     3   3.3061 0.0195481
      s(Kzmax.2)  1     3   3.2130 0.0221883
      s(eps)  1     3   3.2849 0.0201010
      s(Kz.1)  1     3   1.8210 0.1413943
      s(Sal)  1     3   1.6286 0.1808759
      s(epsmax)  1     3   1.2031 0.3072776
      s(eps.1)  1     3   0.9626 0.4096146
      s(Kz)  1     3   0.4400 0.7244521

```

Figure 2.14 : résumé des caractéristiques du modèle total reliant la vitesse de croissance de l'otolithe à l'âge et à des paramètres physiques estimés le long des trajectoires (modèle additif généralisé). Stra : déficit d'énergie potentielle (indice de stratification), Temp : température, Zmel : profondeur de la couche de mélange, epsmax.2 : coefficient de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (valeur maximale sur les 10 jours précédents), Kzmax.1 : coefficient de diffusivité turbulente verticale (valeur maximale sur les 5 jours précédents), Sal : salinité.

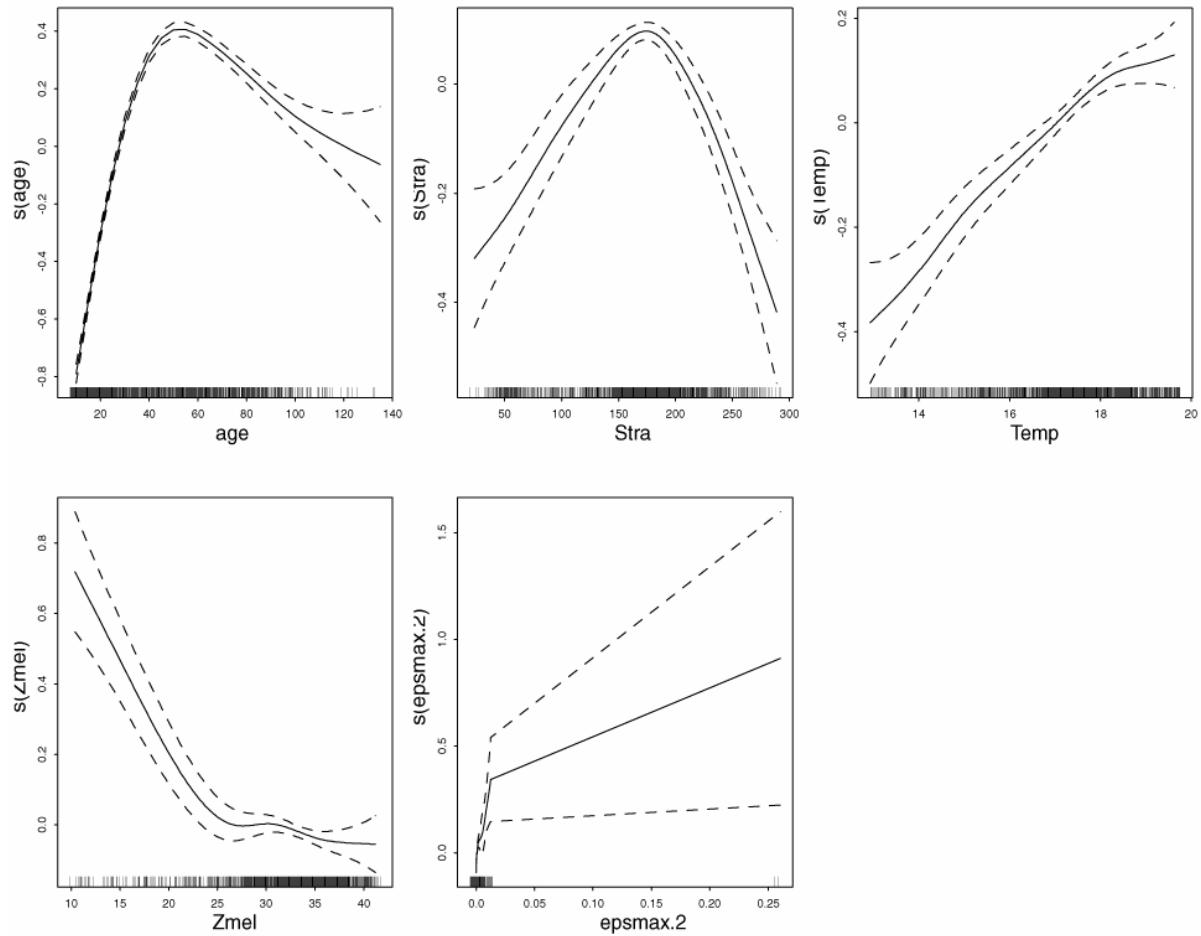


Figure 2.15 : graphes partiels relatifs aux variables significatives du modèle de croissance dépendant de l'âge et des paramètres physiques le long des trajectoires (modèle additif généralisé). Les intervalles de confiance sont figurés en pointillés. Temp : température, Zmel : profondeur de la couche de mélange, Stra : déficit d'énergie potentielle (indice de stratification), epsmax.2 : coefficient de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (valeur maximale sur les 10 jours précédents), Kzmax.1 : coefficient de diffusivité turbulente verticale (valeur maximale sur les 5 jours précédents)

2.4.4.2.2. Modèles alternatifs

L'importance de la relation entre la vitesse de croissance et l'âge, ainsi que sa forme (point d'inflexion autour de 50 jours) sont liées à l'importance des transformations morphologiques et physiologiques au cours des stades larvaires et juvéniles : la taille des individus est par exemple multipliée par dix entre le 5^{ème} et le 50^{ème} jour de vie (Ré, 1996). On peut alors supposer que l'influence des paramètres physiques sur la croissance est variable selon l'âge des individus.

Par conséquent, on a testé, en utilisant la procédure décrite dans le paragraphe précédent, des modèles par âge, c'est-à-dire en sélectionnant les observations (lignes de la matrice) correspondant à un âge donné (5 jours, 15 jours, etc.) ou à une tranche d'âge (plus ou moins de 40 jours par exemple). Les variables physiques significatives restent les mêmes avec les mêmes effets : stratification, température, profondeur de la couche de mélange. L'effet significatif de la turbulence apparaît plutôt négatif pour les larves et plutôt positif pour les juvéniles. Cependant, on constate que l'ordre des variables (selon leur degré de significativité) n'évolue pas de manière systématique avec l'âge. Par conséquent, on choisit de rester dans le cadre plus simple d'un modèle multi-âges.

On a également testé des modèles utilisant des termes d'interaction entre variables. Aucun de ces termes n'atteignant le degré de significativité des 5 premières variables, on choisit de retenir le modèle à 5 termes simples.

2.4.4.2.3. Interprétation : facteurs influents sur la croissance larvaire et juvénile

Les influences des paramètres environnementaux sur la croissance décrites par le modèle peuvent être interprétés de manière cohérente :

- température : influence toujours positive dans la gamme 13-19°C (températures simulées par le modèle hydrodynamique). Cette influence est similaire à celle constatée dans les expériences d'élevage (températures réelles). Si on reprend le concept d'optimum de température (Ricker 1979, Campana et Jones 1992, Bartsch 2002), celui-ci se situerait vers 19° C dans notre cas.
- stratification : la forme de la relation à la croissance serait de forme parabolique (influence positive jusqu'à un optimum puis négative au-delà). Le déficit d'énergie potentielle estimé sur l'ensemble des trajectoires est très peu lié à la salinité et plutôt à la température (effet cumulatif du réchauffement). Cette "fenêtre environnementale" correspondrait donc à des eaux moyennement stratifiées, c'est-à-dire dans une situation spatio-temporelle intermédiaire entre les zones peu stratifiées à fort mélange et productivité primaire (côte, accores) et les zones très stratifiées et appauvries du large.

- mélange et turbulence : l'épaisseur de la couche de mélange aurait une influence négative sur la croissance (notamment jusqu'à une valeur 30-35 m). Ce paramètre est relié à la salinité (les eaux dessalées présentant une fine couche de mélange en surface) et à la propagation verticale de la turbulence. Une fine couche de mélange favoriserait la rétention en surface : elle limiterait l'effet négatif de la turbulence sur les larves lié à la dispersion verticale de leurs proies (Lasker 1978).

Les paramètres de turbulence proprement dits (ϵ , K_z), qui présentent une forte variabilité spatio-temporelle, auraient une influence moins significative et décalée dans le temps (délai de 5 à 10 jours). Celle-ci est variable selon l'âge, de manière non systématique (plutôt négative pour les larves et positive pour les juvéniles).

Des expériences d'élevage de larves (MacKenzie *et al.*, 1994 ; Sundby, 1997) ont montré que l'influence de la turbulence sur la prise de nourriture par les larves était de forme parabolique : positive jusqu'à un certain seuil (augmentation du taux de rencontre larve-proies) et négative au-delà (diminution de l'autonomie de mouvement des larves). La valeur de ce seuil augmente avec la taille des individus. Il n'est donc pas surprenant qu'un même niveau de turbulence déclenche des effets variables selon l'âge. La forme en dôme de la relation entre turbulence et prise de nourriture (MacKenzie, 2000) est à rapprocher de celle observée entre l'indice de stratification et la vitesse de croissance. On peut également relier celle-ci au concept de "fenêtre environnementale optimale" (Cury et Roy 1989, à une autre échelle).

2.4.4.2.4. *Choix final d'un modèle de croissance*

On a examiné les différents sous-modèles construits à partir des cinq variables significatives sélectionnées (âge, température, stratification, profondeur de mélange, dissipation de l'énergie cinétique, cf. a). La part de la déviance totale expliquée par ces différents sous-modèles, comprenant 1 à 5 variables a été calculée. L'ajout des termes de profondeur de mélange et de dissipation de l'énergie cinétique, qui sont également les deux termes les moins significatifs ($p(F) > 10^{-5}$), n'améliore que de 0.004 la part de déviance expliquée :

Formulation du modèle	Part de la déviance totale expliquée par le modèle
croissance = s(age)	0.819
croissance=s(age)+s(stra)	0.851
croissance=s(age)+s(stra)+s(temp)	0.862
croissance=s(age)+s(stra)+s(temp)+s(epsmax)+s(zmel)	0.866

Le principe de parcimonie conduit à retenir le modèle à 3 paramètres, dans lequel la vitesse de croissance dépend de l'âge, du degré de stratification et de la température. Ce modèle explique plus de 86 % de la déviance totale (Figure 2.16).

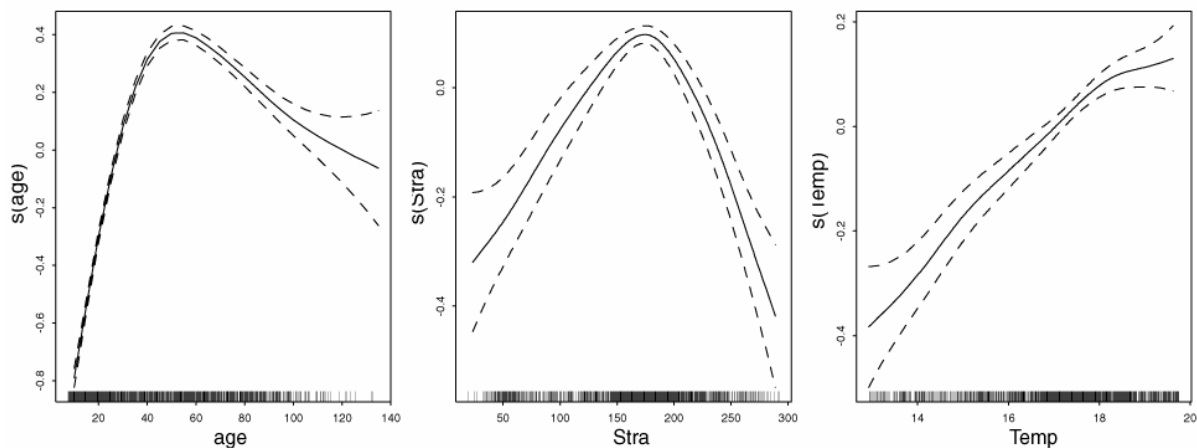


Figure 2.16 : Modèle retenu. Haut : graphes partiels relatifs aux variables significatives du modèle de croissance dépendant de l'âge et des paramètres physiques le long des trajectoires (modèle additif généralisé). Les intervalles de confiance sont figurés en pointillés. Temp : température, Stra : déficit d'énergie potentielle (indice de stratification). Bas : résumé des caractéristiques du meilleur modèle de croissance dépendant de l'âge et des paramètres physiques le long des trajectoires (modèle additif généralisé).

```
gam(formula = log(croissance) ~ s(age) + s(Strat) + s(Temp), family =
gaussian, data = matjula, na.action = na.omit)
(Dispersion Parameter for Gaussian family taken to be 0.0743085 )
```

```
Null Deviance: 898.244 on 1673 degrees of freedom
Residual Deviance: 123.4265 on 1661.001 degrees of freedom
Number of Local Scoring Iterations: 1
DF for Terms and F-values for Nonparametric Effects
```

	Df	Npar	Df	Npar	F	Pr(F)
(Intercept)	1					
s(age)	1	3	1125.439	3	0.00000e+00	
s(Strat)	1	3	55.508	3	0.00000e+00	
s(Temp)	1	3	8.092	3	2.37795e-05	

L'hypothèse de normalité des résidus d'ajustement est bien respectée (Figure 2.17 a). L'analyse des résidus ne révèle pas de biais majeur entre les observations et les prévisions du modèle. L'hypothèse d'homoscédasticité est également assez bien respectée (Figure 2.17). La variance des résidus est légèrement plus réduite pour les plus jeunes âges, comme l'était celle des observations.

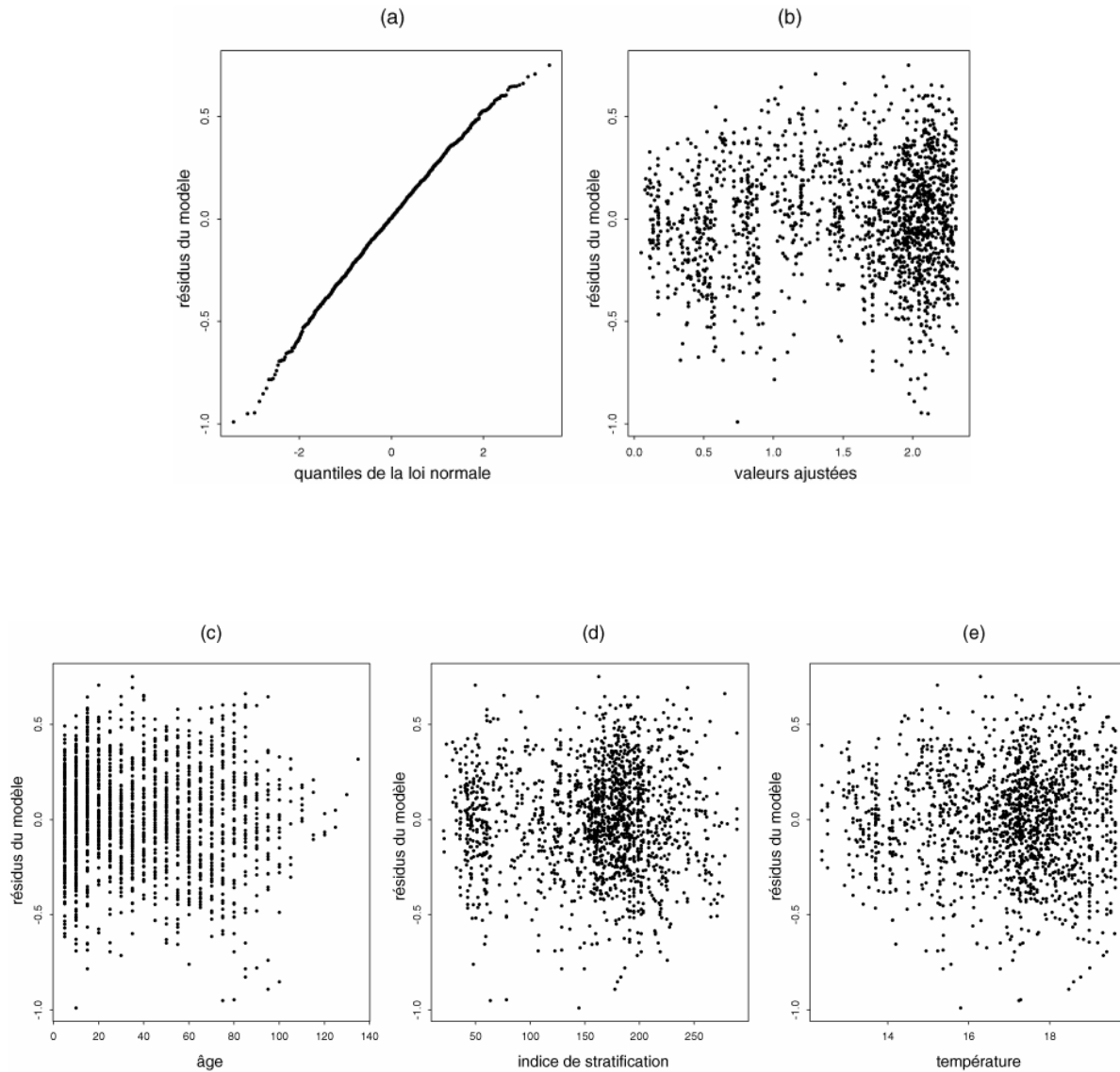


Figure 2.17 : Résidus du modèle de croissance (résidus de déviance) : (a) en fonction des quantiles de la loi normale (b) en fonction des valeurs d'ajustement (c) en fonction de l'âge (d) en fonction de l'indice de stratification (e) en fonction de la température.

On dispose donc d'un modèle de croissance dépendant de l'âge et des conditions physiques simulées le long des trajectoires, calibré avec les données biologiques et physiques de 1999. On souhaite utiliser ce modèle, une fois validé, pour construire des courbes de croissance virtuelles le long d'autres trajectoires lancées dans le modèle hydrodynamique, la vitesse de croissance dépendant à chaque pas (5 jours) de l'âge de l'individu et de l'environnement physique.

Cette utilisation correspond à une extrapolation de la relation physique-biologie à une gamme vraisemblablement élargie de valeurs des paramètres physiques. Si cette gamme de valeurs est différente de celle qui a servi à ajuster le modèle, des erreurs de prévision peuvent apparaître du fait du déplacement des nœuds d'ajustement des fonctions de lissage (Hastie et Tibshirani 1990). La procédure `predict.gam` sous S-Plus utilisée pour les prévisions réduit ce type d'erreur (Venables et Ripley 2002). On a néanmoins construit un modèle de croissance équivalent en ajustant des fonctions polynômes à la place des lisseurs. Les deux modèles ont été utilisés pour effectuer l'ensemble des prévisions (cf. parties 3 et 4) et font apparaître des différences extrêmement réduites.

2.4.4.3. Validation et sensibilité du modèle de croissance

2.4.4.3.1. Validation sur d'autres individus

Pour valider le modèle de croissance, on a tout d'abord utilisé deux échantillons de juvéniles analysés plus récemment, correspondant à 18 individus n'ayant pas servi à l'ajustement du modèle. Le modèle reproduit bien l'évolution générale de la croissance mais a tendance à sous-estimer celle-ci en moyenne, notamment aux âges supérieurs à 50 jours (Figure 2.18).

Ceci est logique : les individus provenant de ces deux échantillons sont tous des juvéniles âgés (entre 95 et 135 jours), c'est-à-dire des survivants au processus de mortalité sur l'ensemble des 3 premiers mois de vie. Selon le mécanisme de sélection des individus à forte croissance (ou "bigger is better"), ces survivants sont ceux dont la croissance est la plus vigoureuse parmi le "pool" de larves et juvéniles. Or le modèle de croissance en fonction de l'environnement physique vise à estimer la croissance de la population moyenne à chaque âge. Il est ajusté sur un ensemble de larves et de juvéniles capturés à des âges compris dans une

large gamme (5 à 135 jours), donc tend à sous-estimer la croissance d'une sélection d'individus à très forte croissance.

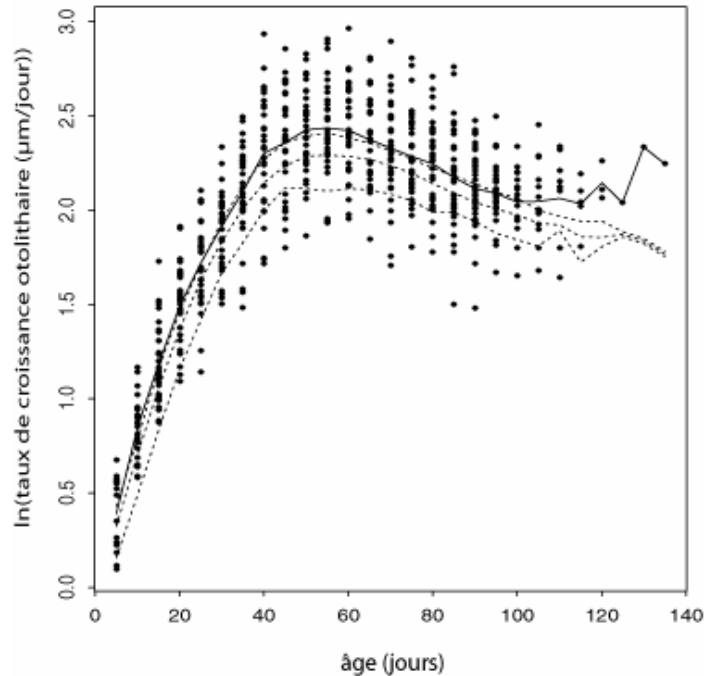


Figure 2.18 : Validation du modèle de croissance. Les points représentent les valeurs des vitesses de croissance des 18 individus de validation (n'ayant pas servi à l'ajustement du modèle). La ligne courbe continue correspond à la moyenne de ces valeurs par âge (périodes de 5 jours). Les courbes en pointillés correspondent aux minimum, moyenne et maximum des vitesses de croissance par âge prévus par le modèle.

2.4.4.3.2. Validation par une technique de jackknife – sensibilité aux individus d'ajustement

Pour valider le modèle de croissance, il apparaît donc plus judicieux d'utiliser un échantillon d'individus dont les vitesses de croissance sont moins biaisés par rapport à la population moyenne. Ceci revient à choisir un échantillon suffisamment large et dont la distribution en âges est plus étendue. Du fait de la longueur du processus d'analyse des otolithes, on ne dispose pas d'un nombre suffisant d'individus supplémentaires pour construire un tel échantillon.

Pour faire face à cette difficulté, on a alors décidé d'utiliser une méthode proche des techniques de *jackknife*. Celle-ci consiste en trois étapes :

- 1) on tire p individus au hasard parmi l'échantillon total de N larves et juvéniles
- 2) on sélectionne et on ajuste un modèle de croissance à partir de ces p individus
- 3) on calcule les vitesses de croissance prévus par ce modèle pour les $N-p$ individus restants

On dispose des otolithes analysés de $N = 233$ larves et juvéniles. On choisit d'en tirer une proportion de l'ordre de 60 % soit $p = 0.6 \cdot 233 = 140$ individus, d'où $N-p = 93$ individus.

Cette procédure est renouvelée 10 fois. Le modèle de croissance sélectionné à l'étape 2 (selon la méthode présentée dans la partie 2.4.4.2) comprend dans chacun des cas les 3 paramètres âge, degré de stratification et température avec des valeurs de significativité des paramètres très proches du modèle ajusté sur l'ensemble des individus. Ceci indique que le modèle de croissance dépendant de l'environnement physique est peu sensible aux choix des individus utilisés pour l'ajustement, dans la mesure où ceux-ci représentent une variabilité suffisante en terme d'âge et d'environnement "vécu".

On renouvelle alors la procédure 100 fois, en ajustant à l'étape 2 le modèle à 3 facteurs (âge degré de stratification et température) considéré comme robuste et peu sensible à cette procédure. La comparaison des vitesses de croissance observés chez les individus de validation avec les vitesses de croissance prévus par le modèle montre un écart réduit entre observations et prévisions en ce qui concerne la moyenne et un écart un peu plus important en ce qui concerne la variance (Figure 2.19).

2.4.4.3.3. *La question de la relation entre moyenne et variance*

La comparaison des valeurs prédites et des valeurs observées en fonction de l'âge (figure 2.19) montre que le modèle de croissance ne prévoit pas les valeurs extrêmes de la vitesse de croissance observées notamment pour les âges supérieurs à 40 jours. Ce défaut est lié à la structure du modèle qui postule, par sa formulation gaussienne, une variance constante en fonction de la moyenne des observations et dont la valeur est ajustée sur l'ensemble des observations. Or cette hypothèse ne correspond pas à la relation entre moyenne par âge et variance par âge présente dans les observations, qui n'est pas de forme triviale, faible aux plus jeunes âges, variable ensuite (Figure 2.4 b).

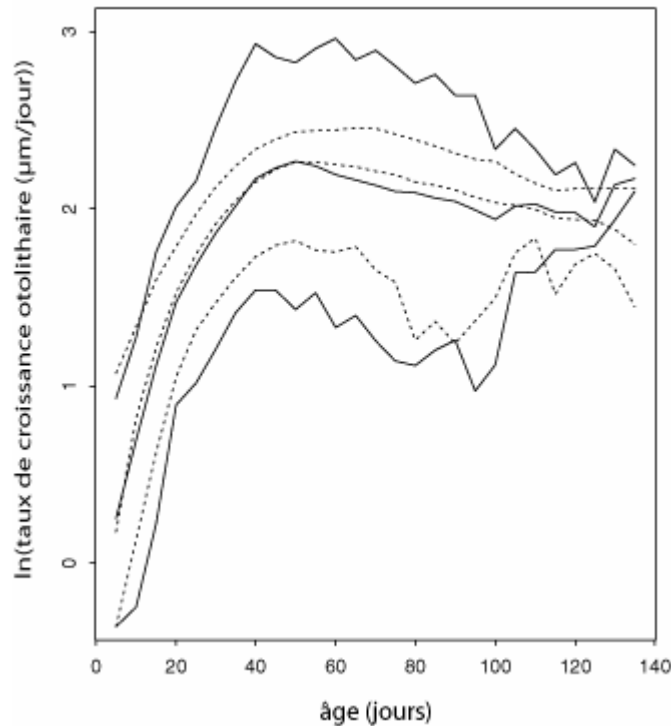


Figure 2.19 : Validation du modèle de croissance par une technique de jackknife. Les courbes continues correspondent aux minimum, moyenne et maximum par âge observés chez les individus de validation. Les courbes en pointillés correspondent aux minimum, moyenne et maximum par âge prévus par le modèle.

La relation moyenne-variance dans les observations est le résultat non pas de la seule croissance mais aussi de la mortalité. Ces deux processus sont en effet intimement liés (2.2.1) et interagissent successivement à tous les âges. Le phénomène de croissance tend à faire augmenter la variance de la vitesse de croissance (Ricker, 1979) tandis que celui de mortalité tend à la réduire, en sélectionnant certains types d'individus (Campana et Jones, 1992). Du fait de ce processus de sélection, on sait par exemple que l'échantillonnage des juvéniles est meilleur que celui des larves, c'est-à-dire que l'on surestime la variance chez les premiers par rapport à celle des larves. On ne peut donc pas considérer que les observations utilisées décrivent de manière fiable la relation moyenne-variance des vitesses de croissance en fonction de l'âge. On choisit donc de ne pas modéliser cette relation de manière plus complexe.

2.4.4.3.4. Sensibilité à la procédure de sélection des trajectoires

La sensibilité du modèle de croissance à la procédure de sélection des trajectoires dans le modèle hydrodynamique a également été testée. Pour cela, on a sélectionné un modèle de croissance dépendant de l'environnement physique, en associant chaque individu non pas à la trajectoire arrivée à la distance minimale de son lieu de capture (cf. 2.3.4.), mais à la deuxième puis à la troisième trajectoire la plus proche de ce lieu à la date de pêche. Les modèles sélectionnés selon la méthode présentée dans la partie 2.4.4.2 sont très proches dans les deux cas du modèle initial.

Trajectoire Sélectionnée	Modèle sélectionné	Part de déviance expliquée	p(F) age	p(F) stra	p(F) temp
1ere	croissance=s(age)+s(stra)+s(temp)	0.862	0	0	$2.4e^{-5}$
2eme	croissance=s(age)+s(stra)+s(temp)	0.838	0	$2.3e^{-10}$	$3.5e^{-4}$
3eme	croissance=s(age)+s(stra)+s(temp)	0.822	0	$7.4e^{-8}$	$9.2e^{-3}$

Les 3 paramètres âge, degré de stratification et température sont à nouveau sélectionnés. Les valeurs de significativité associés à ces paramètres sont cependant inférieurs à ceux estimés pour le modèle initial. Il en est de même pour la part de déviance expliquée. Ces "deuxième" et "troisième" trajectoire sont en fait proches, sur le plan géographique et celui de l'évolution des paramètres physiques, de la "première" trajectoire associée à chaque individu.

Ceci indique que le modèle de croissance est relativement robuste par rapport à l'échelle de précision spatiale utilisée (grille de lâcher de 5x5 km). Pour étudier de manière plus approfondie la sensibilité du modèle sur le plan spatial, il faudrait considérer des trajectoires plus éloignées, ce qui obligerait à modifier la procédure de sélection des trajectoires (cf. 2.3.4.) en augmentant la taille de la "boîte d'arrivée" des trajectoires associées à un trait de chalut (carré de 0.5° de longitude). Cette analyse montre que le modèle hydrodynamique est relativement "lisse" d'une trajectoire à l'autre, si l'on considère des trajectoires proches.

Le couplage entre les histoires physique et biologique le long des trajectoires simulées nous a permis de mettre en évidence et de modéliser l'influence de l'environnement sur la croissance des larves et des juvéniles. Le recrutement annuel ne dépend pas de manière directe de la croissance dans la population mais de la mortalité. Comment caractériser le lien supposé entre ces deux processus ?

2.5. Modèle de survie : modélisation de la mortalité liée à la croissance par reconstitution de micro-cohortes de larves et juvéniles

La détermination de taux de mortalité réalistes en fonction des résultats des modèles individuels de croissance représente une étape clé dans la modélisation du recrutement. Le paradigme général de la mortalité liée à la croissance chez les larves (cf 2.2.1.) ou règle du "bigger is better" (Houde, 1987) s'applique-t-il au cas étudié ? Si oui, comment peut-on formuler et quantifier cette relation croissance-mortalité ?

2.5.1. Utilisation du modèle hydrodynamique

pour retrouver la connection spatio-temporelle entre larves et juvéniles

Une méthode pour tester l'hypothèse du lien entre croissance et mortalité dans la nature consiste à comparer les caractéristiques de croissance des survivants à celles de la population initiale, telle qu'elle était constituée avant l'épisode de mortalité (Miller, 1997). Lorsque la croissance somatique est corrélée à la croissance otolithaire, cela revient à comparer les courbes de croissance otolithaire des survivants et de la population initiale (Rosenberg et Haugen, 1982 ; Hovenkamp, 1992 ; Meekan et Fortier, 1996). Un point critique dans cette approche est cependant de s'assurer que les échantillons de survivants appartiennent effectivement à la cohorte de jeunes poissons considérée comme la population initiale (Leggett et DeBlois, 1994 ; Miller, 1997 ; Sogard, 1997).

La "traçabilité" de trajectoires individuelles peut être approchée par l'utilisation de simulations lagrangiennes dans des modèles hydrodynamiques 3D (Werner *et al.*, 1996 ; Hinckley *et al.*, 1996). Une méthode innovante a été mise au point pour étudier la connexion dans l'espace et le temps de larves et de juvéniles échantillonnés *in situ*, afin de reconstruire des micro-cohortes au sein desquelles la relation-croissance mortalité peut être examinée (Allain *et al.* 2003).

Une micro-cohorte est constituée de tous les individus issus de pontes intervenues dans la même zone à la même date, donc ayant été soumis aux mêmes conditions environnementales. Les juvéniles peuvent alors être considérés comme les survivants du processus de mortalité qui a affecté cette population de larves. Pour reconstruire de telles micro-cohortes, on a utilisé les échantillons de larves et juvéniles d'anchois prélevés entre mai et septembre 1999 dans le

golfe de Gascogne (102 larves et 133 juvéniles, cf. 2.2.2. et figure 2.2). On a procédé en trois étapes successives :

- 1) recherche de la connexion spatiale entre individus
- 2) recherche de la connexion temporelle entre individus
- 3) comparaison des caractéristiques de croissance au sein des micro-cohortes

La connexion dans l'espace entre les larves et les juvéniles a été étudiée à l'aide de simulations hydrodynamiques et du modèle de transport (2.3.3.). A partir des trajectoires sélectionnées pour chaque larve (2.3.4.), on a déterminé la zone de ponte dont seraient issues les larves échantillonnées au large de la Gironde : cette zone est comprise entre les latitudes 45 et 46.5°N et les longitudes 1 et 2.5°W (figure 2.20). A partir des trajectoires affectées à chaque juvénile, on a sélectionné les individus (80 sur 133) originaires de cette même "boîte" de ponte dont sont issues les larves (figure 2.21).

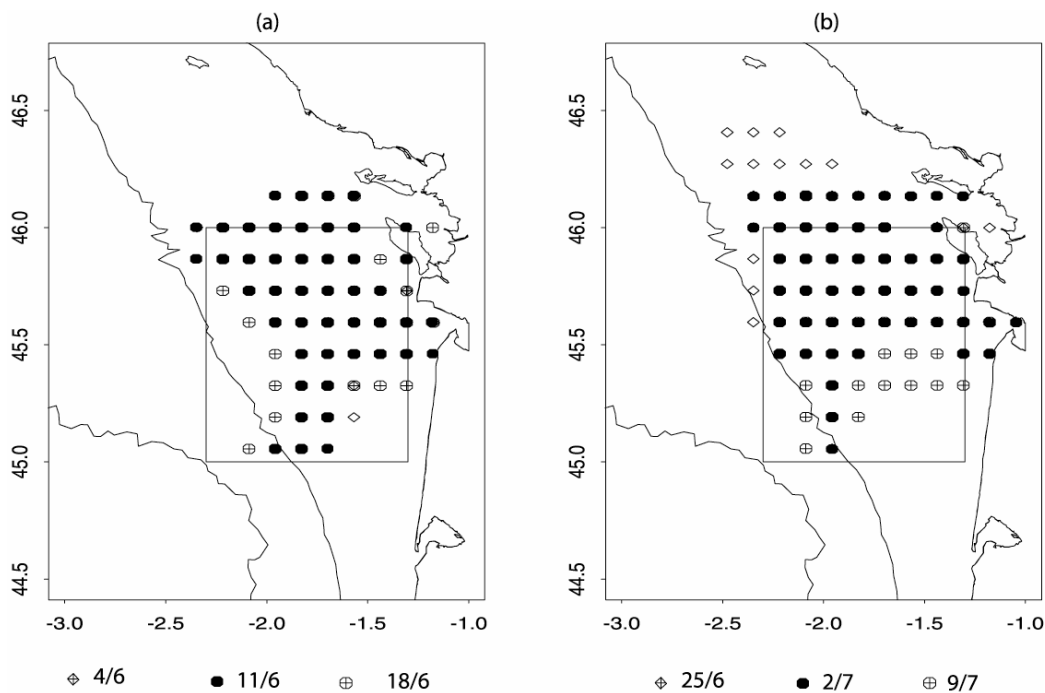


Figure 2.20 : Origine possible des larves échantillonnées au large de la Gironde en (a) juin et (b) juillet 1999. Le cadre correspond à la zone d'échantillonnage des larves, dans laquelle arrivent les trajectoires sélectionnées. Les points correspondent aux origines possibles des trajectoires associées aux larves selon le modèle de transport. Les dates correspondent aux dates de lâchers hebdomadaires de bouées virtuelles les plus proches des dates de naissance des larves.

La connexion dans le temps entre les larves et les juvéniles sélectionnés à l'étape précédente a ensuite été étudiée en comparant les dates de naissance de ces individus. Ces dates de naissance (ou plus exactement d'ouverture de la bouche) ont été déterminées par comptage des stries otolithaires (2.2.3.). On considère que les larves et les juvéniles nés durant la même quinzaine appartiennent à la même micro-cohorte. Un compromis a dû être trouvé entre le degré de précision de la sélection des individus dans l'espace et le temps et le nombre d'individus sélectionnés dans chaque micro-cohorte. On a donc considéré trois micro-cohortes, formées par les larves et juvéniles nées au large de la Gironde (figure 2.22) :

- (a) du 7 au 25 mai (57 larves, 16 juvéniles)
- (b) du 4 au 20 juin (21 larves, 36 juvéniles)
- (c) du 24 juin au 10 juillet (24 larves, 28 juvéniles).

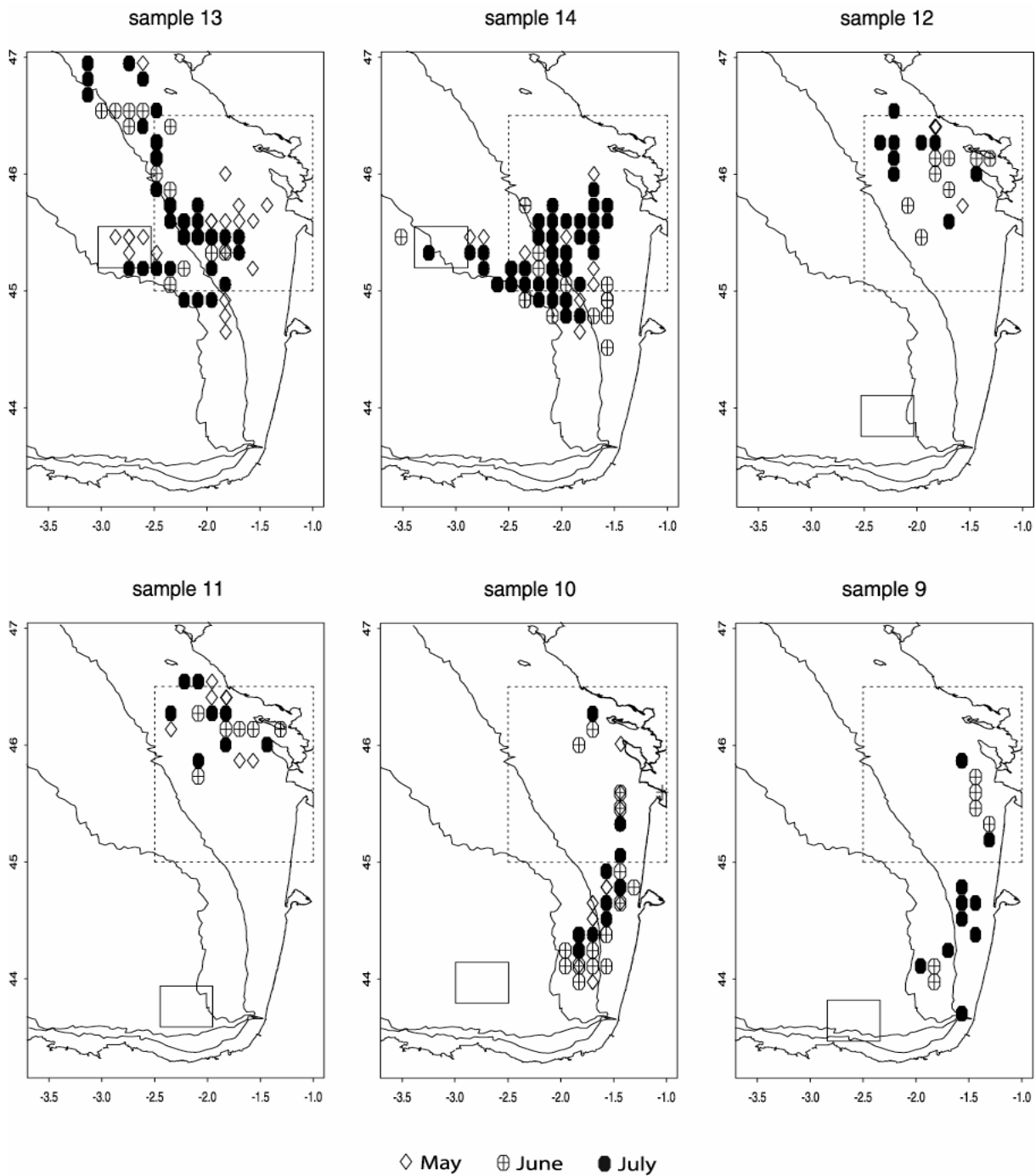


Figure 2.21 : Origine possible des juvéniles prélevés en septembre 1999 (six échantillons). Les carrés correspondent à la zone d'échantillonnage des juvéniles, boîte d'arrivée des trajectoires sélectionnées (cf. 2.3.3). Les points correspondent aux origines possibles des trajectoires associées aux juvéniles selon le modèle de transport. Les symboles des points indiquent le mois de lâcher des bouées virtuelles (lâchers hebdomadaires). Les rectangles en pointillés correspondent à la zone d'origine des larves prélevées en mai-juin 1999 selon le modèle de transport (cf. fig. 2.20))

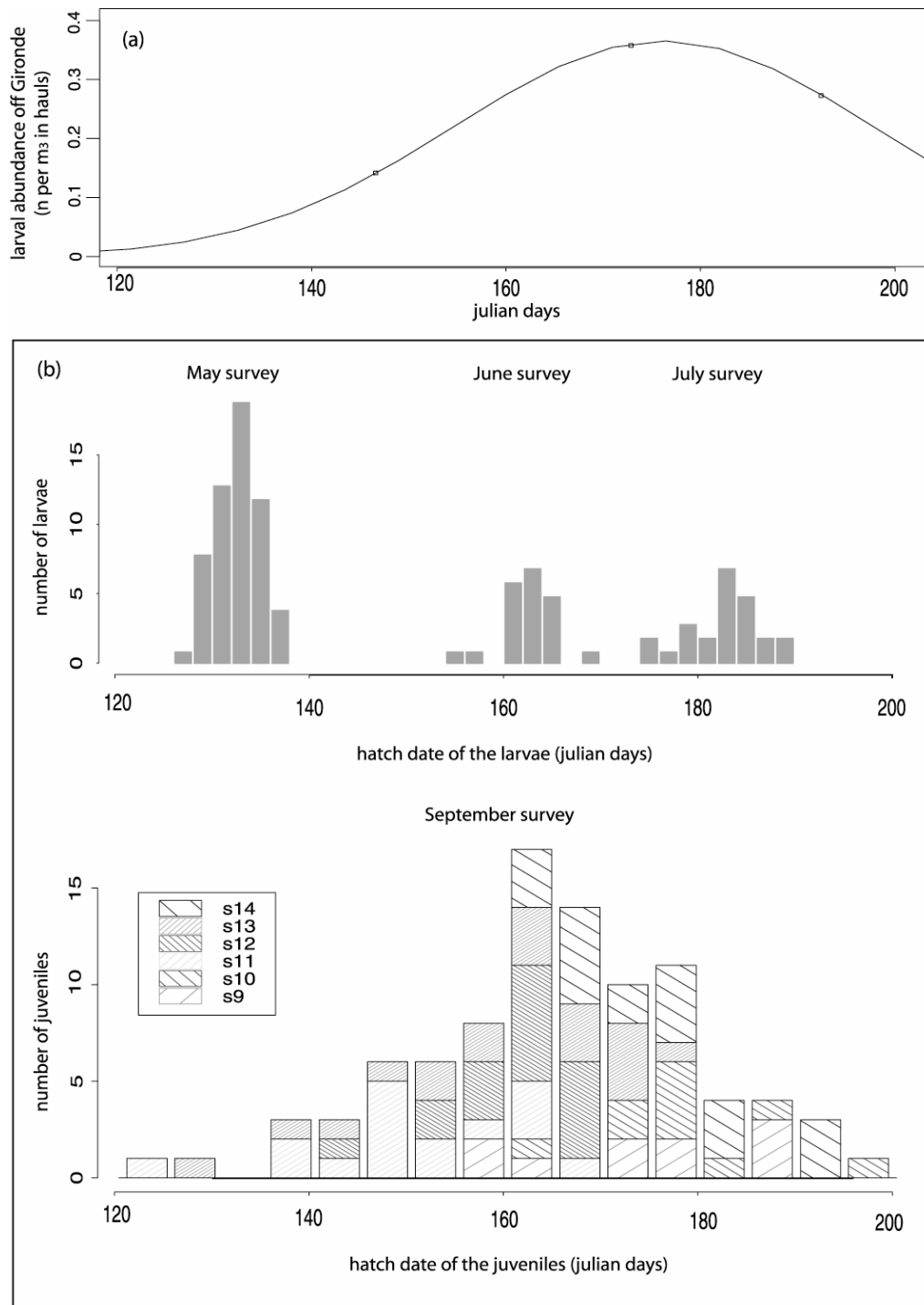


Figure 2.22 : (a) Abondance des larves au large de la Gironde de mai à juillet 1999. Les points correspondent aux observations au cours des campagnes de mai, juin et juillet. La courbe résulte d'un ajustement non linéaire sur les observations d'avril à juillet par la méthode des moindres carrés. (b) Histogrammes des dates de naissance (date du premier incrément otolithaire) des larves prélevées en mai, juin et juillet 1999 (haut) et des juvéniles prélevés en septembre 1999 (bas), déterminées par analyse de la microstructure des otolithes. Les nombres de juvéniles issus des différents échantillons (cf. 2.21) et potentiellement originaires de la zone Gironde sont indiqués par des symboles (rayures).

2.5.2. Mortalité liée à la croissance aux stades larvaires et juvénile

La comparaison des vitesses de croissance otolithaire des larves et des juvéniles appartenant à la même sub-cohorte (figure 2.23) montre l'existence de vitesses de croissance plus élevées chez les juvéniles que chez les larves à un âge donné. Cette différence apparaît dans les 5 à 10 premiers jours et augmente avec l'âge. Ces observations suggèrent qu'un mécanisme de mortalité lié à la croissance intervient dans la nature entre les premiers stades larvaires et le stade juvénile. Ce mécanisme sélectionnerait les individus présentant les plus fortes vitesses de croissance.

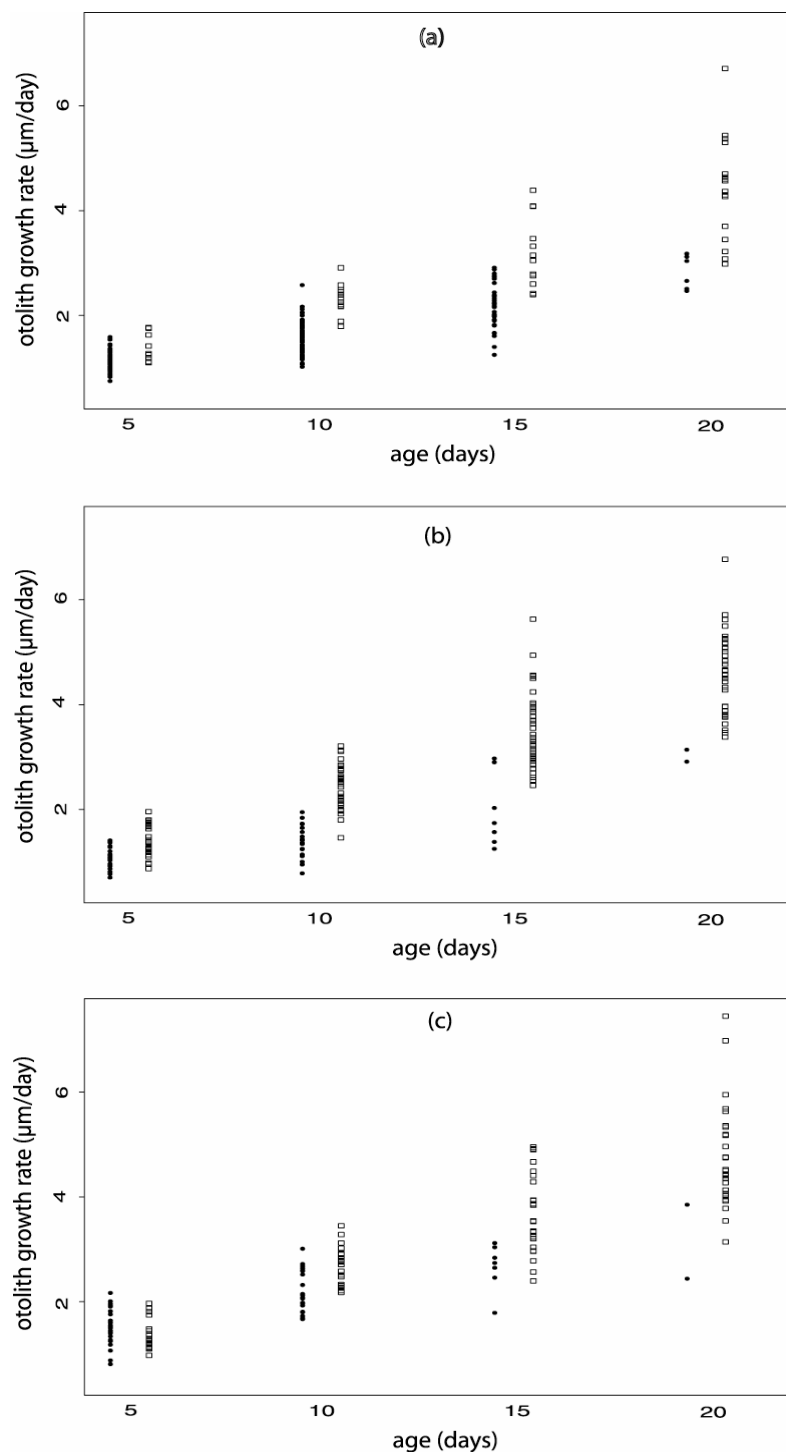


Figure 2.23 : Taux de croissance otolithaire de larves (points) et juvéniles (carrés) appartenant aux mêmes micro-cohortes selon le modèle de transport. (a) Larves et juvéniles nés du 7 au 25 mai (57 larves, 16 juvéniles) (b) du 4 au 20 juin (21 larves, 36 juvéniles) (c) du 24 juin au 10 juillet (24 larves, 28 juvéniles) dans la zone Gironde.

Les survivants correspondraient à la queue supérieure de la distribution de la vitesse de croissance et l'essentiel des larves à la queue inférieure de la distribution de la vitesse de croissance à un âge donné. Pour observer quelques larves présentant de fortes vitesses de croissance, il faudrait analyser les otolithes d'un très grand nombre d'individus. En effet, si l'on se réfère au modèle de Lo *et al.* (1995) concernant *E. mordax*, seule une larve sur mille ou dix mille atteindrait le stade juvénile.

La différence entre les vitesses de croissance des larves et des juvéniles aux jeunes âges pourrait également être liée à un biais d'échantillonnage des juvéniles vers les individus à forte croissance. L'absence de juvéniles à faible croissance pourrait être due non pas à la mortalité mais à d'autres facteurs tels que le transport (ces individus étaient ailleurs) ou la sélectivité de l'engin (ces individus n'ont pas été capturés). On a examiné successivement ces deux hypothèses.

L'influence du transport sur l'échantillonnage des juvéniles a été étudiée en suivant les trajectoires de toutes les bouées virtuelles relâchées dans la "boîte" Gironde pendant la durée de la ponte dont sont issues les trois micro-cohortes étudiées. Ces trajectoires ont été suivies jusqu'aux dates de pêche des juvéniles (mi-septembre). On a divisé le golfe de Gascogne selon une "grille d'arrivée" constituée de carrés de 21 milles nautiques de côté. Les probabilités de transport entre la zone Gironde et chaque carré de cette grille d'arrivée ont été calculées (Figure 2.24). Celles-ci correspondent au rapport entre le nombre de bouées arrivées dans un carré donné et le nombre total de bouées relâchées. La somme des probabilités de transport entre la "boîte" Gironde et les zones échantillonnées durant la campagne de septembre est égale à 0.53 (1^{ère} micro-cohorte), 0.56 (2^{ème} microcohorte) et 0.55 (3^{ème} micro-cohorte).

Par conséquent, les zones échantillonnées représentent une part importante des nourriceries des individus provenant de la Gironde (on considère ici le transport seul, sans mortalité). De plus, les juvéniles présentent de fortes croissances dans chacune des trois micro-cohortes, alors que les processus de transport ne favorisent pas nécessairement la capture du même type d'individus dans chaque cas. Un biais majeur du au transport dans l'échantillonnage des juvéniles est donc peu probable.

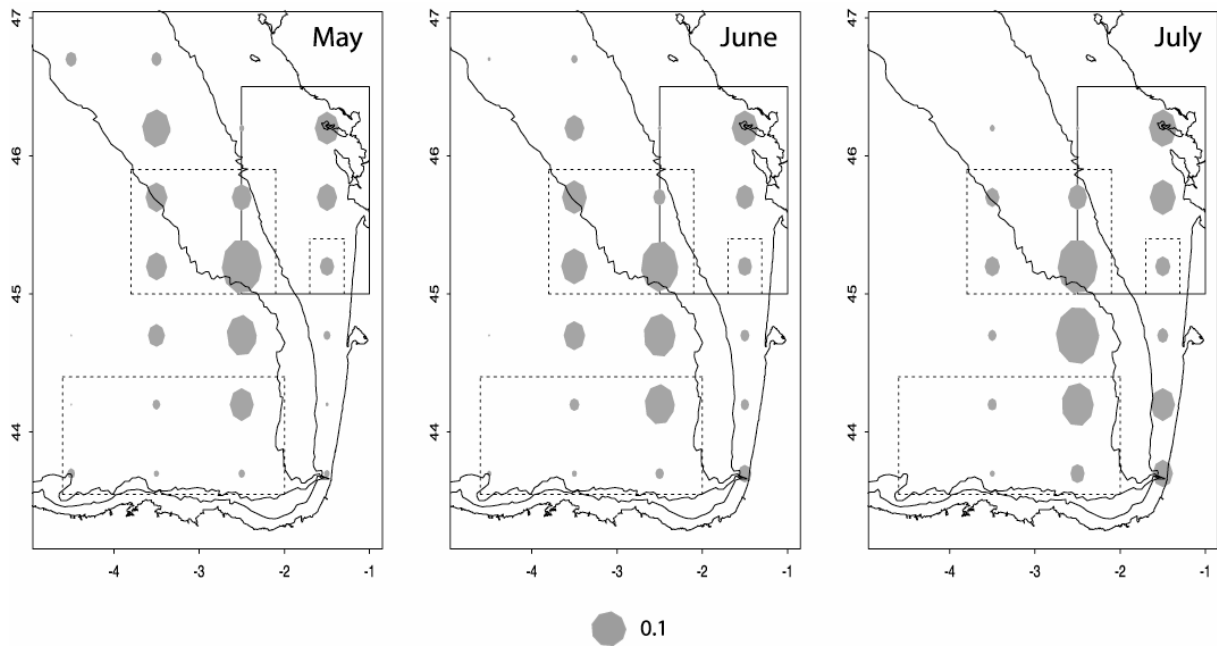


Figure 2.24 : Distribution simulée (probabilités de transport) à la mi-septembre des bouées virtuelles relâchées dans la zone Gironde en mai, juin et juillet 1999. Le rectangle en trait plein correspond à la zone d'origine des larves de Gironde. Le rayon des cercles est proportionnel à la probabilité de transport entre cette zone et chaque carré de la grille d'arrivée. Les rectangles en pointillés correspondent aux régions prospectées en septembre 1999.

L'hypothèse d'un important biais lié à une forte sélectivité de l'engin utilisé pour capturer les juvéniles est également discutable. Le chalut pélagique utilisé pendant la campagne de septembre a été capable de capturer une large gamme d'individus en tailles et en âges : juvéniles âgés de 54 à 131 jours, post-larves âgées de 20 à 38 jours. Le pic des captures de juvéniles correspond à des individus nés en juin dans le secteur Gironde (Figure 2.22b), ce qui est cohérent avec le pic d'abondance des larves en Gironde (Figure 2.22a). Le décalage d'une quinzaine de jours entre ces deux pics est à mettre en relation avec l'âge moyen des larves échantillonnées (10 jours).

La sélection des individus à forte croissance constitue donc un mécanisme plausible pour expliquer la mortalité intervenant aux stades larvaires et juvénile. Ces résultats tendent à valider le mécanisme "bigger is better" dans le cas de la population et du système étudié, en accord avec un grand nombre d'études in situ (Rosenberg et Haugen 1982; Hovenkamp 1992 ; Meekan et Fortier 1996 ; Butler et Nishimoto 1997).

Les théories proposées pour expliquer ce mécanisme ont déjà été évoquées dans la partie 2.2.1. Un développement larvaire prolongé peut être préjudiciable à la survie en raison de la vulnérabilité de ce stade à des processus trophiques tels que le manque de nourriture et la prédation.

Les théories du "match-mismatch" (Cushing et Harris, 1973) et de la prédation liée à la croissance (Anderson, 1988) expliquent la meilleure survie des individus à forte croissance par la réduction de la période de vulnérabilité maximale aux prédateurs pélagiques (sélection liée à la croissance). L'hypothèse "bigger is better" (Miller *et al.*, 1988 ; Bailey et Houde, 1989) suggère qu'une plus grande taille à un âge donné réduit la vulnérabilité aux prédateurs (sélection liée à la taille). Des études expérimentales ont cherché sans succès à mettre en évidence l'existence d'un lien entre la taille et la vulnérabilité aux prédateurs (Pepin *et al.*, 1992 ; Leggett et DeBlois, 1994).

Les individus les plus petits et/ou à faible croissance seraient aussi vulnérables pendant une plus longue période à des processus physiques défavorables : advection vers des habitats hostiles, forte sensibilité à la turbulence (Lasker 1978, Bergeron 2000). Des études théoriques et des simulations montrent que de faibles variations dans les vitesses de croissance aux jeunes âges peuvent entraîner de larges variations dans le nombre d'individus survivant au processus de recrutement (Houde, 1987 ; Pepin et Myers, 1991).

Comment quantifier, à partir de cette étude, le processus de mortalité liée à la croissance ?

2.5.3. Modèle de survie liée à la croissance

Plusieurs approches ont été imaginées pour quantifier le processus de mortalité larvaire par sélection des individus à forte croissance. La mortalité peut être modélisée par une fonction puissance du poids (Houde, 1997) ou de la taille (Rose *et al.*, 1999), les paramètres de cette fonction étant estimés à partir des connaissances préalables sur l'espèce étudiée ou une espèce voisine (Heath et Gallego, 1997). Le processus de mortalité individuelle peut également être modélisé par tirage aléatoire d'un nombre, comparé ensuite à une constante (seuil de survie) fixée pour chaque stade de développement (Hinckley *et al.*, 1996). Werner *et al.* (1996) comparent la taille de la larve estimée chaque jour en sortie d'un modèle trophodynamique avec la taille minimale des larves observée dans des expériences d'élevage, pondérée par une fonction croissante de l'âge.

Une méthode générale pour modéliser le processus de sélection des individus à forte croissance consiste donc à faire périr les individus dès que leur taille, poids ou vitesse de croissance à un âge donné devient inférieur à une valeur seuil, considérée comme létale à cet âge. Le problème revient donc à fixer une fonction ou une série de seuils de survie variable avec l'âge. Ces seuils permettront à chaque âge de sélectionner les survivants parmi la variété des individus, c'est-à-dire de sélectionner les fortes croissances parmi la variabilité des croissances individuelles. La difficulté majeure consiste alors à choisir des seuils de survie réalistes par rapport à la population et l'écosystème étudié.

Dans le cas étudié, un modèle de survie simple consiste à faire périr les larves et juvéniles croissant virtuellement le long de trajectoires dès que leur vitesse de croissance à un âge donné devient inférieure à un seuil de survie. Une valeur approchée de ce seuil est la vitesse de croissance la plus basse observée à cet âge parmi les survivants, c'est-à-dire parmi les juvéniles capturés *in situ* dans le golfe de Gascogne (Figure 2.25 gauche).

Le modèle de croissance en fonction de l'environnement physique (cf. 2.4.) fournit une estimation non biaisée de la vitesse de croissance individuelle jusqu'à l'âge de 100 jours environ. L'essentiel de la mortalité se concentre également sur les trois premiers mois de vie

(Peterman et al. 1988). On construit par conséquent un modèle de survie concernant la période des 100 premiers jours de vie. On choisit donc comme valeurs approchées des seuils de survie à chaque âge, les vitesses de croissance les plus basses observées à cet âge chez les juvéniles ayant survécu à la phase de mortalité considérée, c'est-à-dire les juvéniles ayant atteint l'âge de 100 jours. Ces seuils sont déterminés à partir des vitesses de croissance des 35 individus capturés en septembre 1999 et âgés de plus de 100 jours, d'après l'analyse de leurs otolithes. Comme on travaille avec le logarithme de la vitesse de croissance (cf. 2.4), on considère le logarithme des taux de survie.

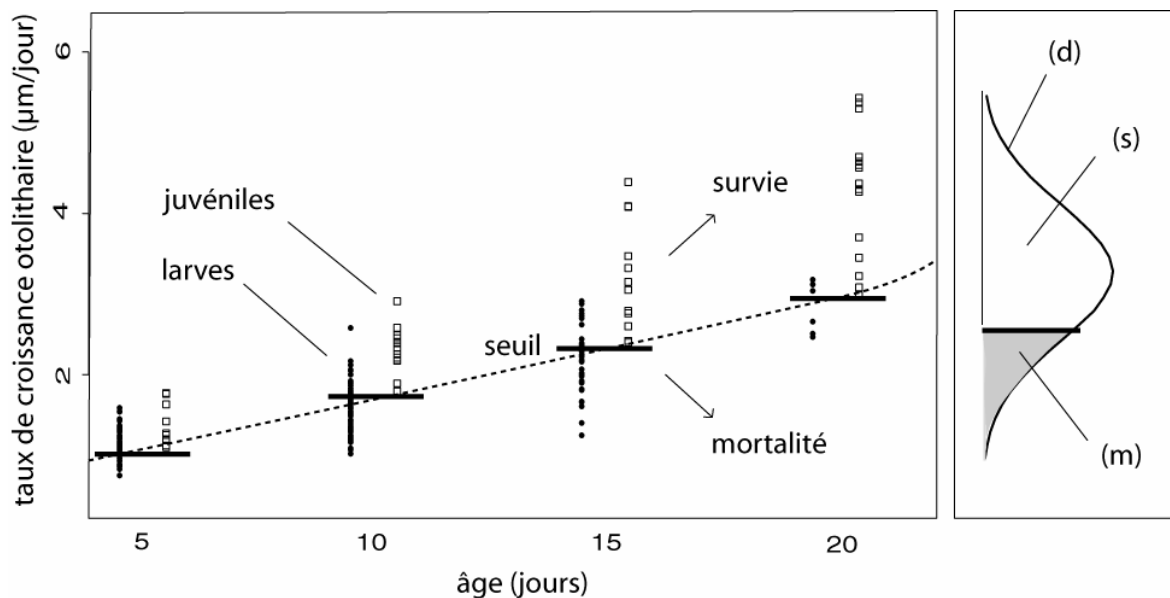


Figure 2.25 : Schémas illustrant le principe du modèle de survie. À gauche : les seuils de survie à chaque âge sont définis comme les vitesses de croissance observées chez les juvéniles (survivants). Ils déterminent des régions de survie et de mortalité. À droite : la distribution (d) de la vitesse de croissance pour chaque âge, prévue par le modèle de croissance en fonction des conditions physiques, permet de définir une probabilité de survie (s) par âge correspondant à la probabilité que la vitesse de croissance soit supérieure au seuil de survie.

Le modèle de croissance postule une distribution des résidus de type normal, hypothèse qui a été validée sur les observations (cf. 2.4.). L'écart-type de cette distribution correspond à un ajustement sur l'ensemble des âges et des individus. On considère que cette distribution est représentative de la variabilité des vitesses de croissance individuelles. Cette distribution nous

permet de calculer une probabilité de survie à chaque âge pour chaque individu, définie comme la probabilité que sa vitesse de croissance soit supérieure au seuil de survie défini pour cet âge (Figure 2.25 droite)

Pour tout individu i à l'âge j :

$$P_{\text{survie}}(i,j) \text{ entre } j-1 \text{ et } j = P(\text{vitesse de croissance}(i,j) > \text{seuil de survie}(j))$$

Pour tout individu i à l'âge j , on peut également calculer une probabilité de survie globale depuis la naissance (ou plus exactement l'ouverture de la bouche) :

$$P_{\text{survie}}(i,j) \text{ entre } 0 \text{ et } j = \prod_{k=1}^j P_{\text{survie}}(i,k) \text{ entre } k-1 \text{ et } k$$

Pour étudier le comportement du modèle de survie, on a relâché à la date du pic de ponte en Gironde (mi-juin, cf. 2.5.1) 201 trajectoires dans le modèle hydrodynamique, selon une grille couvrant l'ensemble de l'aire de ponte (cf. 3.1.1.). On a fait tourner les modèles de croissance et de survie le long de chacune de ces trajectoires. La figure 2.26 illustre cette première application du modèle de survie. L'évolution des probabilités de survie avec l'âge (augmentation générale des probabilités de survie entre $j-1$ et j , c'est-à-dire diminution des taux de mortalité avec l'âge) est cohérente dans sa forme avec les études de Peterman et al. (1988) et Lo et al. (1995) sur l'anchois de Californie *Engraulis mordax*. L'ordre de grandeur des probabilités de survie sur les 100 premiers jours (10^{-3} , cf. Figure 2.1) est également en cohérence avec ces études.

Le modèle de survie est sensible à la valeur des vitesses de croissance minimales observées chez les juvéniles ayant atteint l'âge de 100 jours, donc à la qualité de cet échantillonnage. Pour limiter les artefacts individuels, on a utilisé une fonction de lissage sur les seuils de survie par âge (cf. Figure 2.26).

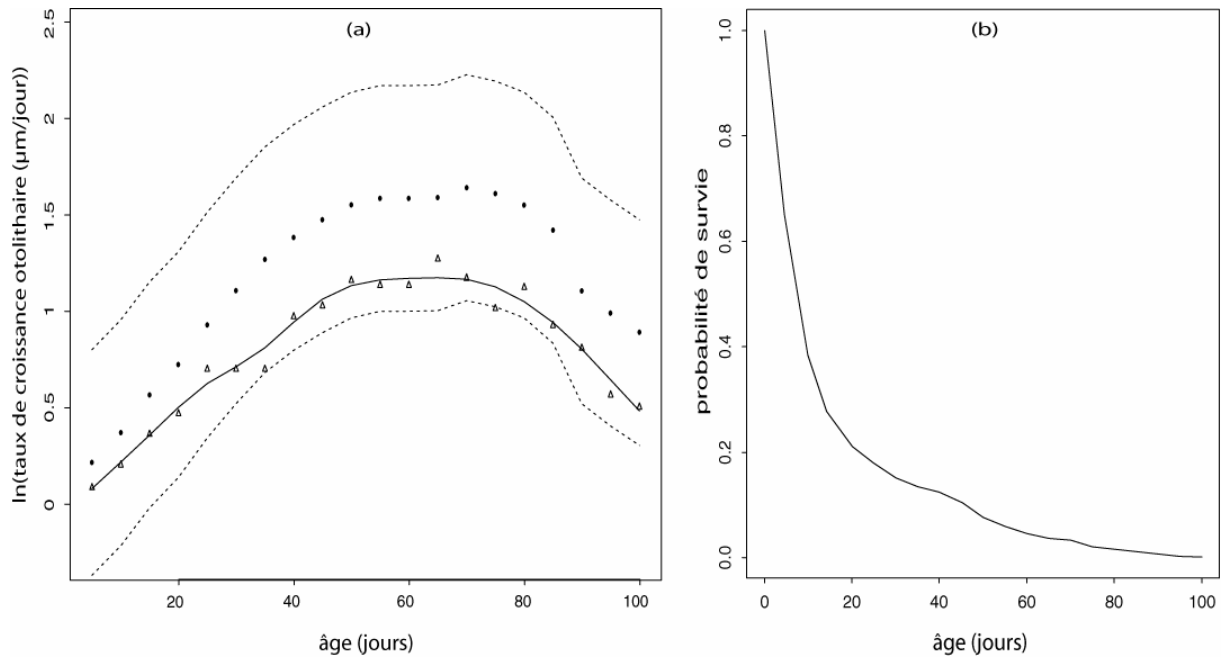


Figure 2.26 : Application du modèle de survie le long d'une trajectoire individuelle relâchée dans le modèle hydrodynamique. (a) Vitesse de croissance otolithaire estimée en fonction de l'âge et de l'environnement physique par le modèle de croissance (points). Les pointillés correspondent aux limites inférieure et supérieure à 90 % de l'intervalle de prévision. Les triangles représentent les seuils de survie par âge, la courbe pleine un lissage de ces seuils. Les probabilités de survie par âge correspondent à la part des vitesses de croissance distribuées au-dessus de cette courbe. (b) probabilité individuelle de survie en fonction de l'âge, jusqu'à 100 jours.

La sensibilité du modèle de survie a été étudiée de la manière suivante : on a réitéré 10 fois la première expérience d'application du modèle (lâcher à chaque fois de 201 trajectoires à la date du pic de ponte, calcul des vitesses de croissance et des taux de survie le long des trajectoires) en faisant varier à chaque fois les seuils de survie d'un certain pourcentage autour de leur valeur (entre -50% et +50%). Une variation de 10 % des seuils de survie provoque une variation d'environ 5% de la probabilité de survie moyenne sur 5 jours, d'où une variation d'un facteur 5 à 10 de la probabilité de survie moyenne à 100 jours (Figure 2.27). On peut considérer ce modèle de survie, fondé et calibré sur des observations *in situ*, cohérent dans l'ordre de grandeur de ses résultats, comme relativement adapté au cas étudié et utilisable pour des simulations à plus grande échelle.

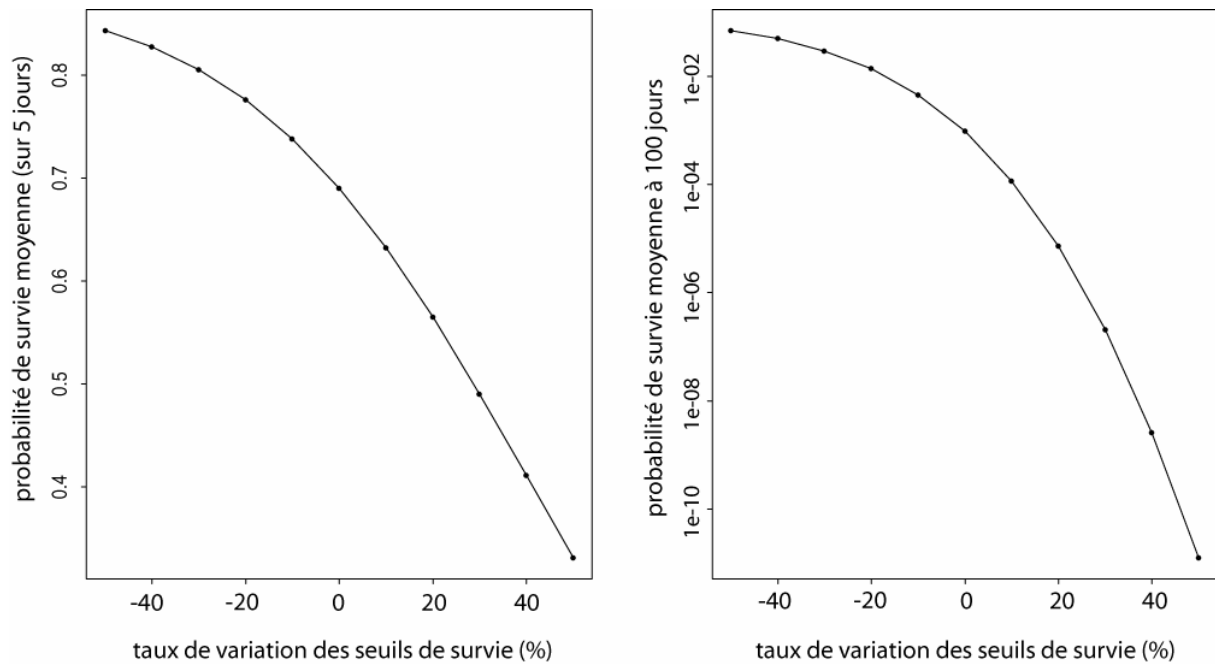


Figure 2.27 : Sensibilité du modèle de survie. Expérience par lâchers réitérés de 201 trajectoires à la date du pic de ponte. A gauche, effet d'une modification de la valeur des seuils de survie (en %) sur la probabilité de survie moyenne sur 5 jours. A droite, effet d'une modification de la valeur des seuils de survie (en %) sur la probabilité de survie à 100 jours.

Ces premières applications du modèle de survie à des fins de validation constituent les toutes premières expériences de simulation le long des trajectoires. L'étape suivante consiste à généraliser cette démarche, afin de simuler le processus de recrutement le long des trajectoires, de l'échelle individuelle à celle de la population.

Conclusion

La méthode de couplage des données de croissance individuelles et des paramètres physiques le long des trajectoires a permis, grâce au modèle de transport, d'explorer successivement les liens entre croissance et environnement physique puis entre survie et croissance. Ces relations ont été utilisées pour construire et ajuster des modèles individuels de croissance et de survie adaptés et calibrés pour le cas étudié. Comment réaliser l'intégration des échelles pour passer de la modélisation de la survie individuelle au calcul d'un indice de recrutement annuel ?

3. De l'individu à la population : simulation, intégration et prévision du recrutement

Le recrutement dans la population est le résultat de l'intégration sur une saison et sur de vastes zones océaniques, des processus individuels de croissance et survie larvaire à petite échelle modélisés dans la partie précédente. Pour réaliser le transfert d'échelle entre l'individu (survie) et la population (recrutement), l'approche adoptée vise à reproduire ce processus d'intégration des mortalités se produisant chaque année dans la région étudiée.

Cette approche consiste à utiliser les modèles individuels de croissance et survie pour simuler le processus de recrutement, en les faisant tourner le long de milliers de trajectoires virtuelles représentatives des trajectoires réelles "vécues" par la population larvaire et juvénile à l'échelle de la saison. Ces trajectoires doivent être relâchées dans le modèle hydrodynamique de manière à reproduire le plus fidèlement possible la dynamique spatio-temporelle de la ponte (3.1.). Elles sont ensuite suivies dans le modèle hydrodynamique jusqu'au stade juvénile : les vitesses de croissance et les taux de mortalité sont estimés à chaque pas de temps (3.2.) en fonction des conditions physiques simulées pour l'année considérée. L'intégration des mortalités peut alors être réalisée (3.3.) de manière à fournir une estimation annuelle du recrutement. Ce nouvel indice est enfin évalué en le comparant à la série de recrutement estimés par le CIEM (3.4.).

3.1. *Modèle de ponte : reconstitution de la dynamique spatio-temporelle de ponte et validation du modèle de transport à l'échelle de la population*

3.1.1. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de ponte

La dynamique spatio-temporelle de la ponte de l'anchois dans le golfe de Gascogne a été étudiée par Motos *et al.* (1996). Ses caractéristiques générales sont relativement bien connues, sur la base notamment de campagnes annuelles de dénombrement des œufs, entreprises depuis 1989 par l'AZTI (institut des pêches basque) pour l'estimation du stock d'anchois par la méthode DEPM (Daily Egg Production Method). Une synthèse de ces campagnes (1989-2001) a été réalisée par Sagarminaga *et al.* (2002) et on a pu avoir accès aux données concernant la seule année 1999. Une autre source d'information est constituée par les

dénombrements d'œufs d'anchois effectués depuis 2000 au moyen du dispositif de pompage CUFES (Continuous Underwater Fish Egg Sampler) par le laboratoire d'écologie halieutique de l'Ifremer lors de campagnes annuelles d'estimation des stocks de poissons pélagiques.

La ponte (Fig. 3.1 d'après Motos *et al.*, 1996) s'étale d'avril à août (occasionnellement en mars et septembre), avec un pic en mai-juin. Deux zones concentrent l'essentiel des pontes, au large de la côte des Landes : l'une en face de l'estuaire de la Gironde, l'autre aux alentours du canyon de Capbreton et des estuaires basques. Les pontes sont également nombreuses autour de ces deux zones sur le plateau et les accores, au sud de la latitude 47°N, et présentes de manière moins régulière plus au large et plus au nord (cf. Fig 3.1). Au cours de la saison et à la faveur du réchauffement des eaux de surface, l'aire de ponte, d'abord concentrée dans le sud-est du golfe, s'étend progressivement vers l'ouest et le nord. De manière générale, les campagnes montrent la forte hétérogénéité spatiale des pontes (« patchiness »).

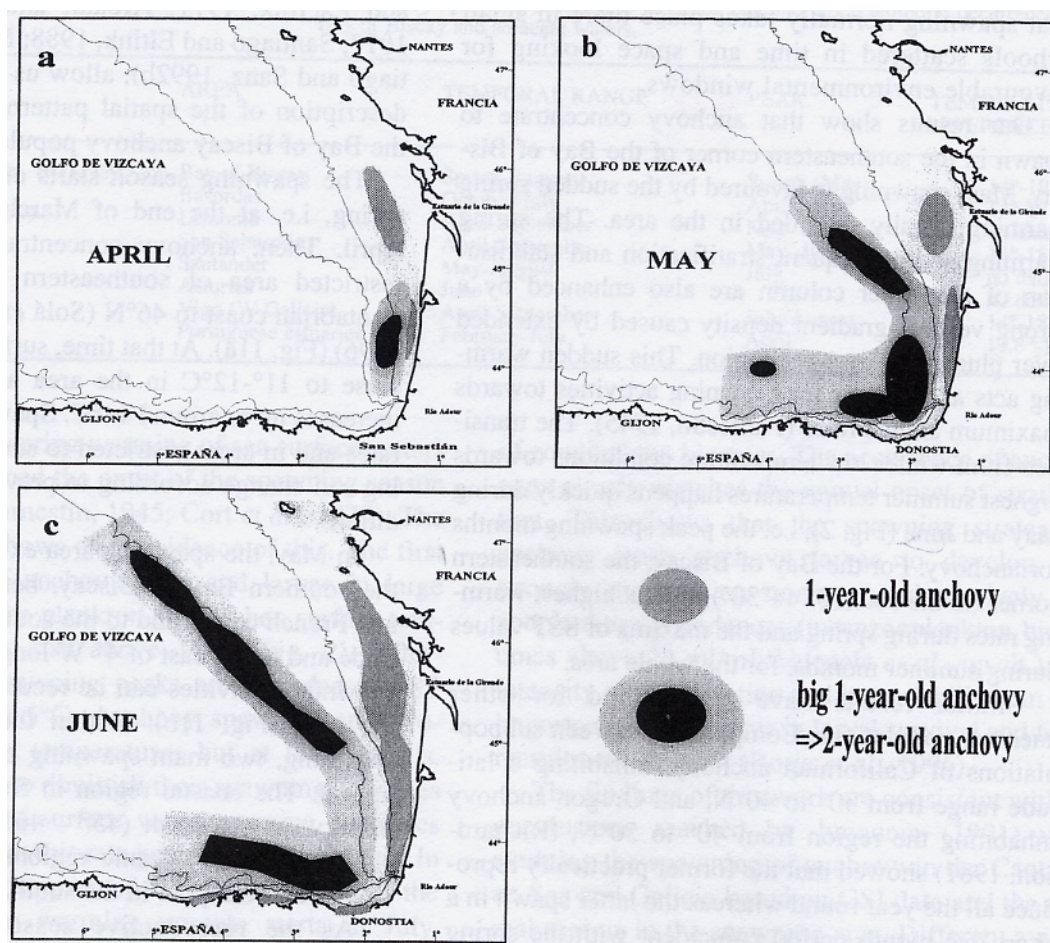


Figure 3.1 : Schéma illustrant la dynamique spatio-temporelle de la ponte. (a) avril (b) mai (c) juin. Les jeunes adultes (âge 1) pondent généralement dans les régions plus côtières que les individus âgés (âges 2+).

Est-il possible de caractériser plus précisément la variabilité de la dynamique spatio-temporelle de la ponte autour de ce schéma général ? Les campagnes de dénombrement des œufs font apparaître des variations dans le nombre et la répartition des œufs d'une année sur l'autre. Ces campagnes ne fournissent néanmoins qu'un seul "cliché", à la date et au lieu de passage du navire, d'une dynamique qui s'étend sur plus de 4 mois et une large partie du golfe de Gascogne, de Penmarc'h à Gijon. Les résultats de ces campagnes ne permettent pas de distinguer la variabilité intra-annuelle de la variabilité inter-annuelle de la ponte. Ils ne sont donc pas directement utilisables pour caractériser de manière précise la variabilité de la dynamique spatio-temporelle de la ponte au cours d'une saison ou d'une année sur l'autre.

Pour modéliser cette variabilité intra et inter-annuelle, on a envisagé d'utiliser les simulations hydrodynamiques pour déduire directement des paramètres physiques en un point et à une date donnés une abondance probable d'œufs en ce point. Plusieurs études (Rémond, 2001 ; Planque, 2004) ont été entreprises pour relier l'abondance des œufs échantillonnés dans les eaux de surface au moyen du CUFES et les paramètres physiques des ces eaux a) enregistrés en parallèle au cours des campagnes ou b) prévues par le modèle hydrodynamique. En l'absence de lien général de corrélation (seul un seuil inférieur en température peut être mis en évidence), cette démarche a été abandonnée.

On a par conséquent construit un modèle spatio-temporel de la ponte invariable d'une année sur l'autre, représentatif de la dynamique moyenne observée au cours des campagnes de dénombrement des œufs. Le principe général de ce modèle est d'attribuer à chaque point de la grille du modèle hydrodynamique et pour chaque date de lâcher de trajectoires un indice proportionnel à la densité d'œufs observée en moyenne en ce lieu et à cette date. Cet indice spatio-temporel est lui-même défini comme le produit d'un indice "spatial" pur (moyenne des observations réalisées à proximité du point à la date des campagnes) et d'un indice relatif à l'ogive temporelle de la ponte en ce point.

On a utilisé les données de campagnes disponibles, c'est-à-dire un dénombrement des œufs au moyen de filets verticaux au printemps 1999 (campagne espagnole Bioman) et les dénombrements par pompage en surface au moyen du dispositif CUFES en 2000, 2001 et 2002 (campagnes d'évaluation des stocks de pélagiques menées par l'Ifremer). Une grille de

201 points a été définie de manière à couvrir l'ensemble de l'aire de ponte. Cette maille a été choisie en fonction du temps de calcul nécessaire aux simulations dans le modèle hydrodynamique (cf. 3.2.). Les points de la grille sont distants en moyenne de 14 milles. Pour chaque point de cette grille, l'indice "spatial" correspond à la moyenne centrée des densités d'œufs observées (lors des différentes campagnes) à l'intérieur d'un carré centré sur ce point et de 14.5 milles de côté, valeur choisie de manière à ce que l'ensemble de l'espace soit couvert (cf. Fig. 3.2).

Comme il s'agit d'indices relatifs, et non de quantités absolues d'œufs effectivement pondus, on préfère utiliser des proportions (en divisant chaque indice par la somme globale des indices).

Afin d'extrapoler à l'ensemble de la saison ces indices ponctuels dans le temps, des ogives temporelles de ponte ont été ajustées à partir d'autres campagnes halieutiques. Ces campagnes concernent le site de ponte majeur situé à l'ouest de l'estuaire de la Gironde (campagnes mensuelles Plagia menées par l'Ifremer de février à juillet 1999 sur un réseau de stations comprises entre 45 et 46°N en latitude et 1.2 à 2.2°W en longitude, cf. Fig. 2.2). Une ogive de ponte de forme gaussienne a été ajustée, par la méthode des moindres carrés, sur les observations (densités moyennes d'œufs observées par campagne, qui correspondent aux points noirs sur la figure 3.3.B.) :

$$D = k * \exp(-0.5 * ((t-m)/s)^2 / s * \sqrt{2\pi})$$

avec D : densité d'œufs observée pour 10 m³ d'eau filtrée,

t : temps en semaines d'avril à août,

k, m et s étant des paramètres d'ajustement.

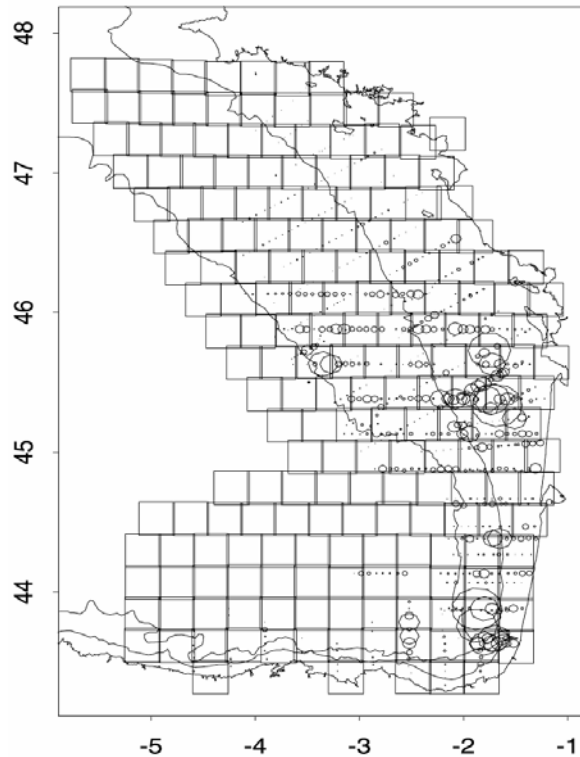


Figure 3.2 :Grille du modèle de ponte (201 carrés). Le rayon des cercles est proportionnel aux densités de ponte observées lors de deux campagnes de dénombrement des œufs (en 1999 et 2001). Un indice de ponte est calculé à partir des densités d'œufs observées par carré entre 1999 et 2002.

Pour reproduire la dynamique de ponte dans l'ensemble du golfe de Gascogne décrite par Motos et al. (1996) à partir de nombreuses données historiques, on a attribué aux autres zones de pontes l'ogive de Gironde décalée de 1 à 4 semaines : zone « Capbreton » (-2 semaines), zone "Landes" (0 semaine), zone "Cantabrique" (+2 semaines), zone "Rochebonne" (+2 semaines), zone "Nord" (+4 semaines) (Fig. 3.3). Un indice "ogival" est ainsi défini pour chaque date et chaque point de la grille en fonction de l'ogive de ponte de la zone considérée. On transforme les indices obtenus en proportions, de manière à ce que leur somme soit égale à 1.

Pour chaque date, cet indice "ogival" sert de facteur correctif à l'indice "spatial" calculé précédemment, le produit des deux définissant un indice spatio-temporel de ponte en chaque point de la grille, pour chaque date au cours de la saison (22 semaines du 1^{er} avril au 31 août).

Pour chaque point p des 201 points de la grille,

pour chaque semaine s des 22 semaines de la saison de ponte (avril à août) :

$$I_{\text{ponte}}(p,s) = I_{\text{spatial}}(p) \times I_{\text{ogival}}(p,s)$$

En sommant par semaine l'ensemble des indices spatio-temporels de ponte, on obtient l'ogive de ponte globale prévue par le modèle (figure 3.3.B). Le pic global de ponte correspond à la semaine 23 (du 4 au 10 juin). En sommant par point de la grille l'ensemble des indices spatio-temporels de ponte, on obtient la distribution cumulée des pontes au cours de la saison (figure 3.3.A). La répartition des pontes évolue de semaine en semaine, en se déplaçant vers le nord (figure 3.3.C).

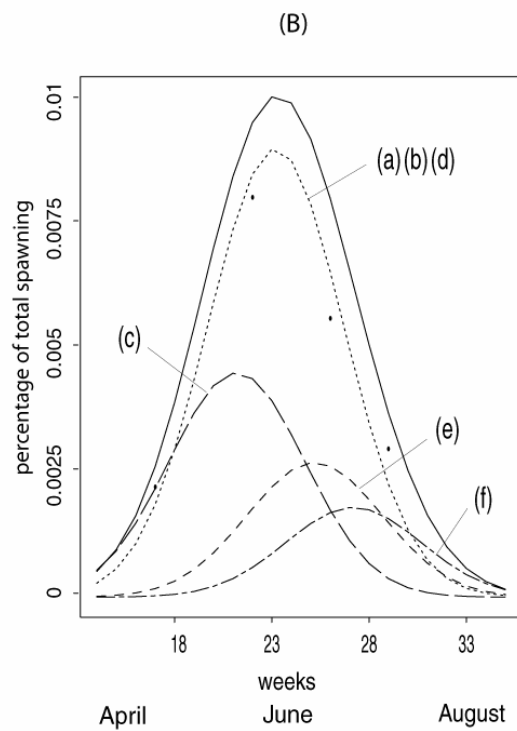
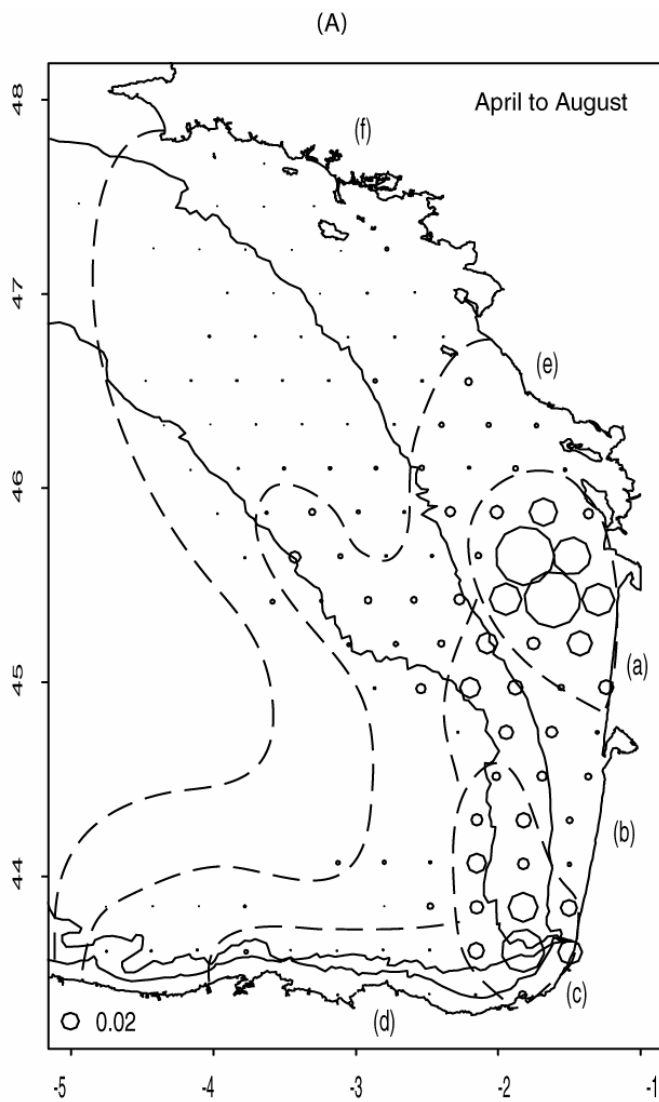
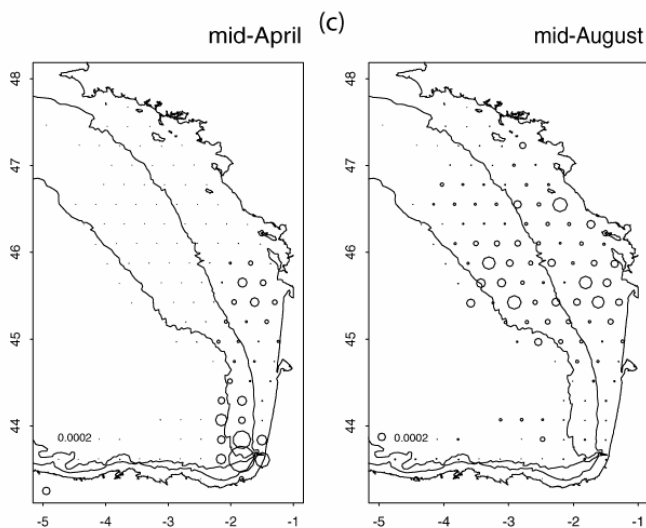


Figure 3.3 : Modèle de ponte

(A) Distribution spatiale des pontes cumulées sur l'ensemble de la saison (avril à août). Le rayon des cercles en chaque point de la grille est proportionnel à la somme des indices spatio-temporels de ponte en ce point. Le cercle de référence en bas à gauche représente 2% du total des pontes. Les lignes en tirets correspondent aux limites des zones de ponte définies dans le modèle : (a) Gironde (b) Landes (c) Capbreton (d) Cantabrique (e) Rochebonne (f) Nord

(B) Distribution temporelle des pontes au cours de la saison (avril à août). La courbe continue représente l'ogive globale, c'est-à-dire la somme des indices spatio-temporels de ponte par semaine. Les autres courbes représentent les ogives locales par zone de ponte (somme des indices spatio-temporels de ponte par semaine et par zone).

(C) Illustration de l'évolution de la distribution spatiale des pontes au cours de la saison, telle qu'elle est estimée par le modèle.



3.1.2. Validation du modèle de transport

On ne dispose pas d'observations supplémentaires qui permettraient de valider le modèle spatio-temporel de ponte de manière directe. De même, le modèle de transport (cf. 2.3.2.) n'a pas pu être validé directement, par le suivi d'un grand nombre de bouées réelles par exemple. Une validation indirecte de ce modèle a néanmoins été entreprise à l'échelle du golfe de Gascogne et de la saison.

Pour faire le lien entre le modèle de ponte et le modèle de transport larvaire et juvénile, il est nécessaire de prendre en compte le transport durant les premiers jours de développement (stades œuf et premier stade larvaire avec sac vitellin). Les œufs d'anchois sont répartis de manière variable dans les 30 premiers mètres (Boyra *et al.*, 2003) en fonction de leur flottabilité et de la structure verticale de la couche de surface. Un modèle de flottabilité lié à la turbulence, apte à reproduire la variété des profils de distribution des œufs sur la verticale est en cours de développement (Petitgas *et al.*, 2002). En attente d'un tel modèle, on a décidé de considérer un transport sous l'effet des courants moyens sur les 30 premiers mètres pendant la durée des stades œuf et sac vitellin (environ 5 jours selon Ré (1996)).

Le golfe de Gascogne a été divisé en 64 carrés de 21 x 21 miles nautiques, formant une grille d'arrivée des trajectoires. On a calculé à titre expérimental les probabilités de transport entre différents secteurs de pontes et cette grille d'arrivée, entre mai et septembre 1999. La probabilité de transport entre un secteur de ponte et un carré de la grille d'arrivée est le ratio entre le nombre de bouées arrivées dans le carré et le nombre total de bouées relâchées dans le secteur de ponte. Ces probabilités de transport font apparaître une zone de rétention des larves et juvéniles au niveau des accores dans le sud-est du golfe de Gascogne et un système advectif le long de la côte nord espagnole (Figure 3.4). Le produit des pontes printanières devant la côte des Landes serait transporté vers la côte espagnole alors que les pontes au large de la Gironde sous certaines conditions resteraient sur le plateau français.

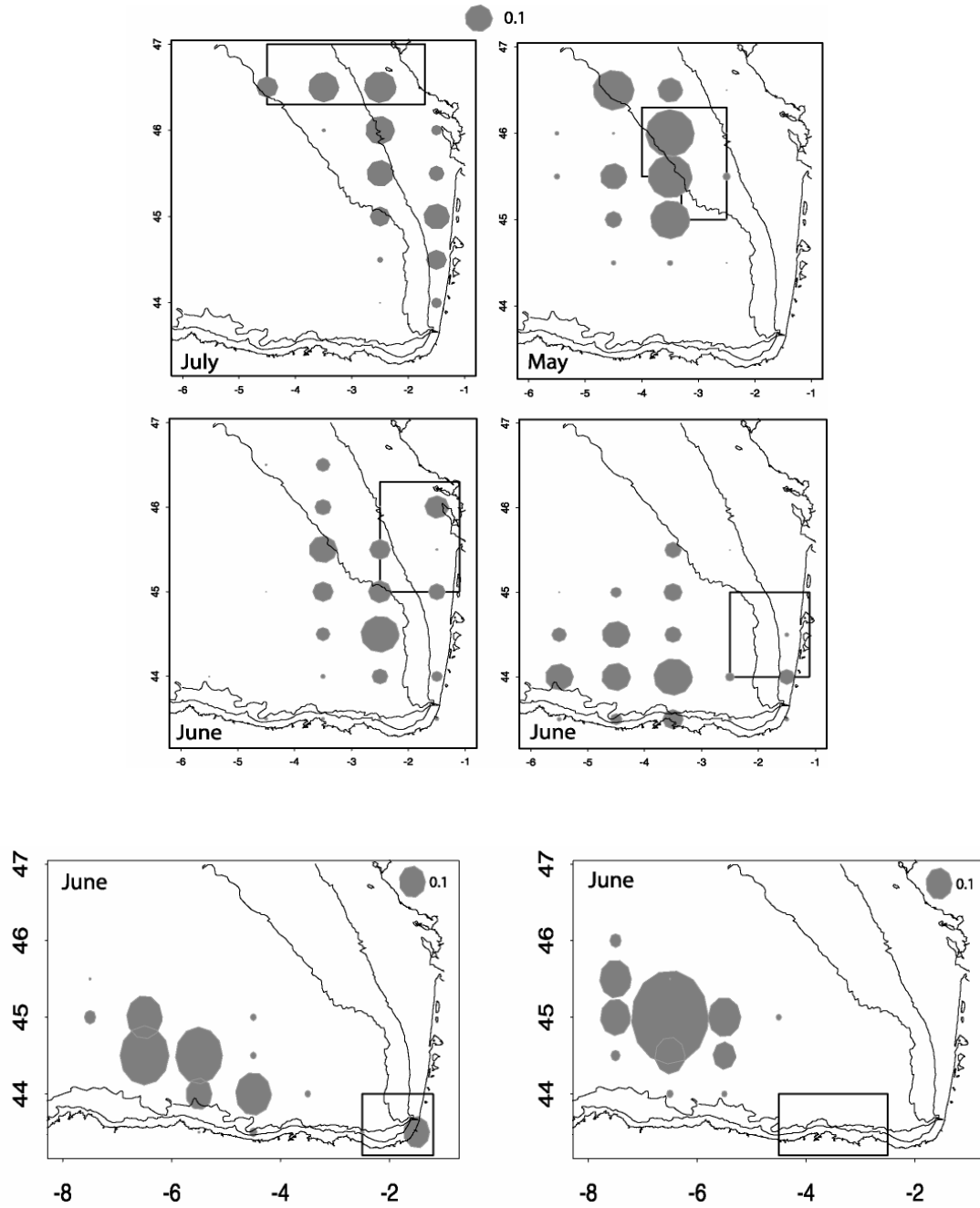


Figure 3.4 : Distributions simulées (probabilités de transport) à la mi-septembre des bouées virtuelles lâchées dans six aires de ponté en mai, juin ou juillet 1999. Le mois de lâcher est indiqué dans chaque cadre. Les rectangles correspondent aux limites des aires de ponté. Le rayon des disques est proportionnel à la probabilité de transport entre la zone de ponté et le point de la grille correspondant.

On a alors utilisé ces probabilités pour simuler la dynamique générale du transport à l'échelle de la population et de la saison. Des bouées virtuelles ont été relâchées dans le modèle hydrodynamique chaque semaine entre le 1^{er} avril et le 31 août à partir des 201 points de la grille du modèle de ponte. Leurs trajectoires ont été suivies jusqu'à l'âge 100 jours, âge au-delà duquel il n'est plus valide de considérer un transport passif des individus (Ré, 1996). On a alors calculé les probabilités de transport entre les points des grilles de départ et d'arrivée, pondérées par les indices spatio-temporels de ponte attribués aux points de départ.

En sommant sur la grille d'arrivée les probabilités pondérées de transport depuis les différents points de ponte sur l'ensemble de la saison, on obtient une cartographie de la probabilité de présence des juvéniles âgés de 100 jours (Figure 3.5 haut). Cette probabilité de présence correspond à un indice d'abondance des juvéniles, sans prise en compte des processus de mortalité.

Il s'agit ensuite de déterminer dans quelle mesure cette simulation établie pour 1999 représente la dynamique générale du transport quelle que soit l'année considérée. L'étude du régime des vents, forçage majeur du transport, entre 1986 et 2000 montre que le transport simulé pour 1999 est représentatif de la situation moyenne entre mai et septembre (Figure 3.6.).

Cette carte est proche de celle obtenue en ne considérant que le pic de ponte (semaine 23, début juin) qui donne la probabilité de présence des juvéniles âgés de 100 jours à la mi-septembre 1999. La distribution probable des juvéniles est en cohérence avec les résultats de la campagne à la mi-septembre 1999 (absence de juvéniles sur le plateau français, présence au-delà des accores). Cette carte est également cohérente avec la répartition des captures de juvéniles d'anchois réalisées par les senneurs espagnols pour la pêche au thon à l'appât vivant (Figure 3.5).

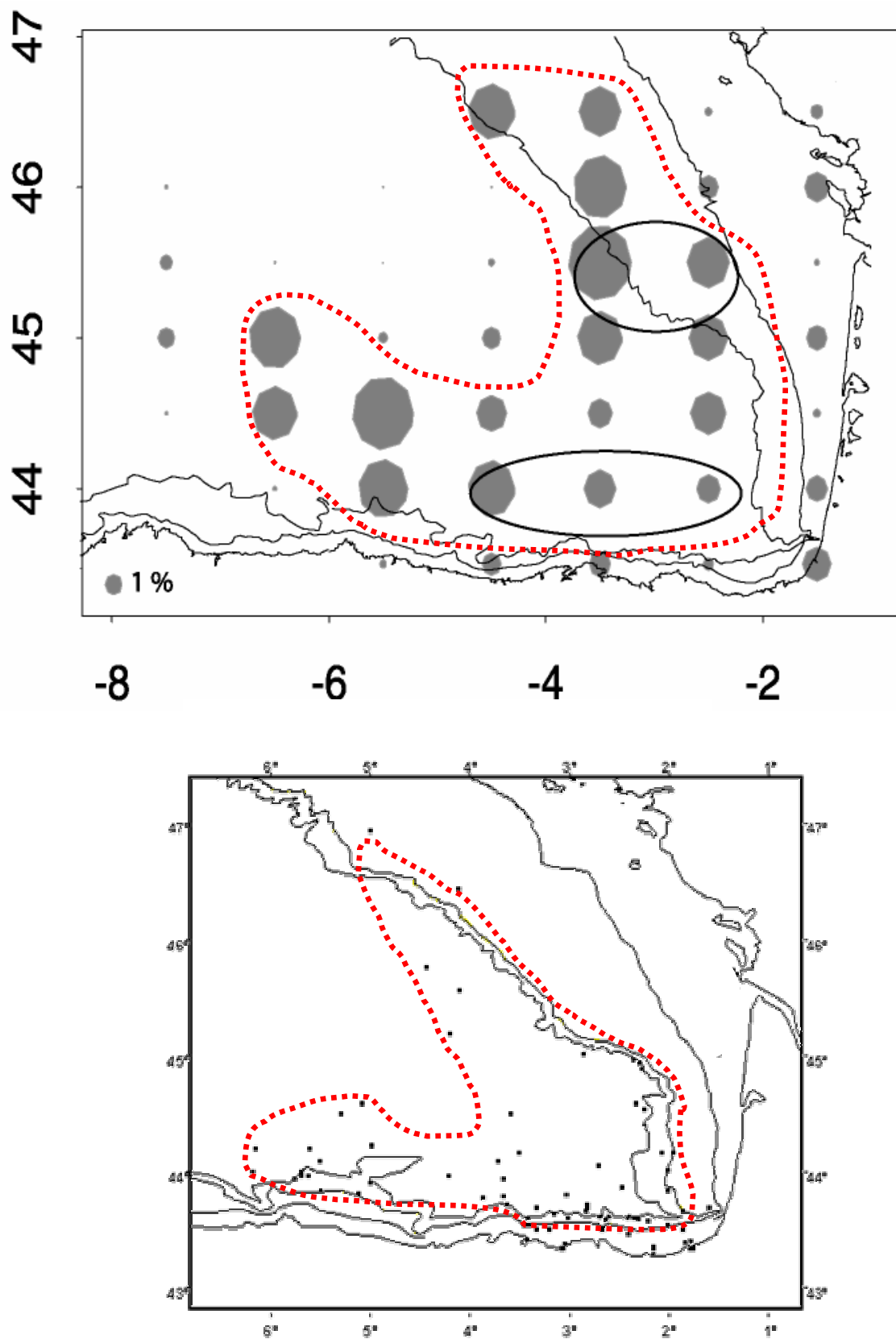


Figure 3.5 : Comparaison entre la distribution probable des juvéniles d'anchois à la mi-septembre dans le golfe de Gascogne d'après le modèle de production et de transport des larves et juvéniles d'anchois (Allain et al. 2001b, en haut - les ellipses correspondent aux zones de pêche de juvéniles lors de la campagne Juvesu99) et la répartition des captures de juvéniles d'anchois par les senneurs espagnols pour la pêche thonière à l'appât vivant (Uriarte et al. 2001, en bas).

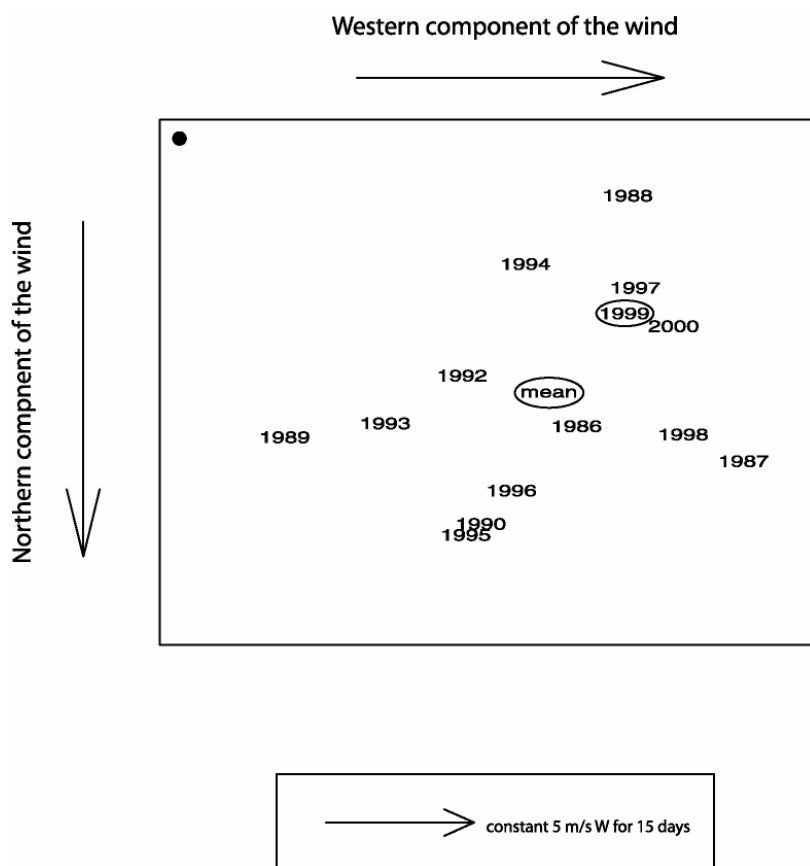


Figure 3.6 : Description synthétique des diagrammes de la tension cumulée du vent entre le 1^{er} mai et le 31 août au sémaphore de Chassiron (France) entre 1986 et 2000. Le point noir représente le point de départ le 1^{er} mai. Les points d'arrivée le 31 août sont localisés pour chaque année et pour la moyenne sur la série d'années considérée. On constate un régime de nord-ouest dominant (dérive vers le sud-est).

On peut donc considérer que le modèle (qui ne prend en compte ni transport actif ni mortalité) est apte à reproduire de manière relativement réaliste la dynamique générale du transport des larves d'anchois à l'échelle de la saison et de la population.

3.2. Simulation du transport, de la croissance et de la mortalité

le long des trajectoires

Pour simuler le processus de recrutement, on doit relâcher un nombre significatif de bouées virtuelles, de manière à reproduire la variabilité de l'environnement « vécu » par la population larvaire. Pour définir le nombre de bouées à lancer, il faut aussi tenir compte du temps de calcul nécessaire pour les simulations. Ce nombre doit enfin être en cohérence avec la précision spatiale et temporelle du modèle hydrodynamique et celle des données d'ajustement du modèle de ponte. On a choisi d'effectuer des lâchers hebdomadaires pendant 22 semaines de début avril à fin août à partir d'une grille de 201 points couvrant l'ensemble de l'aire de ponte connue (cf. 3.1.1.).

On suit donc les trajectoires de 4422 bouées virtuelles représentatives du transport de milliards d'individus. Comme c'est pratiquement toujours le cas en modélisation individuelle (DeAngelis et Gross 1992), on ne peut modéliser qu'un nombre restreint d'individus par rapport à la population étudiée. Par conséquent, on peut considérer que chacune des bouées virtuelles dérivant dans le modèle hydrodynamique représente non pas un individu mais une micro-cohorte d'individus. Cette représentation s'accorde bien avec le modèle de transport choisi (cf. 2.3.2.). Dans ce modèle on considère en effet le transport de bouées virtuelles au sein de l'habitat moyen des larves (couche de surface 0-30 m), formulation adaptée à la description le transport moyen d'un ensemble d'individus. Chaque bouée virtuelle est donc représentative d'une micro-cohorte.

On utilise les modèles de croissance et survie pour simuler le processus de recrutement, en les faisant tourner le long des trajectoires des bouées virtuelles dérivant dans le modèle hydrodynamique. En considérant que chacune de ces trajectoires représente non pas un individu mais une micro-cohorte d'individus tous nés à la même date :

- le modèle de croissance en fonction des paramètres physiques fournit à chaque âge la moyenne et la distribution des vitesses de croissance de ces individus,

- le modèle de survie élimine à chaque âge les individus appartenant à la "queue inférieure" de cette distribution, c'est-à-dire ceux dont la vitesse de croissance est inférieure au seuil de survie.

Le principe de simulation le long d'une trajectoire est résumé sur la figure 3.7.

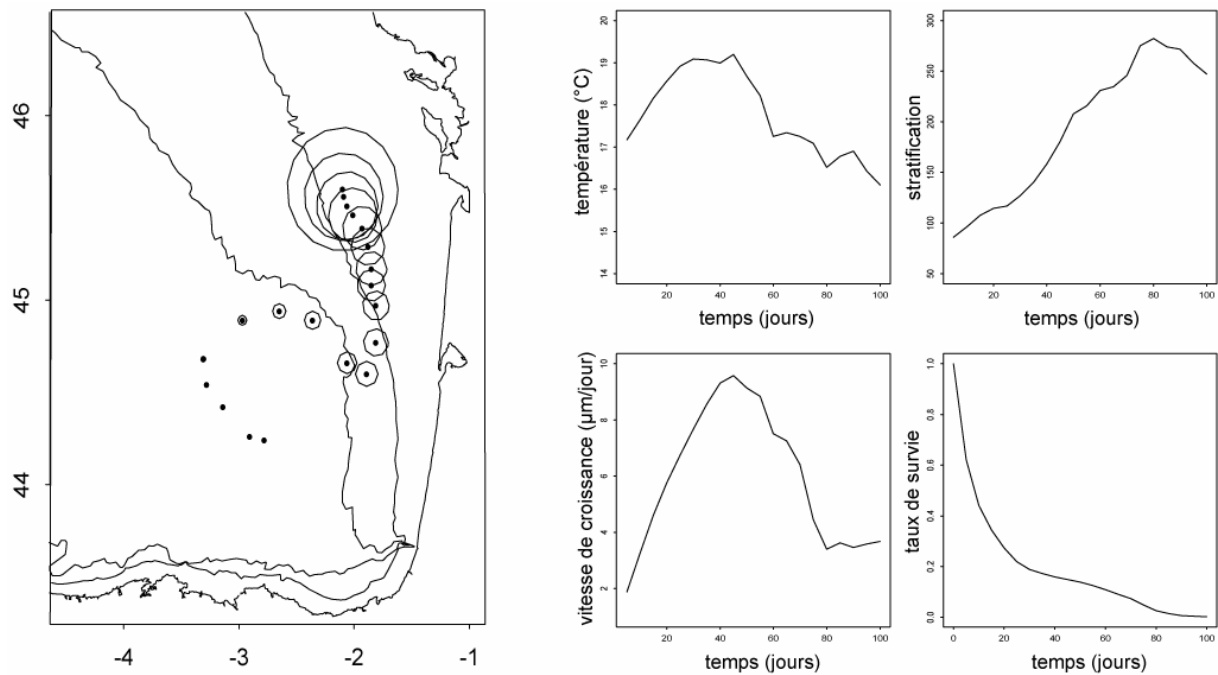


Figure 3.7 : Principe de la simulation de la croissance et de la survie le long d'une trajectoire. A gauche : trajectoire de la bouée virtuelle depuis son point de lâcher (points). A droite en haut : évolution des paramètres physiques estimés par le modèle hydrodynamique le long de la trajectoire. A droite en bas : évolution de la vitesse de croissance moyenne et du taux de survie cumulé le long de la trajectoire. Le rayon des cercles sur la figure de gauche est proportionnel au taux de survie cumulé le long de la trajectoire.

On relâche les bouées virtuelles dans le modèle hydrodynamique (201 bouées chaque semaine pendant 22 semaines). Leur trajectoire est suivie pendant 105 jours puis stoppée : 5 jours au stade œuf et sac vitellin + 100 jours de vie larvaire et juvénile (cf. 3.1.).

Le long de chaque trajectoire, les vitesses de croissance en fonction des conditions physiques sont estimées à l'aide du modèle de croissance (cf. 2.4.4.2.) et de la procédure predict.gam du logiciel S-Plus, par périodes de 5 jours. On en déduit alors les taux de mortalité par périodes de 5 jours à l'aide du modèle de survie (cf. 2.5.3.). Les taux de survie au sein de chaque micro-cohorte correspondent aux probabilités de survie du modèle individuel. Le taux de survie global sur les 100 jours de vie correspond au produit de l'ensemble des taux de survie par périodes de 5 jours (20 en tout).

Pour toute micro-cohorte m

Pour tout âge k en jours des individus de la micro-cohorte n ($5 < k \leq 100$) :

$$\begin{aligned} \text{Taux de survie (m) à 100 jours} &= \prod_{k=5}^{100} \text{Taux de survie (m,k) entre k-5 et k} \\ &= \prod_{k=5}^{100} P(\text{vitesse de croissance (m,k)} > \text{seuil de survie (k)}) \end{aligned}$$

La figure 3.8 montre le fonctionnement des modèles et le résultat des simulations pour un lâcher de bouées virtuelles (deuxième semaine de juin 1999). On observe une relation de type sigmoïde, variable en fonction de l'âge et de la trajectoire, entre les vitesses de croissance moyennes et les taux de survie par trajectoire.

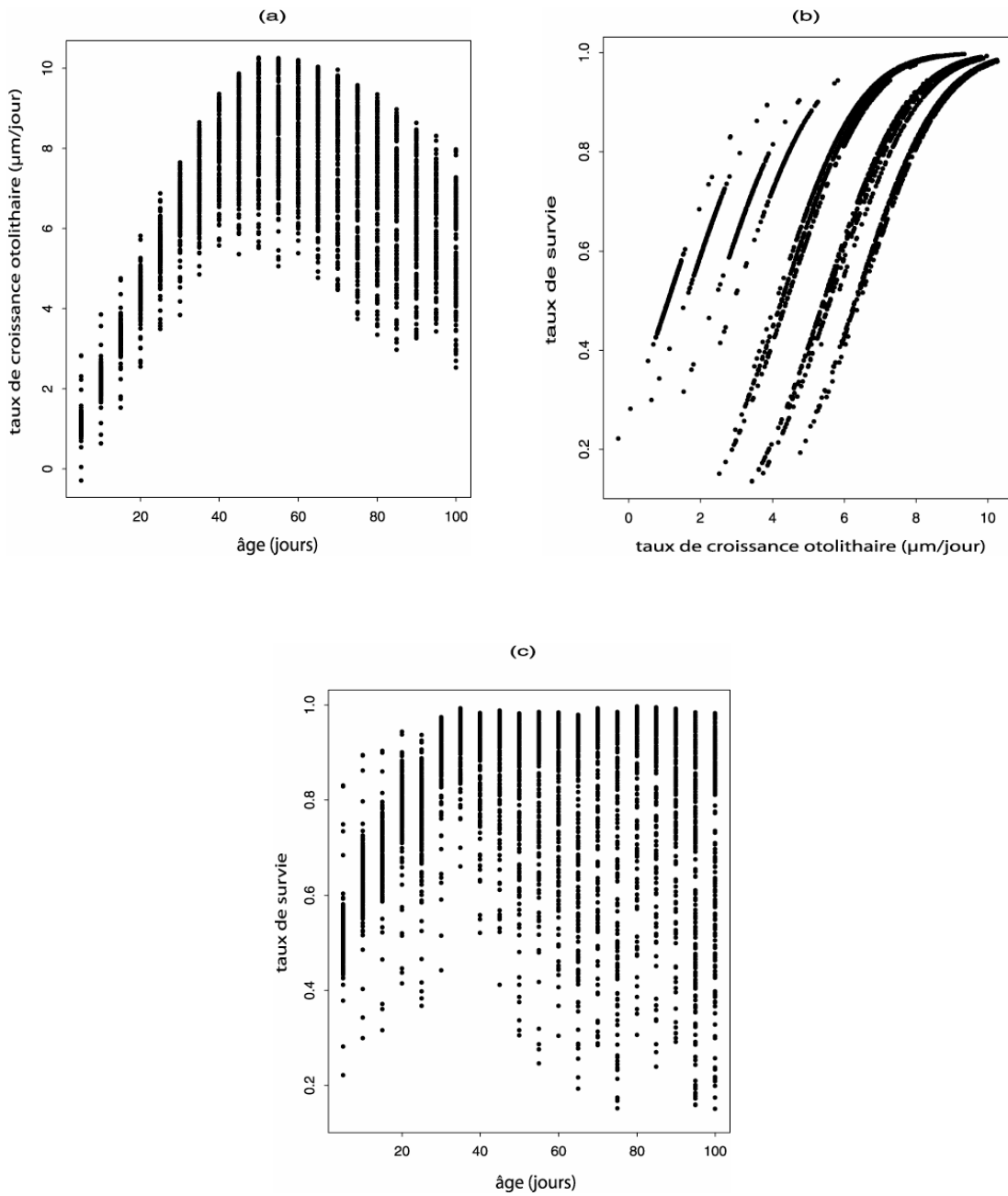


Fig 3.8: Simulation de croissance et de survie le long des trajectoires de bouées virtuelles (201 bouées lâchées la deuxième semaine de juin 1999). (a) vitesses de croissance moyennes par trajectoire en fonction de l'âge et de l'environnement physique. (b) taux de survie en fonction des vitesses de croissance moyennes. (c) taux de survie par trajectoire en fonction de l'âge.

3.3. Intégration dans l'espace et le temps et calcul d'un indice de recrutement

En fin de simulation, on dispose des estimations des taux de survie à 100 jours, au terme de leur trajectoire, de l'ensemble des micro-cohortes (ou super-individus) représentatives de la population annuelle de larves et juvéniles. Cependant, toutes ces micro-cohortes ne sont pas équivalentes. Une trajectoire lancée au moment du pic de ponte (en juin) représente beaucoup plus d'individus qu'une trajectoire lancée en avril ou en août.

Le modèle de ponte fournit pour chaque trajectoire un indice proportionnel au nombre relatif d'œufs présents au point et à la date d'origine de la trajectoire. Cet indice correspond donc au nombre relatif d'individus associé à cette trajectoire, c'est-à-dire au nombre initial d'individus dans la micro-cohorte. Selon ce modèle, une trajectoire lancée dans la zone Gironde en juin représente 100 fois plus d'individus qu'une trajectoire lancée en août en Bretagne sud. On définit alors l'indice de survie d'une micro-cohorte comme le produit de l'indice spatio-temporel de ponte au point et à la date d'origine de sa trajectoire par le taux de survie à 100 jours au terme de sa trajectoire :

Pour toute micro-cohorte m ,

pour chaque point p des 201 points de la grille,

pour chaque semaine s des 22 semaines de la saison de ponte (avril à août) :

$$i_{survie}(m) = \text{Taux de survie}(m) \text{ à } 100 \text{ jours} \times \text{Indice de ponte}(p(m),s(m))$$

La figure 3.9 est une représentation de l'ensemble des indices de survie au terme des trajectoires (100 jours) simulées pour l'année 1999.

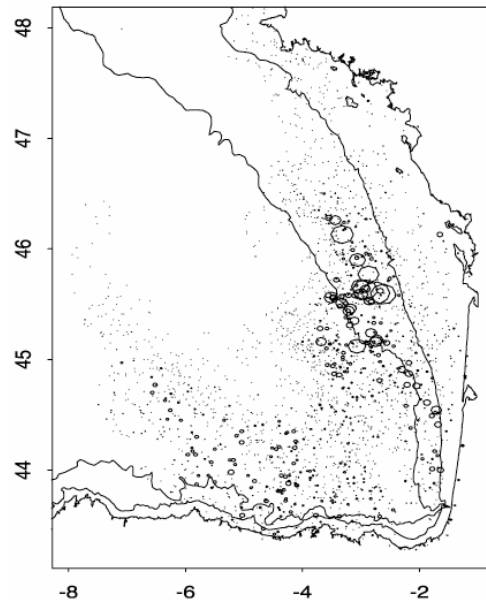


Figure 3.9 : indices de survie au terme des trajectoires (100 jours) simulées pour l'année 1999. Le rayon des cercles est proportionnel à l'indice de survie.

Un indice de survie annuel correspond alors à la somme des indices de survie de l'ensemble des micro-cohortes de l'année considérée. Pour donner à cet indice la dimension d'un taux de survie global, on divise cette somme par la somme totale des indices spatio-temporels de ponte.

Pour chaque année n ,

$$I_{survie}(n) = \frac{\sum_{m=1}^{4422} i_{survie}(m)}{\sum_{m=1}^{4422} I_{ponte}(p(m),s(m))} = \text{Taux de survie annuel des larves et juvéniles}$$

avec m : numéro de la micro-cohorte et de la trajectoire associée ($1 < m \leq 4422$)

$p(m)$: point de départ de la trajectoire ($1 < p(m) \leq 201$)

$s(m)$: semaine de lâcher de la trajectoire ($1 < s(m) \leq 22$)

De quelle manière peut-on convertir ce taux de survie annuel en indice de prévision du nombre d'individus recrutés ? Le recrutement annuel est le résultat du processus de mortalité intervenant depuis le stade œuf jusqu'au stade adulte. On définit le recrutement de l'année n

comme l'abondance d'adultes d'âge 1 au 1^{er} janvier de l'année n+1. Celui-ci est égal au produit du nombre d'œufs pondus l'année n par le taux de survie global de l'œuf à l'adulte. Ce taux de survie correspond lui-même au produit des taux de mortalité intervenant aux stades successifs (œuf, larve, juvénile, post-juvénile).

$$\begin{aligned}
 \text{Recrutement } (n+1) &= \text{Nombre d'œufs}(n) \cdot \text{Taux de survie}_{\text{œufs-adultes}}(n) \\
 (\text{abondance âge 1}) & \\
 &= \text{Nombre d'œufs}(n) \cdot Ts_{\text{œufs}}(n) \cdot Ts_{\text{larves}}(n) \cdot Ts_{\text{juvéniles}}(n) \cdot Ts_{\text{post-juvéniles}}(n) \\
 &= \text{Nombre d'œufs}(n) \cdot Ts_{\text{œufs}}(n) \cdot I_{\text{survie}}(n) \cdot Ts_{\text{post-juvéniles}}(n)
 \end{aligned}$$

On considère *a priori* (cf. 2.1.1.) que les stades larvaire et juvénile constituent la période critique de survie, c'est-à-dire que le taux de survie à ces stades détermine le niveau du recrutement. Ceci revient à considérer que la variabilité du taux de survie annuel des larves et juvéniles représente l'essentiel de la variabilité du recrutement, c'est-à-dire que les autres facteurs de variabilité (nombre d'œufs, taux de survie aux autres stades) sont pratiquement négligeables. La formulation la plus simple consiste alors à assimiler ces autres facteurs à des constantes annuelles, et le recrutement proportionnel au taux de survie des larves et juvéniles.

$$\begin{aligned}
 \text{Recrutement } (n+1) &\approx k \cdot I_{\text{survie}}(n) \\
 (\text{abondance âge 1}) &
 \end{aligned}$$

Cette hypothèse est classique de la plupart des modèles de recrutement. Si elle est valide, la précision de la valeur des autres facteurs n'améliorera pas de manière sensible le niveau de la prévision. Le taux de survie des post-juvéniles peut aisément être considéré comme peu variable : l'essentiel du processus de mortalité a déjà eu lieu. Il pourrait sembler judicieux de calculer le nombre d'œufs produits à partir du nombre d'adultes l'année n. Cette relation n'est cependant pas triviale (fraction d'adultes en ponte, paramètres de fécondité, etc.) et nécessite un modèle de ponte plus élaboré. En outre, l'absence de relation visible entre stock et recrutement (CIEM, 2003) souligne bien la faible influence du volume des pontes sur le niveau de succès du recrutement. Ces questions seront examinées dans le détail dans la partie 4.3.

L'indice de survie annuel (ou taux de survie moyen annuel des larves et juvéniles) constitue donc un indice de recrutement, dont la qualité pour des fins de prévision peut être testée sur une série d'années simulées. La valeur du coefficient k de conversion en nombre d'individus peut être estimée au moyen d'une régression linéaire simple.

3.4. Validation de l'indice de recrutement

Les simulations de transport, croissance et survie et le calcul de ce nouvel indice de recrutement ont été effectués dans un premier temps pour les trois années 1997, 1998 et 1999, années pour lesquelles les données de forçage de Météo France (modèle ARPEGE) étaient disponibles.

Les valeurs de l'indice sont dans l'ordre de grandeur (10^{-3}) du taux de survie estimé pendant les stades larvaire et juvénile par Peterman *et al.* (1988) pour *Engraulis mordax*. Les variations de l'indice de recrutement ont alors été comparées (Fig. 3.10) à celle des estimations fournies par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM).

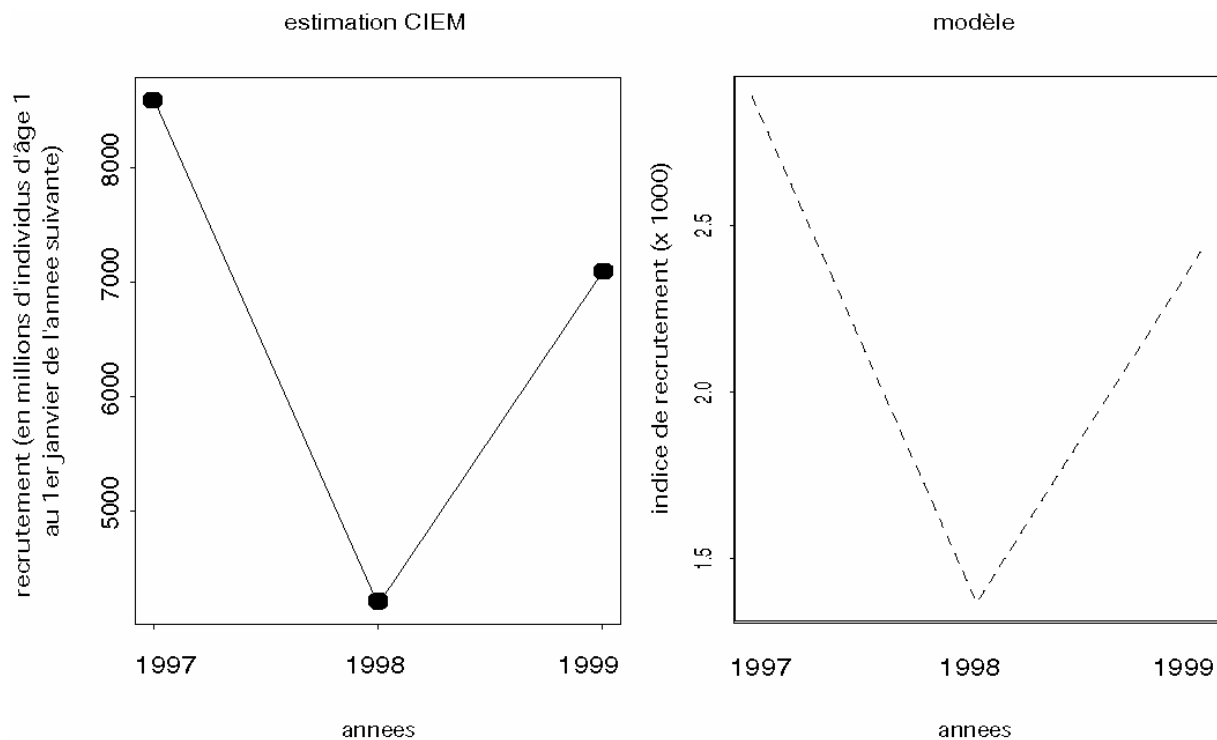


Figure 3.10 : estimation du recrutement par le groupe de travail du CIEM en 2003 (à gauche) et indice de recrutement issu du modèle biophysique (à droite) pour les années 1997 à 1999.

Ces estimations du recrutement de l'anchois (stock du golfe de Gascogne) sont effectuées chaque année depuis 1986 par un groupe de travail du CIEM, à partir des statistiques de pêche et de campagnes acoustiques et de recensement des œufs (Daily Egg Production Method, cf. 3.1.1.). L'évolution du recrutement estimé par le CIEM est en grande partie ($R^2 > 83\%$ en considérant l'estimation 2002, $R^2 > 93\%$ en considérant l'estimation 2004) prédite par le nouvel indice (Fig. 3.11)..

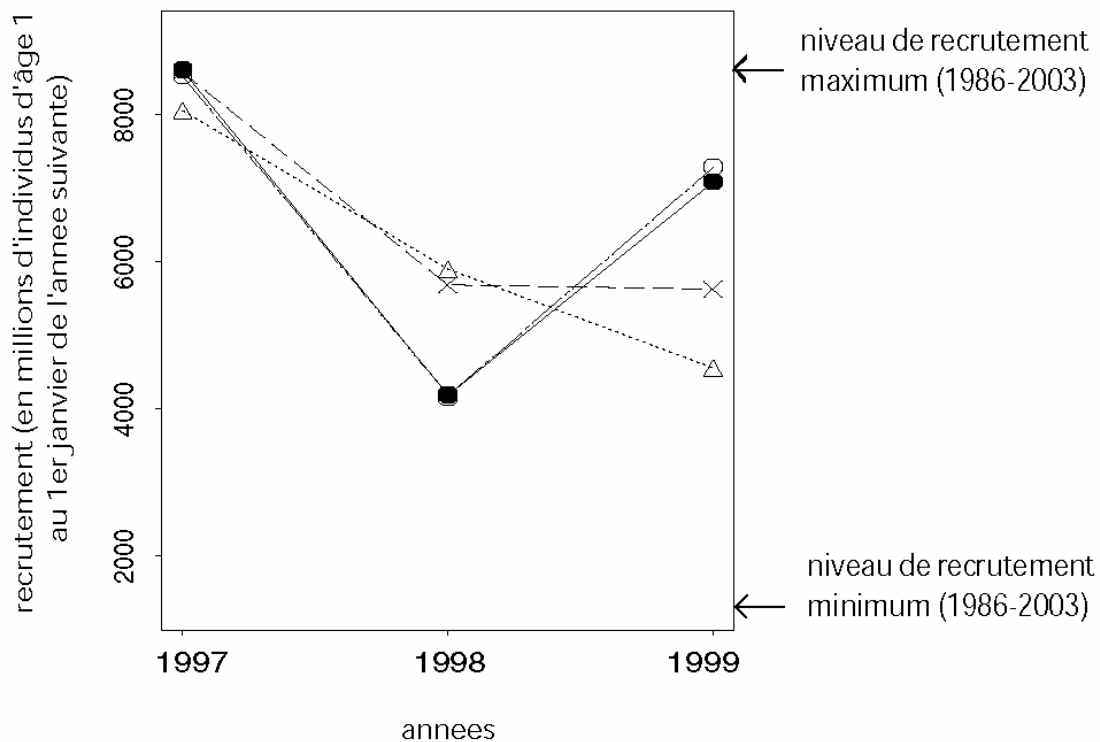


Figure 3.11 : estimation du recrutement (● CIEM 2003) et indices de recrutement issus des différents modèles (Δ modèle de corrélation (cf.1), ○ modèle biophysique (cf.2-3), × modèle biophysique "bis" (version non calibrée du modèle hydrodynamique))

Il est souhaitable de valider l'indice de recrutement sur une plus longue série d'années. Ceci n'a pas été possible, pour des raisons techniques. En effet, les données de forçage disponibles (modèle ARPEGE de Météo-France) couvrant les six années 1996 à 2001 ont été disponibles seulement dans un second temps. Entre-temps, en 2003, le code du modèle hydrodynamique 3D a été entièrement réécrit, certaines formulations et paramétrisations ont été modifiées, et la calibration est toujours en cours.

A titre de test, les simulations de transport, croissance et recrutement ont tout de même été effectuées pour l'ensemble des six années 1996-2001 avec cette toute nouvelle version, non validée, du modèle hydrodynamique. Le schéma de transport dans le golfe de Gascogne se trouve modifié et donne une distribution peu réaliste des juvéniles, décalée vers le nord par rapport à la distribution connue (cf. partie 3.1.2.). Les trajectoires lancées d'un même point à une même date dans les deux modèles prennent des directions différentes, rencontrent des conditions physiques différentes, ce qui entraîne des taux de survie différents. D'où des indices de recrutement différents (cf. Fig. 3.11), sur la période 1997-1999, de ceux obtenus avec la version calibrée du modèle hydrodynamique. La précédente version du modèle hydrodynamique n'est plus utilisable, le code n'ayant pas été conservé intégralement. Dans l'attente d'une calibration du nouveau modèle hydrodynamique, pour laquelle un programme de suivi de bouées (réelles) dérivantes a été mis en place, on doit donc se contenter d'une validation de l'indice de recrutement sur la seule période 1997-1999.

La comparaison des résultats de cet indice avec l'indice calculé à l'aide du modèle de corrélation (cf. partie 1) n'est donc pas envisageable pour le moment sur une longue série d'années. L'utilisation opérationnelle de l'indice de recrutement à des fins de prévision du stock est dépendante d'un modèle hydrodynamique calibré de manière à reproduire à nouveau de manière réaliste la circulation lagrangienne dans le golfe de Gascogne. Une fois ce nouveau modèle calibré, et sous réserve de disposer des données de forçage (Météo-France) à temps, le calcul de l'indice de recrutement à des fins de prévision de l'état du stock pour l'année $n+1$ sont envisagés pour la fin 2004 (prévision du stock 2005).

Cette expérience montre la forte sensibilité de l'indice de recrutement à la paramétrisation et à la calibration du modèle hydrodynamique 3D, qui jouent fortement sur les simulations du transport. Pour passer à une utilisation réellement opérationnelle, des études complémentaires sont nécessaires pour valider le modèle de transport, mais aussi les modèles de croissance et de survie, par l'échantillonnage d'individus supplémentaires permettant d'explorer une plus large gamme de la variabilité des interactions physique-biologie. Des études de sensibilité de l'indice et le calcul d'intervalles de confiance pour la prévision pourraient alors être envisagés. La sensibilité de l'indice de recrutement aux caractéristiques du modèle de ponte a été étudiée dans la partie 4.

Conclusion

L'utilisation du modèle biophysique de croissance-survie à des fins de prévision du recrutement a nécessité la mise au point d'un modèle de ponte, basé sur les résultats de campagnes à la mer. A partir de la distribution des œufs, le modèle de transport fournit en sortie après trois mois de dérive une distribution des juvéniles cohérente avec les données issues de la pêche. On a utilisé les modèles de croissance et de survie en mode simulation le long de trajectoires de bouées virtuelles dérivant dans le modèle hydrodynamique pendant l'ensemble de la saison, puis réalisé l'intégration des taux de survie. L'indice de recrutement calculé correspond à la somme des taux de survie des micro-cohortes, pondérés par des coefficients relatifs à la ponte. Cet indice de recrutement (taux de survie moyen annuel des larves et juvéniles) reproduit bien les variations du recrutement observé sur les trois années de simulation disponibles. Son utilisation à des fins de prévision du stock l'année $n+1$ est réalisable. L'utilisation opérationnelle de cet indice nécessite des études complémentaires de validation et de sensibilité permettant le calcul d'intervalles de confiance pour la prévision.

Une autre manière d'analyser le fonctionnement du modèle biophysique consiste à étudier les simulations réalisées à l'aide de ce modèle. Pour chaque année, l'indice de recrutement est le résultat intégré de plus de 88 000 simulations d'interactions biophysiques le long des trajectoires (4422 trajectoires x 20 périodes de 5 jours). Quelles dynamiques sont à l'œuvre le long des trajectoires et à quoi sont dues les différences entre les années ? Le fonctionnement du modèle est-il cohérent avec nos connaissances sur le système réel ? Que peuvent nous apprendre ces simulations sur les stratégies de reproduction et la dynamique de l'interaction stock-environnement ?

4. Les dynamiques du recrutement : espace, temps, population, environnement. Etude des simulations et des propriétés de l'interaction stock-environnement

Au-delà du calcul d'un indice intégré de recrutement, les simulations effectuées dans la partie 3 à partir des modèles physiques et biologiques présentés dans la partie 2 constituent une base de données explicites dans l'espace et dans le temps, utilisable pour étudier les dynamiques du recrutement. Dans l'ensemble de la démarche de modélisation et de simulation, on a tenté de donner une traduction du réel à la fois simplifiée (principe même de la démarche) et la plus fidèle possible (utilisation des observations disponibles). L'ensemble constitué par les règles et les résultats du modèle hydrodynamique 3D (forcé par un modèle et des observations météorologiques) et des modèles de ponte, transport, croissance et survie peut être considéré comme un simulateur dont l'indice de recrutement constitue une propriété émergente majeure. On se propose à présent d'étudier les autres propriétés de ce Simulateur d'Interactions Biophysiques et de la Dynamique du Recrutement de l'Anchois (SIBDYRA).

Les simulations effectuées pour trois années, sous une variété de conditions de forçage environnemental, représentent une source importante d'informations sur la dynamique du recrutement. Les variations observées et prévues du recrutement sur la période 1997-1999 sont liées au succès (ou à l'insuccès) de groupes d'individus, qui ont bénéficié de conditions environnementales favorables ou non au cours de leur vie larvaire et juvénile. Quelles sont les micro-cohortes qui ont survécu ? Quelle est leur origine et leur histoire ? La localisation des fenêtres de survie dans l'espace et dans le temps (4.1.) permet de donner une nouvelle vision de la dynamique du recrutement, où le transport et l'habitat semblent jouer des rôles majeurs. Cette vision renvoie aux questions du lien entre les mécanismes physiques en jeu aux différentes échelles et de leur influence sur le processus de recrutement (4.2.).

Le simulateur peut aussi être considéré comme un laboratoire virtuel pour étudier les propriétés du système d'interaction poisson-environnement (4.3). Celui-ci peut être appréhendé sous l'angle de la stratégie adaptative, la population visant à maximiser le succès de la reproduction sous certaines contraintes imposées par un environnement fluctuant. Dans

cette optique, on a cherché à évaluer la qualité et la pertinence des différents habitats de ponte réels ou potentiels (4.3.1.). Ceci renvoie à la question de l'influence du nombre d'œufs et aux relations entre stock et recrutement (4.3.2.). La dynamique particulière de ce stock à deux classes d'âge nous amène enfin à réexaminer la stratégie de ponte et son influence à court et à moyen terme sur le recrutement (4.3.3.).

4.1. Recrutement, espace et temps : localisation des fenêtres de survie

4.1.1. Détermination de l'origine des micro-cohortes de survivants

4.1.1.1. Origine spatiale des survivants

Une première approche de la variabilité spatio-temporelle du processus de recrutement consiste à examiner l'importance de la survie en fonction de l'origine des trajectoires, c'est-à-dire le succès des micro-cohortes issues des différents lieux de ponte. Sur la figure 4.1. on a représenté, pour chaque point de ponte, la somme sur toute la saison des indices de survie des micro-cohortes originaires depuis ce point.

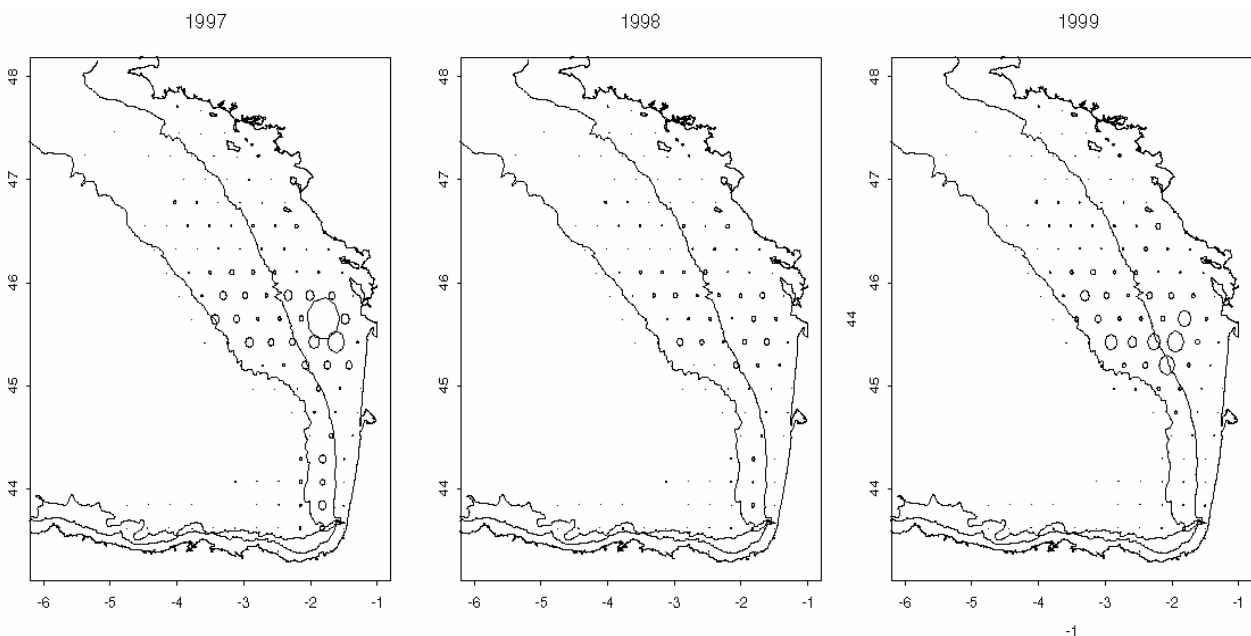


Figure 4.1. : Survie en fonction du lieu de ponte pour les années 1997 à 1999. En chaque point, le rayon des cercles est proportionnel à la somme des indices de survie des micro-cohortes originaires de ce point.

Ces cartes montrent que les micro-cohortes contribuant le plus au recrutement correspondent aux frayères importantes telles qu'elles ont été définies dans le modèle de ponte (cf. 3.1.). On retrouve logiquement les zones d'où ont été relâchées les plus fortes densités d'œufs (Gironde, Capbreton, Landes, Rochebonne). Sur l'ensemble des trois années, les plus forts indices de survie se concentrent plutôt autour du pôle de ponte de Gironde (au Nord) que de celui de Capbreton (au Sud).

Les variations interannuelles du recrutement se déclinent différemment selon les zones de ponte. Ainsi 1997 (recrutement fort) est marqué par de forts taux de succès pour les deux pôles de ponte Gironde et Capbreton, 1998 (recrutement faible) par de faibles succès pour ces deux frayères et 1999 (recrutement moyen) par un fort succès pour la frayère de Gironde-Landes et un faible succès pour la frayère de Capbreton.

La qualité des différentes zones de ponte sera discutée dans la partie 4.3. Pour le moment, attachons-nous à décrire la variabilité spatio-temporelle du recrutement dans ses grandes lignes pour préciser progressivement les fenêtres de survie des micro-cohortes.

4.1.1.2. Origine temporelle : les ogives annuelles de survie

La dynamique du recrutement dans le temps peut être approchée en calculant la somme des indices de survie par semaine de ponte, c'est-à-dire pour chaque lâcher de trajectoires. La figure 4.2. représente l'évolution de cette grandeur au cours de la saison de ponte pour les années 1997 à 1999. On peut ainsi localiser les « fenêtres temporelles » où la survie a été importante, qui correspondent aux pontes qui ont contribué de façon majeure au recrutement de l'année considérée.

On remarque un décalage entre le pic de ponte global (constant d'une année sur l'autre) et les pics de survie annuels. L'année 1998 est caractérisée par un pic de survie précoce et relativement faible, l'année 1997 par un pic tardif et élevé, l'année 1999 présentant une situation intermédiaire.

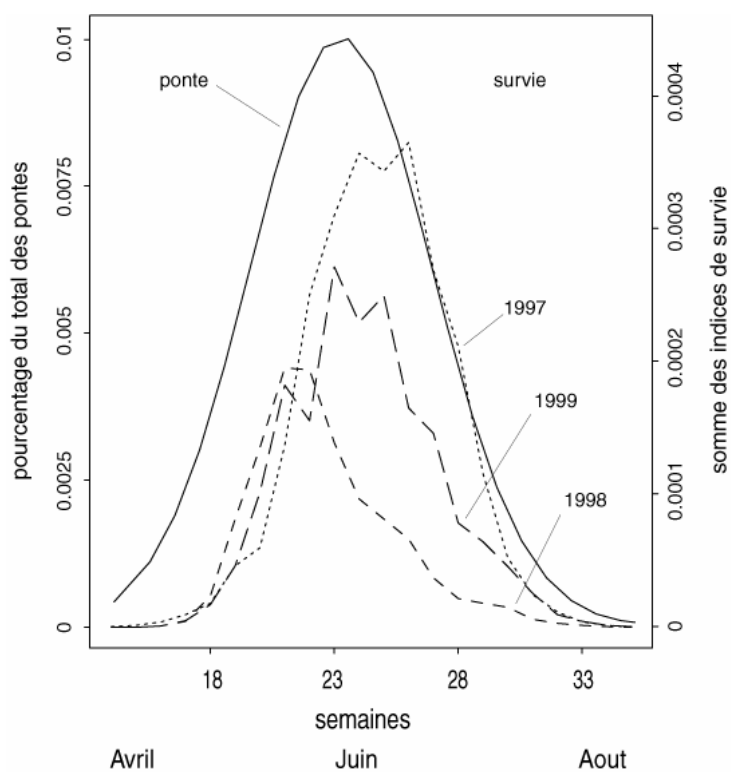


Figure 4.2. Ogive moyenne de ponte (gauche) et ogives annuelles de survie (droite)

L'essentiel de la variabilité du recrutement entre ces trois années est donc à rechercher dans les histoires des micro-cohortes nées au cours des semaines 10 à 18, c'est-à-dire pendant les mois de juin et juillet.

4.1.2. Evolution de la survie le long des trajectoires

L'indice de survie d'une micro-cohorte correspond par définition (cf. 3.3.) au taux de survie à 100 jours, c'est-à-dire au produit des taux de survie successifs le long de la trajectoire suivie par cette micro-cohorte, aux âges inférieurs à 100 jours. De manière analogue, on peut calculer les indices de survie aux âges inférieurs à 15, 45 ou 75 jours, pour étudier la dynamique de mortalité le long des trajectoires.

La cartographie des indices de survie aux différents âges permet d'analyser la dynamique spatiale du recrutement le long des trajectoires. A l'âge de 40 jours (figure 4.3), les points de forte survie sont répartis de manière différente en 1997 (concentrés sur le plateau au nord de la latitude 45 °N), 1998 (très concentrés sur le plateau entre 44 et 45 °N) et 1999 (répartis en deux pôles).

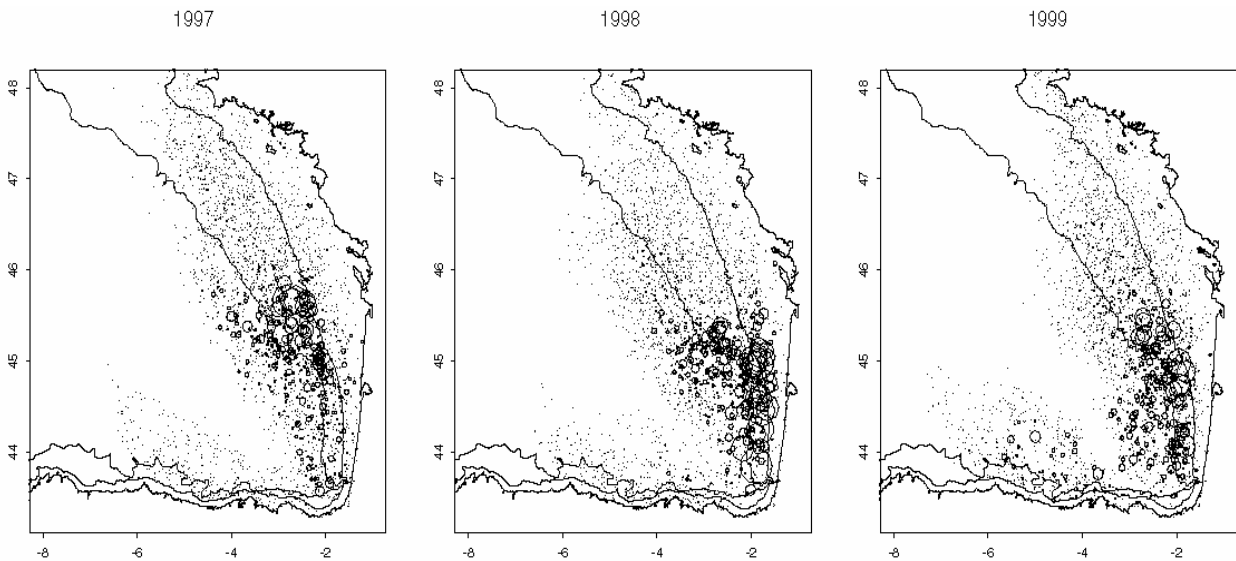


Figure 4.3 : Indices de survie à 40 jours de l'ensemble des micro-cohortes nées pendant la saison (avril à août), pour les années 1997 à 1999. Le rayon de chaque cercle est proportionnel à l'indice de survie de la micro-cohorte arrivée en ce point.

A l'âge de 100 jours, la cartographie des indices de survie (figure 4.4) montre que, sur l'ensemble des trois années, les points de forte survie sont situés en majorité au niveau des accores et de la partie externe du plateau continental, entre les latitudes 45 et 46°N. A l'inverse, les points situés au large des accores sont marqués en général par de plus faibles indices de survies. Sur ces simulations, la faiblesse du recrutement en 1998 semble être liée à un transport important vers le large des accores.

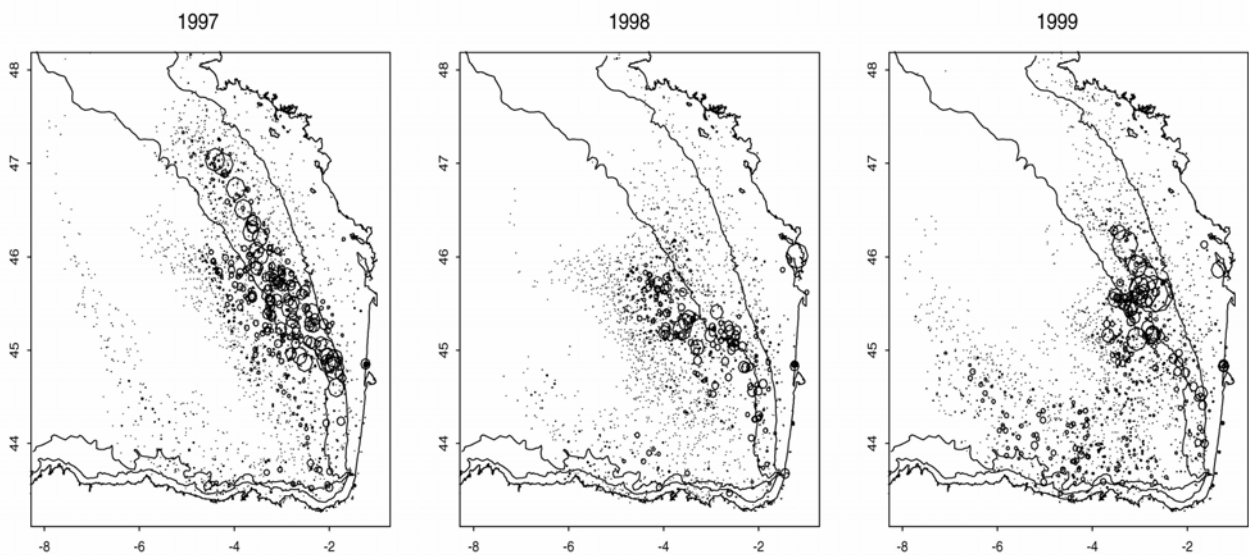


Figure 4.4: Indices de survie à 100 jours (indices de recrutement) de l'ensemble des micro-cohortes nées pendant la saison (avril à août). Le rayon de chaque cercle est proportionnel à l'indice de survie de la micro-cohorte arrivée en ce point.

4.1.3. Influence du transport sur la survie

Pour tester l'hypothèse selon laquelle le transport au large des accores serait défavorable à la survie, on a considéré l'ensemble des trajectoires (années 1997 à 1999) provenant des principales zones de ponte (Gironde, Landes, Capbreton, cf. 3.1) en fonction de la valeur des indices de survie à 100 jours (recrutement). On a réparti celles-ci, d'après la distribution des indices de survie (Fig. 4.5) en trois classes distinctes (*classe a* : $indice > 0.001$, *classe b* : $0.0005 < indice < 0.001$, *classe c* : $indice < 0.0005$).

La figure 4.5 montre que les trajectoires de la classe (a) finissent toutes dans les eaux au-dessus du plateau. A l'inverse, les trajectoires de la classe (c) terminent toutes leur course au-delà des accores.

Les principales zones de ponte se situent dans les régions côtières et la dérive s'effectue plutôt dans le sens côte-large (cf. 3.1.). On peut donc penser que les trajectoires caractérisées par une forte survie sont celles qui demeurent « sur le plateau ». Pour le vérifier, on a calculé pour chaque trajectoire le nombre de jours de dérive dans les eaux au-dessus du plateau continental et des accores (bathymétrie > 1000m). Comme le montre la figure 4.6, il existe, d'après les simulations effectuées, une relation nette entre la survie à 100 jours et le temps de résidence sur le plateau. Le modèle biophysique réalise une extrapolation à partir des écarts de croissance constatés sur les individus d'ajustement, entre les juvéniles prélevés sur le plateau français et ceux prélevés au large de l'accore espagnol (cf. 2.2).

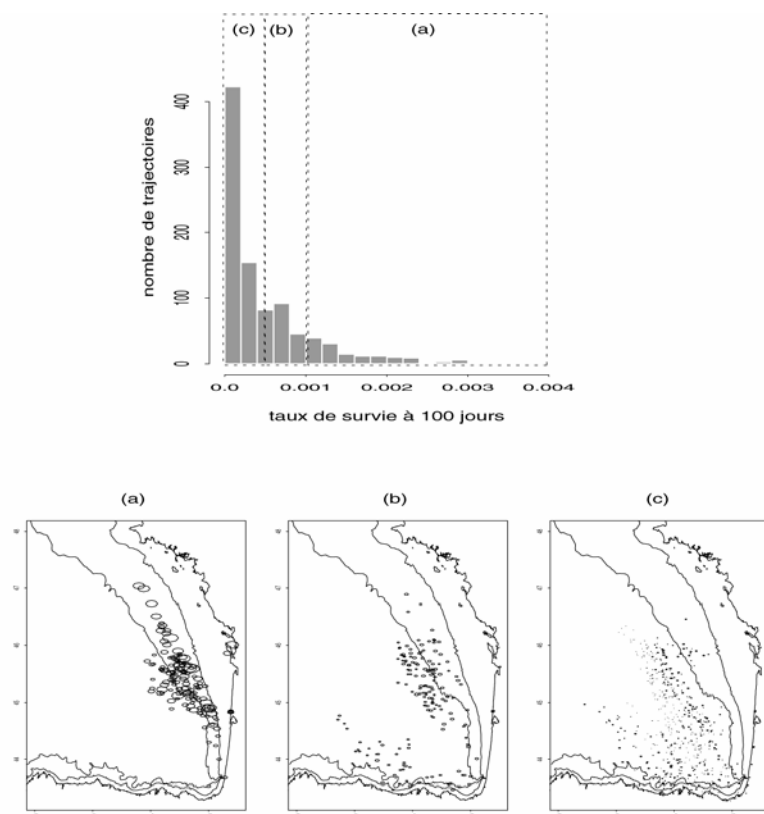


Fig. 4.5 : Haut : distribution des indices de survie à 100 jours des micro-cohortes provenant des principales zones de ponte (Gironde, Landes, Capbreton) et partition en 3 classes. Bas : indices de survie aux points d'arrivée des trajectoires des trois classes définies. Le rayon de chaque cercle est proportionnel à l'indice de survie en ce point.

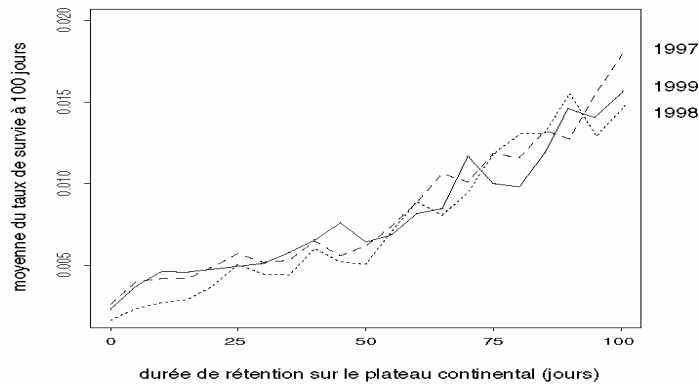


Figure 4.6 : Indice de survie en fonction du nombre de jours de dérive dans les eaux au-dessus du plateau continental et des accores (bathymétrie < 1000m).

La variabilité de l'indice de survie entre les semaines de ponte (cf. 4.1.2) peut-elle être reliée à la variabilité du transport des micro-cohortes à partir des frayères principales ? La figure 4.7 montre la variabilité du transport et de l'indice de survie en fin de trajectoire, à partir de deux points des frayères de Gironde et Capbreton par semaine pendant la période de ponte principale (mai à juillet, cf. 4.1.1).

En 1997, on observe une forte rétention sur le plateau et des fortes survies (micro-cohortes de Gironde) ou une dérive le long des accores et de bonnes survies (micro-cohortes de Capbreton).

En 1998, on observe une advection massive vers le large entre 44 et 45°N des micro-cohortes provenant des deux zones et nées après la fin-mai, associés à de faibles survies.

En 1999, on observe un transport vers le sud puis une dérive variables le long des accores (Gironde) et des survies modérées, ou une advection au large de l'accore espagnol (Capbreton).

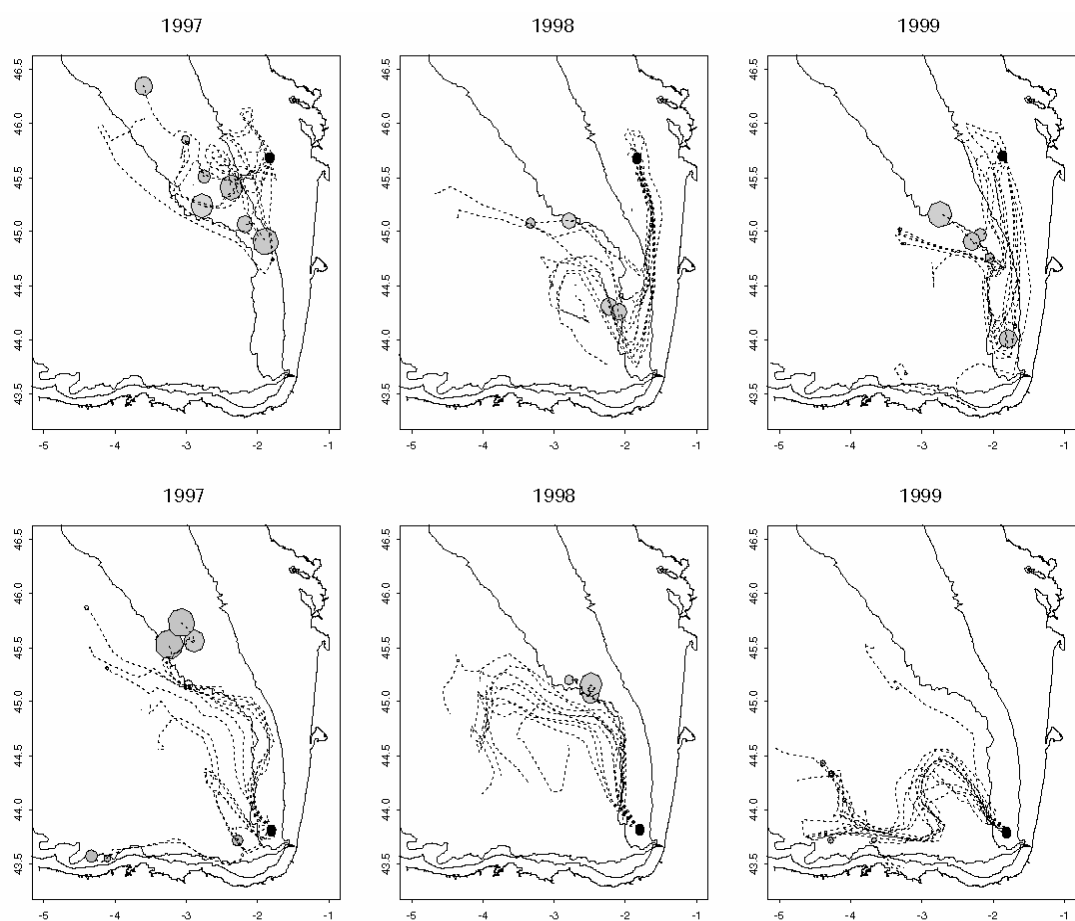


Figure 4.7. Transport et survie des micro-cohortes originaires de zones de pont de Gironde (haut) et Capbreton (bas). Les lignes courbes en pointillés relient les positions moyennes des micro-cohortes par périodes successives de 5 jours. Le rayon des cercles est proportionnel à l'indice de survie estimé en fin de trajectoire (100 jours).

Les liens entre transport, rétention sur le plateau et survie sont directement observables sur ces simulations. Quelles sont alors les grandes tendances du transport au cours de ces trois saisons, qui pourraient expliquer les différences de niveau de recrutement ? Pour répondre à cette question, on a étudié le transport à partir des différentes frayères de façon plus systématique. La figure 4.8. montre la variabilité du transport à partir des frayères principales pour les années 1997 à 1999.

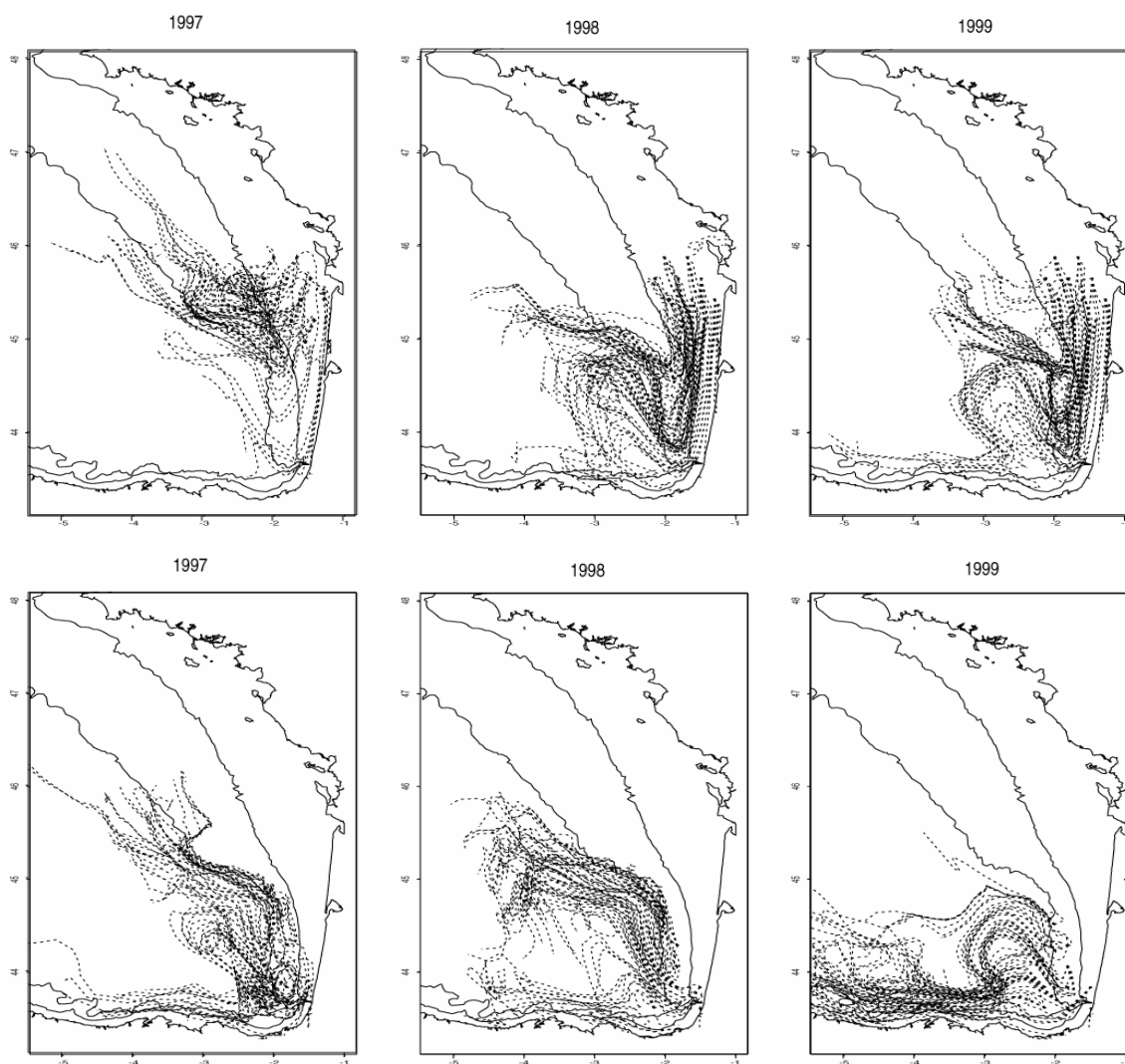


Figure 4.8 : Transport à partir des principales frayères (zone Gironde en haut, zone Capbreton en bas) sur l'ensemble de la saison de ponte. Les lignes courbes en pointillés relient les positions moyennes des micro-cohortes par périodes successives de 5 jours.

Cette analyse nous permet de dégager quelques caractères majeurs du transport dans la région étudiée, influents sur le niveau de recrutement selon le modèle biophysique. Le transport des micro-cohortes à partir des zones de ponte peut être schématisé par une "boucle" ou un "virage" centré sur la région du Fer à Cheval (figure 4.9).

Les pontes situées dans l'intérieur du "virage" (plateau face à de la Gironde, plateau et accores au nord de la latitude 45°N) sont transportées sur de faibles distances, celles situées dans l'extérieur du "virage" (bande côtière de la Gironde à Arcachon, plateau au sud de 45°N) sont transportées sur de plus longues distances.

La configuration « virage serré » ou "en U" semble représenter la situation la plus favorable : rétention sur le plateau au nord de 45°N (intérieur du virage) et dérive le long de l'accore français (extérieur du virage).

La configuration « virage large » ou "en V" correspondrait à la situation la moins favorable : advection vers le large entre les latitudes 44 et 45°N (ensemble du virage).

La configuration en « virage double » ou "en W" représenterait une situation moyennement favorable : dérive le long de l'accore français et rétention au nord de 45°N (intérieur du virage), advection vers le large entre les latitudes 44 et 45°N (milieu du virage), dérive le long de l'accore espagnol (extérieur du virage).

Le « virage serré » (U) est majoritaire pour les lâchers hebdomadaires de 1997, le « virage large » (V) est prépondérant en 1998 à partir de juin. Le « virage double » (W) est présent en 1998 mais dominant en 1999 où des survies non négligeables sont observées le long de l'accore espagnol (cf. 4.1.3.), correspondant à des micro-cohortes issues des frayères côtières de Gironde-Landes.

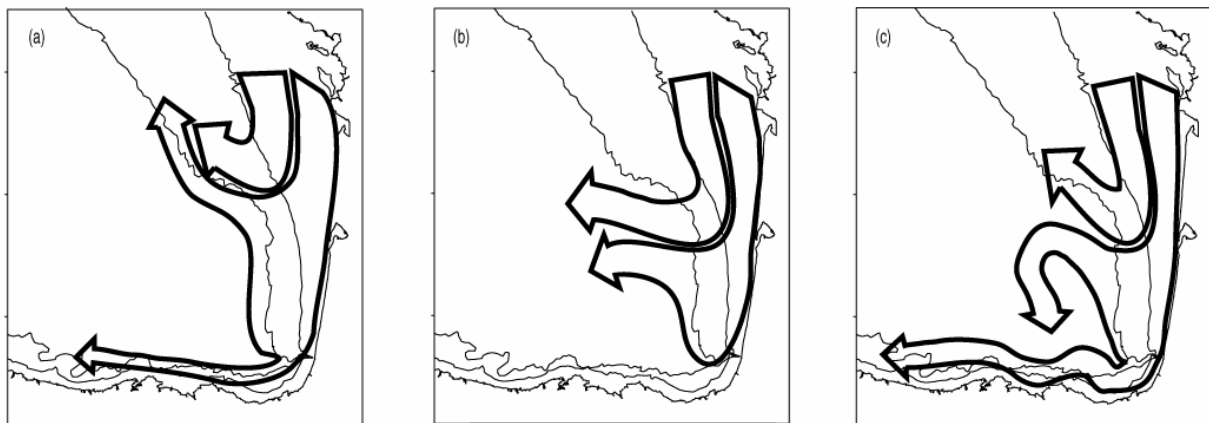


Figure 4.9 : Schéma de transport des micro-cohortes. (a) Configuration "virage serré" (ou U) : rétention importante aux accores (configuration dominante en 1997). (b) Configuration "virage large" (ou V) : advection majeure vers le large (configuration dominante en 1998). (c) configuration "virage double" (ou W) : rétention au nord, advection au centre, rétention côtière plus marginale au sud (configuration dominante en 1999).

Selon le simulateur, le niveau du recrutement semblerait donc lié à la proportion de micro-cohortes bénéficiant de processus de rétention le long des accores et de la partie externe du plateau continental. La bathymétrie ne constitue pourtant pas une variable du modèle de croissance-survie à partir duquel sont calculés les taux de recrutement. A quelle variation des paramètres physiques du modèle de croissance-survie sont liées ces chutes de croissance et mortalités des micro-cohortes dérivant vers le large ? Les variations du transport des micro-cohortes peuvent-elles être reliées à des processus physiques forçants ? Existe-t-il un lien entre la survie le long des trajectoires et des processus observés à plus grande échelle, de type upwelling et turbulence ?

4.2. Recrutement et environnement :

les interactions physique-biologie aux différentes échelles

4.2.1. Influence des paramètres physiques et de l'habitat sur la survie le long des trajectoires

Pour évaluer la sensibilité de la survie des micro-cohortes à l'évolution des paramètres physiques le long des trajectoires, on a représenté les valeurs du taux de survie aux différents âges dans les simulations en fonction des paramètres forçants du modèle de croissance : stratification et température (figure 4.10). On constate que la survie est plus liée à la température aux jeunes âges (influence positive) puis relativement plus à la stratification au stade juvénile (influence négative).

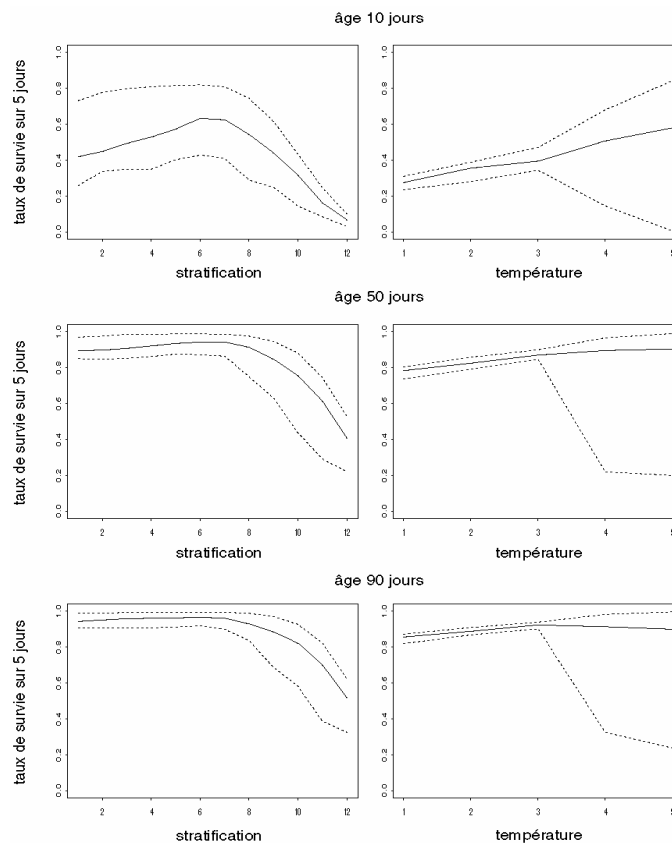


Figure 4.10 : Illustration du fonctionnement du modèle biophysique de croissance-survie aux différents âges (10 jours, 50 jours, 90 jours). Pour chaque âge, on a représenté la gamme de variabilité (moyenne en trait continu, minima et maxima en pointillés) du taux de survie sur 5 jours (en ordonnées) le long des trajectoires (année 1999) en fonction de classes de valeurs des paramètres physiques forçants. Classes de l'indice de stratification : 0-50, 50-100, 100-150, 150-200, 200-250, 250-300. Classes de température (°C) : <10, 10-14, 14-18, 18-22, >22.

Les paramètres physiques forçants ont-ils des caractéristiques différentes sur le plateau et au large des accores ? La figure 4.11 montre que les eaux du large (bathymétrie > 1000 m) sont nettement plus stratifiées que les eaux situées au-dessus du plateau et des accores (bathymétrie < 1000 m), les différences en température étant moins marquées. La stratification dans le modèle biophysique peut donc être considéré comme un indicateur d'habitat, différenciant en particulier les eaux stratifiées du large des eaux plus mélangées du plateau.

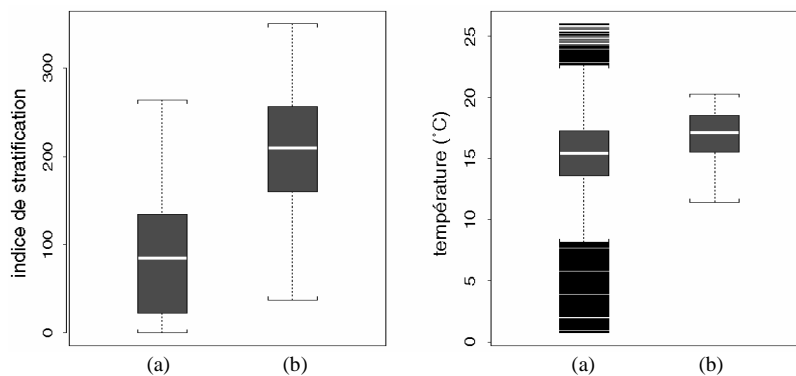


Figure 4.11 : Variabilité des paramètres physiques forçants selon deux classes de bathymétrie: (a) plateau et accores (bathymétrie < 1000 m), (b) large (bathymétrie > 1000 m)

Le fonctionnement du simulateur biophysique pourrait donc être décrit de la manière suivante : au début des trajectoires, la survie dépend des variations de température, qui constitue un facteur limitant notamment en début de saison. Puis les taux de survie progressent lors de la dérive d'autant plus que les micro-cohortes rencontrent des eaux relativement chaudes et moyennement stratifiées, caractéristiques de la partie externe du plateau et des accores. Lorsque ces micro-cohortes sont transportées au-delà des accores, elles rencontrent des eaux très stratifiées, stratification qui devient limitante d'où une croissance et un taux de survie qui régressent.

La structure verticale de la colonne d'eau décrite par l'indice de stratification détermine en partie le système trophique susceptible de s'y développer (Mann et Lazier 1991) : les zones moyennement stratifiées du plateau sont enrichies par la proximité de zones de mélange très productives (côte, accore), tout en présentant des températures favorables à la croissance. A

l'inverse, les eaux du large sont plus éloignées des zones de mélange et sont généralement pauvres sur le plan biologique, dès que la stratification devient trop importante.

Les paramètres physiques forçants du modèle (et notamment l'indice de stratification) peuvent donc être considérés comme des indicateurs (certes frustes) de grands types d'habitat physico-biologiques rencontrés par les micro-cohortes au cours de leur dérive. Ils marquent une distinction nette entre les habitats du plateau (côte-accres) et ceux du large.

Les micro-cohortes transportées au large pourraient être désavantagées par plusieurs facteurs : une diminution du nombre de proies (eaux généralement plus pauvres), un taux de rencontre plus faible en moyenne avec leur proies (lié à une stratification plus élevée, Sundby 1997), une abondance a priori plus grande de prédateurs pélagiques (Bakun 1996).

A l'inverse, on peut supposer que les eaux au voisinage des accres correspondent à un compromis favorable entre les éléments de la "triade" définie par Bakun (1996) : enrichissement (mélange), concentration (stabilité de la colonne d'eau) et rétention. La description précise des dynamiques trophiques intervenant à une échelle inférieure n'est pas accessible à ce type de modèle.

4.2.2. influence de la direction des vents sur la rétention des trajectoires

L'analyse des relations entre le transport et la survie des micro-cohortes à partir des simulations (menée dans la partie 4.1.) a montré que la variabilité annuelle du recrutement peut s'expliquer en grande partie par l'intensité de l'advection vers le large des micro-cohortes nées aux mois de juin et juillet (cf. figures 4.2 et 4.7). Celle-ci est particulièrement importante en 1998.

Le transport des micro-cohortes et en particulier leur rétention au niveau des accres constituerait un facteur important pour le taux de survie le long des trajectoires. La circulation

dans le sud du golfe de Gascogne est relativement complexe, en raison notamment de la bathymétrie et de la forme des côtes et des accores. La direction et l'intensité des vents, facteurs déterminants pour la circulation (cf. 2.3), n'agit donc pas de façon triviale sur le transport des micro-cohortes.

Le mouvement des trajectoires est lié, de la petite à la grande échelle, à la marée (boucles, visibles sur la figure 2.8), à des tourbillons liés ou non à la présence de lentilles d'eau dessalée (panaches, cf. figure 1.2 et Santos *et al.* 2004) et aux changements successifs de la direction et de l'intensité des vents. On ne se livrera pas ici à l'analyse dans le détail du mouvement de chacune des trajectoires (près de 13 300 pour les trois années de simulation). On a plutôt cherché à relier les variations majeures du transport des micro-cohortes à l'échelle de la durée de leur dérive et à celle de la saison (configurations de la figure 4.9), à des facteurs forçants à cette échelle, c'est-à-dire a priori le régime des vents.

On a par conséquent relevé la direction et l'intensité des vents entre juin et septembre (en prenant en compte les trois mois de dérive des micro-cohortes) observés au sémaphore de Cap Ferret (Arcachon). La figure 4.12 montre que, si le régime de nord-ouest est dominant à cette saison, 1998 se démarque de 1997 et 1999 par une plus faible fréquence et intensité des vents de secteur nord-est et une plus grande fréquence et intensité des vents de secteur nord-ouest et sud-ouest.

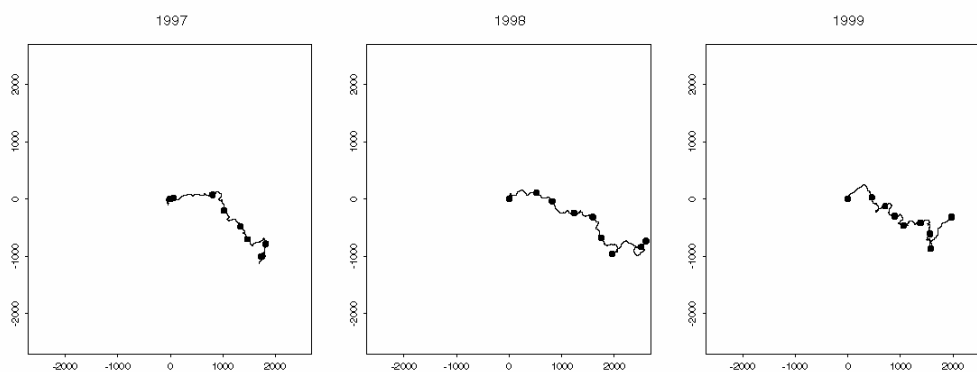


Figure 4.12 : Régime des vents de juin à septembre observé au sémaphore de Cap-Ferret (Arcachon). Hodographes des vents (somme vectorielle du vent à partir du centre de chaque figure) pour les années 1997 à 1999.

D'après les simulations, les régimes d'ouest auraient donc tendance à favoriser l'advection vers le large des micro-cohortes. C'est ce que l'on observe par exemple sur la figure 4.8 pour la saison 1998. Les vents d'ouest tendent en effet à générer une dérive des eaux de surface vers le sud (dérive d'Ekman), donc pourraient favoriser une configuration « virage large » (V) par rapport au "virage serré" (U, cf. figure 4.9). L'essentiel des fortes survies étant liées à ce système selon le modèle (cf. figure 4.4), l'influence d'une telle configuration sur le recrutement serait importante.

Le sud de la zone présente une circulation plus complexe (cf. figures 4.7 et 4.8), du fait notamment de l'angle droit que fait la côte et d'un gyre apparaissant de manière variable au niveau du canyon de Capbreton. Le régime dominant des vents (nord-ouest) tend en général à pousser les eaux du golfe vers la côte espagnole, le long de laquelle elles s'évacuent ensuite vers l'ouest au niveau de la Galice (Cabanas *et al.*, 2003). Cette circulation rapide le long de la côte espagnole joue alors le rôle de "siphon" assurant la "vidange" des eaux de surface du golfe (Gil et Sanchez, 2003).

Pour expliquer le mouvement des trajectoires constaté sur les simulations (par exemple sur la figure 4.8, saison 1998), on peut supposer qu'un régime d'ouest-sud-ouest plus prononcé aurait tendance (dérive d'Ekman) à s'opposer à cette vidange le long de la côte espagnole, ce qui entraînerait une accumulation des eaux au fond du Golfe, trop-plein se déversant alors plus vers le nord, au niveau du canyon de Capbreton. Ceci est une manière d'interpréter le transport massif vers le large des micro-cohortes du sud, dans la configuration "virage large" (dominante en 1998).

Un modèle de régression à grande échelle (partie 1) a établi l'influence positive sur le recrutement annuel d'un phénomène de type upwelling le long de la côte des Landes. Ce phénomène d'upwelling, que l'on peut observer sur des images satellitales (cf. 1.), est lui aussi lié à la fréquence et l'intensité des vents de secteur nord/nord-est. Ces deux facteurs, upwelling et rétention sur le plateau, sont-ils directement liés ? Ou bien l'effet positif sur le recrutement attribué au phénomène d'upwelling correspondrait-il essentiellement à celui de la rétention ?

L'indice d'upwelling est calculé entre mars et juillet, la rétention a été ici étudiée entre mai et septembre. On n'a pas pu mettre en évidence de relation hebdomadaire nette entre l'intensité de l'indice upwelling et le niveau de rétention sur les périodes communes (mai à juillet, 1997 à 1999). De plus, les forts indices annuels d'upwelling calculés depuis 1986 sont liés à de longues périodes d'upwelling (3 à 5 semaines) en début de saison (mars-avril), alors que la période majeure de transport des micro-cohortes s'étend de mai à septembre.

On ne peut rejeter tout à fait, a priori, l'hypothèse d'une influence positive de l'upwelling indépendamment du transport, notamment en début de printemps. On peut néanmoins supposer que cette influence est moins importante que celle du transport : les valeurs relatives des recrutements 1997, 1998 et 1999 sont correctement prévus par le modèle biophysique sans recours à un mécanisme de type upwelling.

Les défaillances de l'indice de prévision du recrutement basé sur l'indice d'upwelling (sous-estimation de forts recrutements en 1999 et 2000, cf. figure 1.4) pourraient s'expliquer par l'absence de prise en compte du phénomène de rétention des micro-cohortes.

L'influence positive des régimes de nord/nord-est sur le recrutement par rapport aux régimes d'ouest est susceptible de s'étendre sur l'ensemble de la période mars-septembre, par le biais de deux mécanismes successifs : un mécanisme possible de type enrichissement lié à l'upwelling en début de période (mars-avril) et apportant un bénéfice trophique aux adultes ou à l'ichthyoplancton avec un décalage de plusieurs semaines (Mann et Lazier 1991) ; un mécanisme de transport favorisant la rétention des micro-cohortes dans les habitats favorables du plateau et des accores entre mai et septembre. La simulation d'une plus longue série d'années à l'aide du modèle biophysique permettra de préciser l'importance respective de ces deux mécanismes.

4.2.3. influence de l'intensité des vents sur la survie des micro-cohortes

Le modèle de régression à grande échelle (partie 1) a montré l'influence négative sur le recrutement de forts coups de vent en juin-juillet qui entraînent une forte turbulence et une rupture temporaire de la stratification thermique susceptible de provoquer des mortalités larvaires drastiques.

Les années 1997 à 1999 ne présentent pas de coup de vent d'une telle intensité au cours de la période considérée. On a cependant recherché un effet éventuel de l'intensité du vent sur le fonctionnement du modèle biophysique. Pour cela, on a localisé les périodes de vent fort à partir des observations du sémaphore de Cap-Ferret et examiné leur influence sur l'évolution des paramètres physiques le long des trajectoires.

La figure 4.13 montre que les périodes de vent soutenu se traduisent directement par des chutes de la température estimée le long des trajectoires. L'effet sur la stratification apparaît de façon beaucoup moins nette (non illustré). Cette chute de température provoque une chute de la vitesse de croissance et du taux de survie des micro-cohortes, observable pour la période de forts vents du 20 au 27 juin 1997. Cet effet est plus marqué chez les micro-cohortes les plus jeunes au moment du coup de vent, plus sensibles à la température (non illustré, cf. 4.2.1.).

La surmortalité aux jeunes âges liée à ce coup de vent a des répercussions sensibles sur le taux de survie de la micro-cohorte la plus jeune à la date du coup de vent, jusqu'à l'âge 20/30 jours (figure 4.13). Au-delà, cette surmortalité est compensée en 1997, par rapport aux autres années, par la forte survie générale des micro-cohortes liée à une rétention importante dans les habitats favorables (cf. 4.1.4).

Le modèle biophysique mettrait donc en évidence une influence néfaste de l'intensité du vent sur la survie des micro-cohortes. Cet effet est-il homogène sur toute la zone ? On a tenté d'estimer l'influence du coup de vent étudié (1997) en fonction de la localisation des micro-cohortes, en comparant les taux de survie enregistrés sur les jeunes micro-cohortes à cette même date en 1997, 1998 et 1999. La figure 4.14 montre que cet effet est assez homogène : la

chute du taux de survie semble légèrement moins importante au niveau des côtes et voire des accores, zones où le différentiel de température par rapport à la normale est moins prononcé.

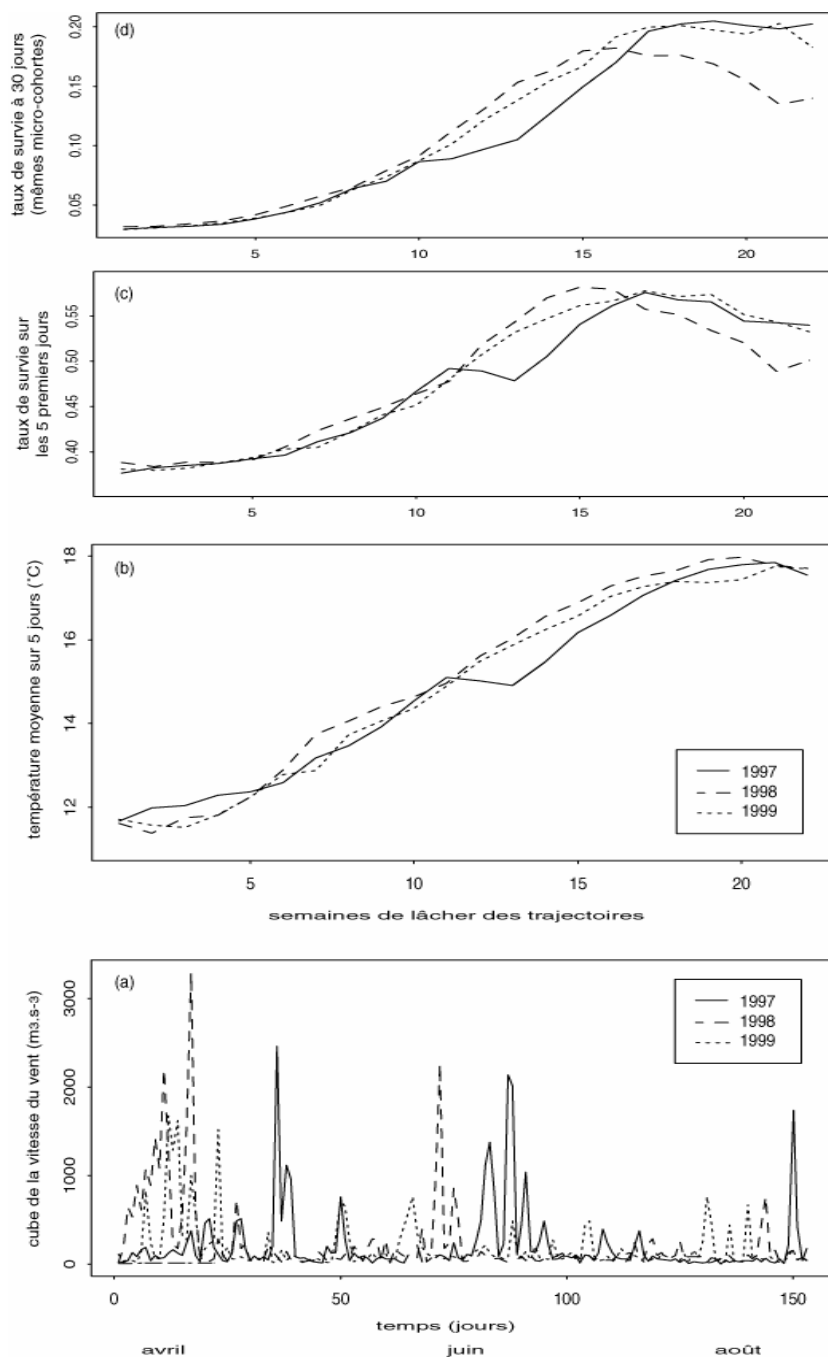
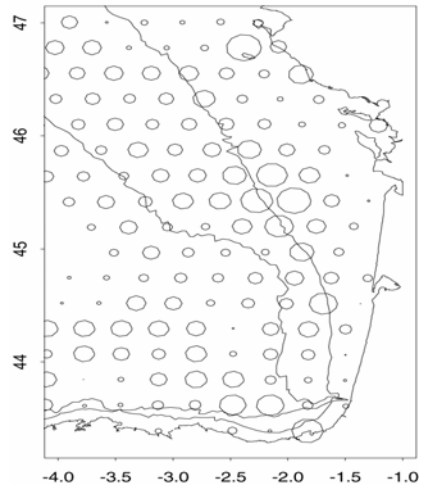


Figure 4.13 : Influence de l'intensité du vent sur la température et survie des micro-cohortes. (a) Cube de la moyenne quotidienne de la vitesse du vent (turbulence) mesurée au sémaphore de Cap-Ferret (années 1997 à 1999). (b) Température moyenne par lâcher de trajectoires, estimée pendant les 5 premiers jours de dérive larvaire. (c) taux de survie moyen des micro-cohortes correspondantes pendant les 5 premiers jours de vie larvaire. (d) taux de survie moyen des mêmes cohortes à 30 jours.

Figure 4.14 : Intensité du vent et survie. Ecart (rayon des cercles) entre le taux de survie des larves nées à la fin-juin 1997 (vent fort) et celui des larves nées à la même période en 1999 (vent faible), selon le modèle biophysique.



Les coups de vent étant en grande majorité liés à des régimes d'ouest-sud-ouest, ce mécanisme contribuerait à l'influence négative de ces régimes sur le recrutement. Le modèle biophysique apparaît cependant moins sensible à l'intensité du vent sur la survie qu'à la direction du vent (et ses effets sur le transport). Ceci peut être lié à l'absence de coup de vent majeur sur la série d'années étudiée, c'est-à-dire d'une ampleur comparable à ceux enregistrés lors d'autres années de la série 1986-2003 (cf. 1.). A partir d'un certain seuil, l'effet intensité pourrait devenir plus influent sur la survie dans le modèle que l'effet transport.

La valeur de seuil dépend de l'intensité et de la durée du coup de vent. Cette valeur à partir de laquelle la force du vent pourrait être fortement défavorable à la survie des micro-cohortes peut être approchée : elle doit être a priori comprise entre les valeurs de turbulence générés par le coup de vent de 1997 et ceux de 1987-1988-1990-2001 (cf.1.). Ce seuil de turbulence serait, selon cette approche, généré par des vents continûment supérieurs à 15 m.s^{-1} pendant 2 jours ou à $12-13 \text{ m.s}^{-1}$ pendant 4 jours. Ces valeurs sont comparables aux valeurs instantanées de vent de plus de $15-16 \text{ m.s}^{-1}$ considérées comme défavorables à la survie des larves dans les modèles de Sundby (1997), Gallego *et al.* (1996) et Mackenzie *et al.* (1994).

Conclusion partielle

Selon les simulations, la variabilité du recrutement annuel serait donc liée à l'importance de la rétention des micro-cohortes sur le plateau continental, processus de transport dépendant pour l'essentiel des variations de la direction des vents au cours du printemps et de l'été. Un effet négatif direct de l'intensité des vents sur la survie des micro-cohortes, observé sur les simulations, pourrait également jouer un rôle influent sur le recrutement à partir d'un certain seuil (coups de vent).

Les simulations ont donc permis de mettre en évidence des mécanismes susceptibles d'expliquer les relations observées à grande échelle entre environnement et recrutement (cf. partie 1). La simulation plus fine des processus permise par le modèle biophysique représente donc un progrès apparent dans l'objectif de compréhension du déterminisme du recrutement et dans l'objectif de sa prévision (amélioration pour la période 1997-1999, cf. 3.4, et explication possible de l'écart enregistré en 2000, cf. 4.2.2).

Le transport des trajectoires est essentiellement lié au régime des vents, mais dépend aussi de leur point de départ, c'est-à-dire du lieu de la ponte dont sont originaires les micro-cohortes. Quelle est l'influence de la dynamique de ponte sur le système ?

4.3. Recrutement et population :

propriétés de l'interaction stock - environnement

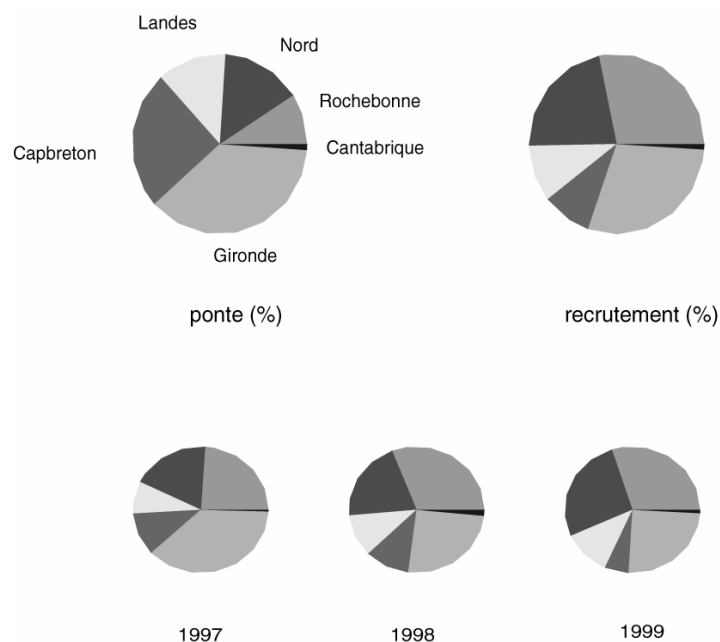
La dynamique de ponte d'un stock dans un environnement donné correspond à une stratégie adaptative visant à maximiser le succès de la reproduction en fonction d'un ensemble de facteurs environnementaux, démographiques et physiologiques (Hutchings, 2002). Le simulateur biophysique permet, dans le cas étudié, de mettre en lumière le jeu de ces différents facteurs dans la dynamique de la ponte et leur influence sur la dynamique du stock.

4.3.1. Influence de la dynamique de ponte sur la survie

4.3.1.1. Sensibilité du recrutement aux caractéristiques du modèle de ponte

Les cartes des indices de survie en fonction du lieu de ponte (cf. figure 4.1) montrent l'importance du pôle de ponte de Gironde pour le recrutement par rapport notamment au pôle Capbreton. Pour évaluer la qualité des différentes frayères définies dans le modèle de ponte (cf. figure 3.3), on a examiné la contribution de chacune d'entre elles au recrutement annuel (Fig. 4.15). Une mesure de la qualité ou du rendement de chaque frayère en fonction de la survie des micro-cohortes correspond au rapport entre la contribution de la frayère au recrutement (résultat en sortie) relativement à sa part dans les pontes (apports en entrée).

Figure 4.15 : Contribution des différentes frayères (cf. Fig. 3.3) à la ponte (en haut à gauche, modèle de ponte moyen), au recrutement annuel en moyenne (en haut à droite) et au recrutement annuel (en bas, années 1997 à 1999)



Cette approche fait apparaître un gradient sud-nord et côte-large systématique quelle que soit l'année : ainsi les zones "Nord" et "Rochebonne" apparaissent plus favorables que la zone "Capbreton", les zones "Gironde", "Landes" et "Cantabrique" présentant des valeurs moyennes.

Dans le même esprit, on a cherché à tester l'influence sur le recrutement de la date du pic de ponte dans le modèle. On a décalé l'ensemble des ogives de ponte d'un mois avant, puis d'un mois après et calculé l'indice de recrutement dans chaque cas (Fig. 4.16). On observe un effet non systématique, variable selon les années : les pontes tardives sont relativement plus favorables en 1997 et 1999, les pontes précoces relativement plus favorables en 1998.

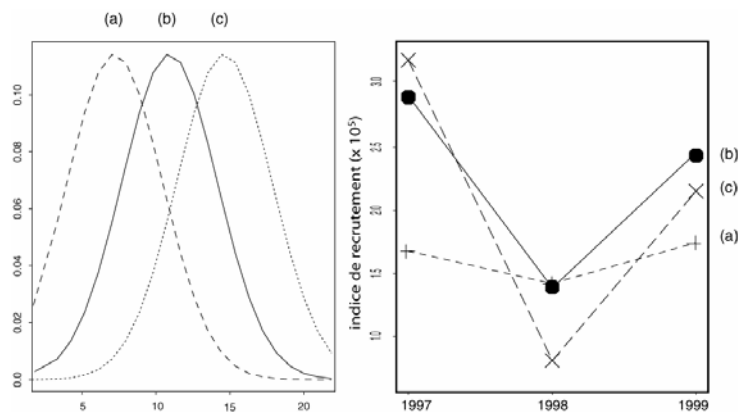


Figure 4.16 : Sensibilité de l'indice de recrutement (à droite) au décalage d'un mois de l'ensemble de l'ogive de ponte (à gauche). (a) pontes précoces, pic en mai (b) modèle, pic en juin (c) pontes tardives, pic en juillet

Quel serait le comportement du système si la stratégie de ponte était radicalement différente de celle définie par le modèle de ponte ? Une façon d'étudier cette question consiste à considérer un modèle de ponte uniforme, ce qui revient à donner une valeur identique à tous les indices spatio-temporels, ou à ne pas les prendre en compte. Ceci revient à s'intéresser à la survie potentielle des micro-cohortes qui seraient originaires de chaque point de la grille de lâcher des trajectoires. Une manière simple pour examiner les caractéristiques de la survie potentielle est de réaliser des cartes de distribution de cette grandeur au cours de la saison.

4.3.1.2. Habitats de ponte potentiels, habitats de ponte réalisés

L'indice de survie réalisée d'une micro-cohorte est par définition (cf. 3.3) :

Pour toute micro-cohorte m , pour chaque point p de la grille de lâcher des trajectoires, pour chaque semaine s de la saison de ponte :

$$i_{\text{survie réalisée}}(p(m),s(m)) = \text{Taux de survie } (p(m),s(m)) \text{ à 100 jours } \times \text{Indice de ponte } (p(m),s(m))$$

On définit alors l'indice de survie potentiel d'une micro-cohorte :

$$i_{\text{survie potentielle}}(p(m),s(m)) = \text{Taux de survie } (p(m),s(m)) \text{ à 100 jours}$$

La carte, pour une date donnée, des taux de survie réalisée ou indices de survie par point de ponte (Fig. 4.1.) correspond au produit (figure 4.17.), point par point, de la carte de distribution relative des pontes (résultat du modèle de ponte) par la carte des taux de survie potentielle par point de ponte (résultat du modèle biophysique de croissance-survie).

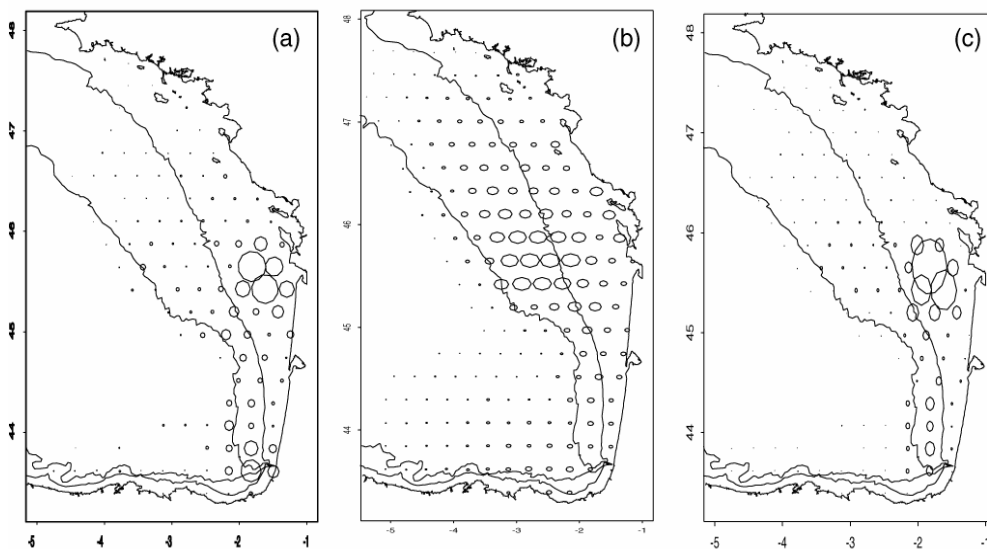


Figure 4.17 : Schéma illustratif : les taux de survie réalisée (c), correspondent, point par point et pour une date donnée, au produit des coefficients de ponte (a) par les taux de survie potentielle (b).

L'examen des cartes de survie potentielle est particulièrement intéressant, puisqu'il permet de visualiser les résultats du fonctionnement du modèle biophysique dans l'espace et le temps. Les points de forte survie potentielle représentent les zones de ponte les plus favorables selon le modèle biophysique. La comparaison, pour les mêmes dates, des cartes de survie potentielle (lieux de ponte favorables) avec les cartes de distribution relative des pontes (lieux de ponte observés en moyenne) permet de constater des convergences et des divergences (figure 4.18).

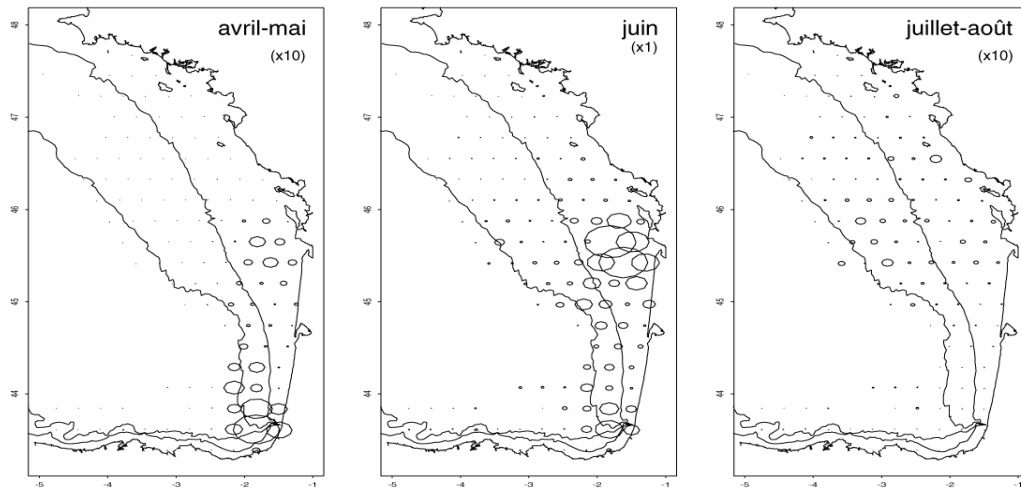
Le modèle biophysique (simulations) est en accord avec le modèle de ponte (observations) sur un grand nombre de points. Il apparaît favorable pour l'anchois de pondre :

- modérément en début de saison (avril-mai) dans le coin sud-est du golfe de Gascogne,
- abondamment en milieu de saison (juin) sur le plateau entre les latitudes 45 et 46°N,
- modérément en fin de saison (juillet-août) sur l'ensemble du plateau au nord de 45 °N.

On peut constater plusieurs points de divergence. Ainsi, dans le modèle biophysique (simulations), par rapport au modèle de ponte (observations), :

- les zones de ponte favorables sont moins concentrées et situées en moyenne plus au nord,
- les pontes tardives sont plus favorables,
- la zone qui serait la plus favorable pour concentrer les pontes abondantes au cœur de la saison est décalée vers le nord et le large.

abondance moyenne de la ponte (modèle basé sur des observations en mer)



survie potentielle (qualité du lieu de ponte selon le modèle biophysique)

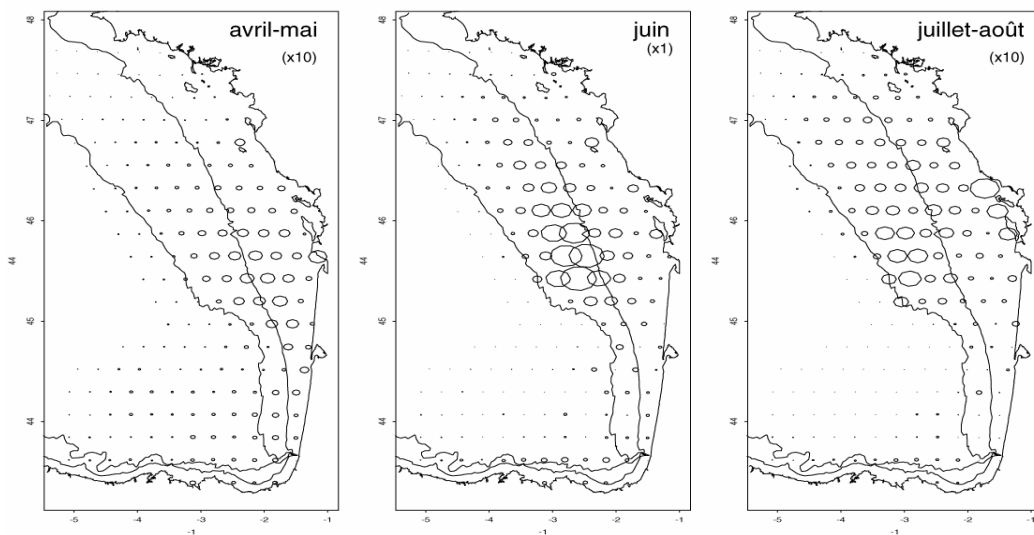


Figure 4.18 : lieux de pontes observés (modèle de ponte) et lieux de ponte favorables (modèle biophysique, moyenne sur les trois années de simulation). Les valeurs de l'abondance moyenne des pontes (haut) et du taux de survie potentiel moyen (bas) relatives aux mois d'avril-mai et juillet-août ont été multipliées par 10 de manière à faciliter la visualisation des répartitions spatiales.

La dynamique réelle de la ponte est vraisemblablement intermédiaire entre celles décrites par les deux modèles. Elle doit être plus proche du modèle de ponte, construit à partir d'un grand nombre d'observations en mer (campagnes). Cependant, ces campagnes printanières (mai à juin) donnent un poids plus important aux pontes précoces concentrées dans le sud du Golfe qu'aux pontes tardives dispersées dans le nord. Ce biais d'observation n'est sans doute pas corrigé parfaitement par les indices ogivaux du modèle de ponte.

4.3.1.3. Dynamique de ponte : les écarts au modèle biophysique

La localisation du barycentre des pontes au moment du pic de juin constitue un élément important de la dynamique de ponte. Les zones observées de concentration des œufs sont connues (panaches de la Gironde et de l'Adour, figures 3.1. et 4.18. haut). La zone de survie potentielle maximale circonscrite par le modèle biophysique correspond à la partie centrale du plateau continental (figure 4.18 centre haut). On a recherché les caractéristiques de cette zone particulière par rapport au reste de l'aire de ponte.

On a d'abord examiné les valeurs des paramètres physiques forçants du modèle de croissance-survie (température et indice de stratification) estimées le long des trajectoires originaires des différentes frayères et de cette zone en particulier (Fig. 4.19).

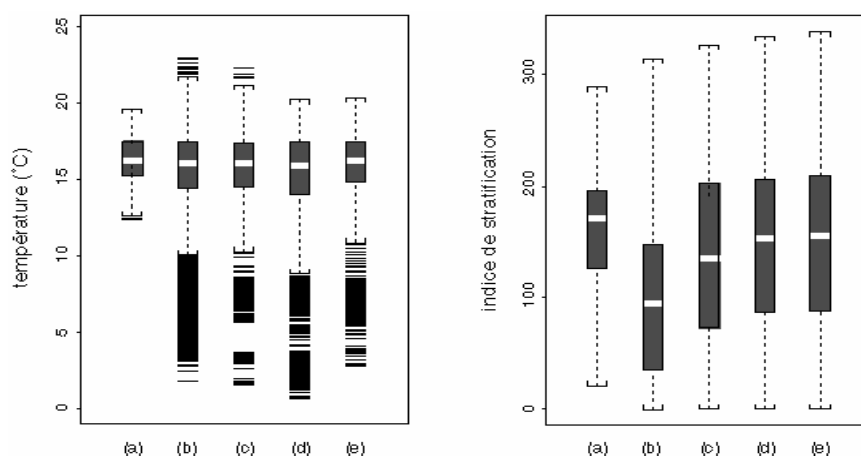


Figure 4.19 : valeurs des paramètres physiques forçants du modèle de croissance-survie (température et indice de stratification) estimées le long des trajectoires originaires des différentes frayères et des trajectoires ayant servi à ajuster ce modèle. (a) ajustement (b) partie centrale du plateau (c) frayère de Gironde (d) frayère des Landes (e) frayère de Capbreton

Il apparaît que les trajectoires issues de cette zone présentent des valeurs de stratification moins élevées que pour les trajectoires issues du reste de l'aire de ponte. On a alors examiné la dérive des bouées virtuelles relâchées depuis cette zone pendant la période de ponte en 1997, 1998 et 1999 (Fig. 4.20). La partie centrale du plateau apparaît comme une zone majeure de rétention selon le modèle hydrodynamique. La circulation dans cette zone fait que les micro-cohortes qui en sont issues sont donc très rarement transportées vers les eaux fortement stratifiées et défavorables à la survie au large du plateau continental.

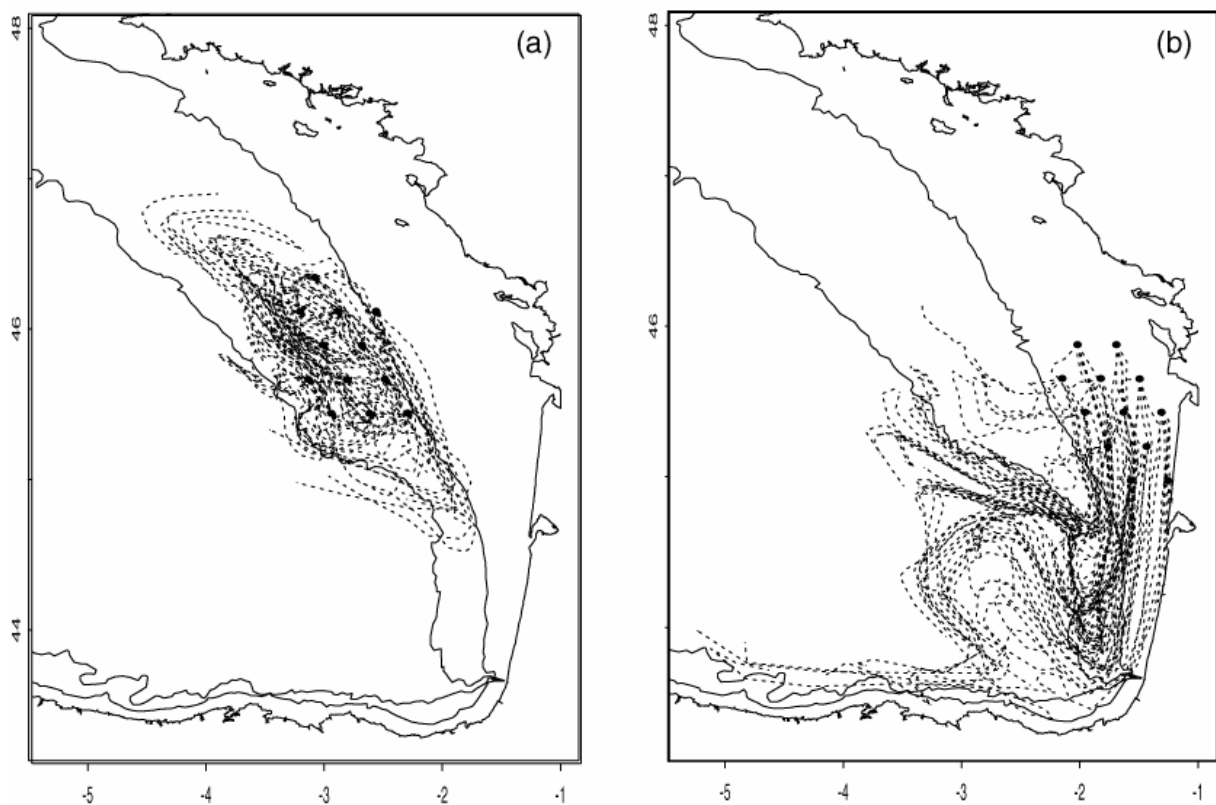


Figure 4.20 : dérive des bouées virtuelles relâchées de mai à juillet 1999 à partir de la partie centrale du plateau (à gauche) et à partir de la zone Gironde (à droite). Les points de départ des trajectoires sont figurés par des points noirs. Les lignes courbes relient les positions moyennes des trajectoires par périodes de 5 jours, pendant 105 jours à partir des dates de lâchers hebdomadaires.

Le modèle de croissance-survie tend, de manière assez logique, à privilégier comme pôle de ponte (survie potentielle maximale) la zone de rétention maximale des trajectoires sur le plateau, au détriment de la zone Gironde (à partir de laquelle l'advection est plus importante, cf. Fig 4.20). On peut interpréter cet écart entre modèle et réalité (de la ponte) de différentes manières.

La première explication que l'on peut avancer est liée au transport, déterminant majeur de la survie (cf. 4.2). Les trajectoires provenant des régions côtières entre Gironde et Capbreton ont en effet pour caractéristique de se diriger selon les lâchers (Fig. 4.8 et 4.20) :

- soit vers le nord-ouest, en bordure de la zone de rétention "nord" sur le plateau français
- soit vers l'ouest et le large (advection)
- soit le long de la côte des Landes puis de la côte nord-espagnole, en profitant d'un système de rétention "sud" (cf. configuration en W de la figure 4.9)

Ce système de rétention "sud" est moins constant dans les simulations que le système "nord", donc génère moins de fortes survies (un peu plus en 1999, cf. figure 4.4). Il est cependant possible que ce système soit plus fréquent en moyenne sur un plus grand nombre d'années, ou bien qu'il soit sous-estimé par le modèle hydrodynamique. Si ce système "sud" de rétention est plus fréquent en moyenne, les zones de ponte de Gironde-Landes-Capbreton sont plus favorables qu'elles ne l'apparaissent dans les simulations.

La seconde explication tient au problème de l'extrapolation réalisée par le modèle biophysique au-delà de l'intervalle de valeurs des variables qui a servi à son ajustement. A la différence des autres frayères (figure 4.19), les trajectoires originaires de la zone de rétention "nord" présentent des caractéristiques (stratification) relativement différentes des trajectoires ayant servi à ajuster le modèle biophysique. Ce modèle est donc sans doute relativement moins performant pour cette zone particulière.

La troisième explication est relative aux phénomènes extérieurs au modèle biophysique, c'est-à-dire à des phénomènes biologiques non ou peu liés aux paramètres physiques influents dans ce modèle.

Les panaches de la Gironde et de l'Adour constituent des zones de ponte privilégiées (cf. figures 1.1, 3.1, 3.3). On constate paradoxalement que l'influence sur le recrutement des

variables descriptives du panache est faible ou nulle (cf. 1) et que l'influence de la salinité sur la croissance des larves semble également faible (cf. 2.4). La concentration de la ponte dans les panaches côtiers est une conséquence de la structure en âges de la population : les adultes d'âge 1 an, majoritaires (70 à 80 % du stock en moyenne) pondent en effet de manière quasi-exclusive dans les zones côtières sous l'influence des panaches (Motos *et al.*, 1996).

Par rapport aux autres habitats productifs (accores, fronts de marée), les zones sous l'influence des panaches présentent une abondance de petites proies (< 100 µm) caractéristiques de la boucle microbienne (Garcia et Palomera, 1996). Ce type de chaîne trophique se développe en particulier au printemps et en été dans le panache de la Gironde (Hartmann *et al.*, 1998) après des périodes de blooms phytoplanctoniques hivernaux (Labry *et al.*, 2001). L'abondance de petites proies qui en résulte semble être favorable aux jeunes adultes (la zone Gironde constitue au printemps une "post-nourricerie" où se concentrent des petits pélagiques d'âge 1 an, notamment anchois et sprats, cf. Massé 1996) et/ou aux larves (classes de taille adaptées à l'alimentation des larves selon Hartmann *et al.*, 1998 et Garcia et Palomera, 1996).

Sur le plan trophique, les accores (habitat de ponte majeur des âges 2+) sont aussi des zones à forte productivité biologique (chaîne trophique à diatomées, proies de taille plus importante). La partie centrale du plateau représente une zone a priori moins privilégiée, car plus éloignée des zones de forte productivité biologique de la côte et des accores et stabilisée sur le plan hydrologique par la structure profonde dite du "bourrelet froid" (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996).

En résumé, la dynamique générale de la ponte est globalement cohérente avec la localisation dans le temps et l'espace des habitats favorables à la survie décrits par le modèle biophysique. On peut penser que la distribution spatio-temporelle de la ponte est dirigée par les avantages liés à :

- la température (réchauffement printanier, optimum se déplaçant progressivement vers le nord)
- un système de rétention "nord", centré sur la partie centrale du plateau, relativement stable et bien estimé par le modèle biophysique
- un système de rétention "sud", le long de l'accore espagnol, plus instable et peut-être sous-estimé par les simulations actuelles

- un possible élément favorable lié aux panaches côtiers, plus strictement biologique, influent notamment sur le comportement de ponte de l'âge 1 et non pris en compte par le modèle.

Le gain théorique en termes d'efficacité, selon le modèle biophysique, de la stratégie correspondant au modèle de ponte (proche de la distribution réelle) par rapport à celle d'une distribution uniforme de la ponte dans tout le golfe de Gascogne peut être quantifié de manière simple. Pour chaque année, il correspond au rapport entre l'indice de recrutement (somme des taux de survie potentielle x indices spatio-temporels de ponte) et son analogue "uniforme" (somme des taux de survie potentielle x (1/4422)). On a calculé ce rapport pour les trois années de simulation. Ce gain théorique serait donc égal à un facteur 2.48 pour 1997, 2.09 pour 1998 et 2.24 pour 1999.

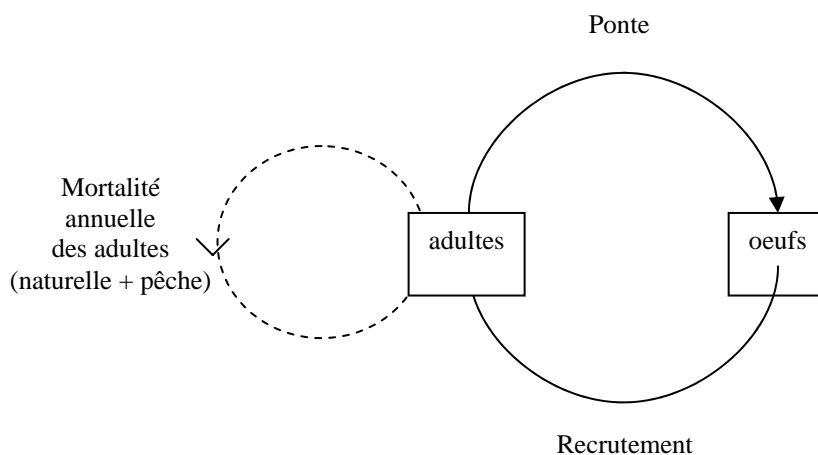
Le gain plus faible en 1998 indique que la stratégie de ponte considérée a été relativement moins efficace dans ces conditions environnementales particulières, par rapport à une stratégie utilisant d'autres habitats dans le golfe. Ce calcul de gain théorique ne prend pas en compte les "contraintes de jeu" majeures de la ponte que sont la taille de la population et sa répartition en classes d'âge, qui impliquent un nombre d'œufs limité et réparti selon certaines règles. Quelle est l'influence de ces deux facteurs sur le système d'interaction stock-environnement ?

4.3.2. Dynamique du stock sous influence de l'environnement

Les simulations du recrutement sont-elles susceptibles, au-delà de la prévision pour l'année $n+1$, de nous apporter des connaissances sur certains éléments de la dynamique du stock ?

Le modèle de ponte construit dans la partie 3.1. considère la dynamique de ponte en termes de proportions. Les indices spatio-temporels de ponte définissent l'importance relative des pontes en fonction de la date et du lieu. Dans la réalité, ce sont des nombres d'œufs absolus et pas relatifs qui sont relâchés au moment de la ponte. Le nombre total d'œufs pondus chaque année est variable. Ses variations sont logiquement liées à l'abondance du stock d'adultes, sa démographie et la productivité biologique. Comment la quantité d'œufs influe-t-elle sur le recrutement et la dynamique de la population ?

Le cycle annuel du stock peut être schématisé de la façon suivante :



4.3.2.1. Biomasse critique et biomasse efficace

L'absence de relation visible entre stock et recrutement (CIEM, 2003) montre que l'influence du nombre d'œufs pondus est limitée voire négligeable par rapport à celle de l'environnement (survie des larves et juvéniles), ce qui peut justifier l'emploi d'un modèle de ponte relatif (cf. 3.1). Cependant cette influence ne peut être nulle et devient d'autant plus importante que le nombre d'œufs est réduit.

Après une phase de régression du stock, la quantité d'œufs produits doit en effet être suffisante pour permettre à la population de se maintenir ou de se reconstituer, c'est-à-dire d'assurer sa pérennité. Cette quantité d'œufs minimale correspond à une biomasse critique ou limite de géniteurs. Cette grandeur est importante : le risque de surexploitation est en effet sensible pour les espèces pélagiques, pour lesquelles la capturabilité est susceptible d'augmenter en cas de stock réduit (Csirke, 1995). En se basant sur l'abondance minimale observée dans la série historique (CIEM 2003), on peut proposer une valeur approchée de cette biomasse limite ($B_{lim} = 20\ 000$ tonnes de biomasse féconde soit un stock de $2 \cdot 10^9$ individus, CIEM 2003).

Le simulateur biophysique peut être utilisé pour préciser certains ordres de grandeur et de variabilité dans le cas de la population étudiée. Chaque année, le stock d'adultes (matures à partir de l'âge d'1 an) produit une quantité totale d'œufs dont une part "efficace" va donner des larves qui vont elles-mêmes contribuer au recrutement. Ce nombre de larves dépend des paramètres de fécondité des adultes et du taux de survie des œufs, c'est-à-dire d'un ensemble de facteurs biologiques et physiques plus ou moins variables d'une année sur l'autre. On connaît néanmoins les valeurs moyennes de fécondité des adultes (200 000 œufs par femelle et par an, soit $f = 10^5$ par adulte, cf. Motos et al. 1996) et du taux de survie des œufs (10^{-1} pour *E.mordax*, cf. Peterman et al. 1988). On connaît également l'ordre de grandeur du taux de survie des post-juvéniles (10^{-1} pour *E.mordax*, cf. Peterman et al. 1988).

On peut alors estimer le nombre théorique efficace d'adultes N_e nécessaire pour produire le recrutement d'une année donnée, en utilisant l'indice de survie annuel issu des simulations.

$Recrutement(n+1) \approx f. Ne(n). Ts_{oeufs}(n). I_{survie}(n). Ts_{post-juvénile}(n) \approx 10^{-3} . Ne(n). I_{survie}(n)$
(abondance âge 1)

d'où : $Ne(n) \approx 10^{-3} . Recrutement(n+1) / I_{survie}(n)$

On peut alors comparer cette valeur au nombre total N d'adultes (taille du stock) l'année n et en déduire une estimation de la proportion Pe d'adultes ayant contribué "efficacement" au recrutement, qui correspond à une mesure de l'efficacité de la ponte pour l'année donnée.

$$Pe(n) = Ne(n) / N(n)$$

Ces grandeurs ont été calculées pour les années (n) 1997, 1998 et 1999 :

	1997	1998	1999
Age 1 (n+1)	8609. 10 ⁶	4192. 10 ⁶	7091. 10 ⁶
I _{survie} (n)	2,885.10 ⁻³	1,374.10 ⁻³	2,442.10 ⁻³
Ne(n)	2,984. 10 ⁹	3,051.10 ⁹	2,904.10 ⁹
Ne(n) en tonnes	59 680	61 028	58 081
N(n)	6,099. 10 ⁹	9,928. 10 ⁹	6,567. 10 ⁹
N(n) en tonnes	121 980	198 560	131 340
P(n)	0.49	0.31	0.44

D'après ces estimations basées sur ces seules trois années, la "biomasse efficace" (Ne ou Be) serait de l'ordre de 60 000 tonnes, ce qui représente environ une fois et demie la biomasse totale correspondant à Blim, et le double du Total Admissible de Captures annuel dans le golfe de Gascogne.

Pour qualifier cette grandeur, on pourrait dire qu'elle correspond au "fonds de roulement" du

stock, ou au "noyau dur" de géniteurs efficaces pour la reproduction. Lorsque le stock dépasse cette taille (majorité des années de la série 1987-2003, cf. CIEM 2003), on peut considérer qu'il dispose d'une capacité de reproduction supplémentaire, lui permettant éventuellement de s'accroître. Lorsque le stock est inférieur à cette taille (trois années sur la série 1987-2003), on peut considérer que sa pleine capacité reproductive n'est pas atteinte.

Comment les influences sur le recrutement de la taille du stock (mineure mais non nulle) et de la variabilité de l'environnement (majeure) se combinent-elles pour déterminer la dynamique de la population ?

4.3.2.2. Simulation de la dynamique du stock sous scénarios environnementaux

Les valeurs annuelles de l'indice de recrutement et de la biomasse efficace peuvent être utilisées pour simuler la dynamique du stock en réponse à des scénarios environnementaux, par exemple la succession de plusieurs "bonnes" ou plusieurs "mauvaises" années. Les années "environnementales" dont on dispose sont 1997, 1998 et 1999 (cf. 3.4). L'année 1997 peut être considérée comme une "bonne" année, puisque le recrutement y a atteint sa valeur maximale sur la série 1986-2003 (cf. figure 1.5) et 1998 comme une année "moyenne" (recrutement moyen) voire "plutôt mauvaise" (stock de géniteurs très élevé).

Chaque année ($n+1$), l'abondance du stock peut être estimée de la manière suivante :

$$\begin{aligned} N(n+1) &= \text{Age } 1(n+1) + \text{Age } 2_+(n+1) \\ &= 10^{-2} \cdot I_{\text{survie}}(n) \cdot f \cdot Ne(n) + s \cdot \text{Age } 1(n) \\ &= 10^{-2} \cdot I_{\text{survie}}(n) \cdot f \cdot Pe(n) \cdot N(n) + s \cdot \text{Age } 1(n) \end{aligned}$$

avec s = taux de survie annuel des adultes ($s \approx 0.3$ d'après CIEM 2003)

f = fécondité théorique moyenne par adulte ($f=10^5$)

$I_{\text{survie}}(n) = I_{\text{survie}}(1998)$ ou $I_{\text{survie}}(1997)$

$Pe(n) = Pe(1998)$ ou $Pe(1997)$

Dans ce modèle, la pêche a pour effet de diminuer le coefficient s de survie annuelle des adultes entre l'année n et l'année $n+1$ (effet inclus) ainsi que le nombre de géniteurs d'âge 1 (prélevés avant la reproduction, effet non inclus). Son impact est plus important dans le cas où il n'est pas compensé par un recrutement favorable, c'est-à-dire dans le cas où la classe d'âge 1 l'année $n+1$ est faible.

Dans une première expérience, on va soumettre un stock moyen ($5 \cdot 10^9$ individus, 80 % d'âge 1) à plusieurs années consécutives semblables à 1998 (moyenne à mauvaise), ou plusieurs années successives semblables à 1997 (bonnes), pour estimer la durée nécessaire pour atteindre les limites connues du stock. Dans une deuxième expérience, on va faire bénéficier un stock très bas, à la moitié de la limite de précaution (10^9 individus, 50 % d'âge 1) de plusieurs années successives semblables à 1997 (bonnes), pour estimer le temps de reconstitution du stock.

Les résultats de ces simulations sont présentés sur la figure 4.21. D'après ces simulations, basées sur ces conditions non représentatives de la gamme de variabilité environnementale, l'unité de temps pour faire passer le stock d'un niveau moyen à un niveau historiquement haut est d'une seule année favorable et à un niveau historiquement bas de 3 années consécutives moyennement défavorables.

Le temps de reconstitution d'un stock en-dessous de la limite de précaution (c'est-à-dire pour qu'il retourne à une taille moyenne) serait de 3 années consécutives favorables. Une telle succession est peu probable, ce qui tendrait à souligner le niveau « critique » de cette limite de précaution. L'intérêt de ces simulations est lié à la gamme de situations environnementales (années simulées) dont on dispose, qui permet d'envisager des scénarios plus réalistes pour ce système à forte variabilité.

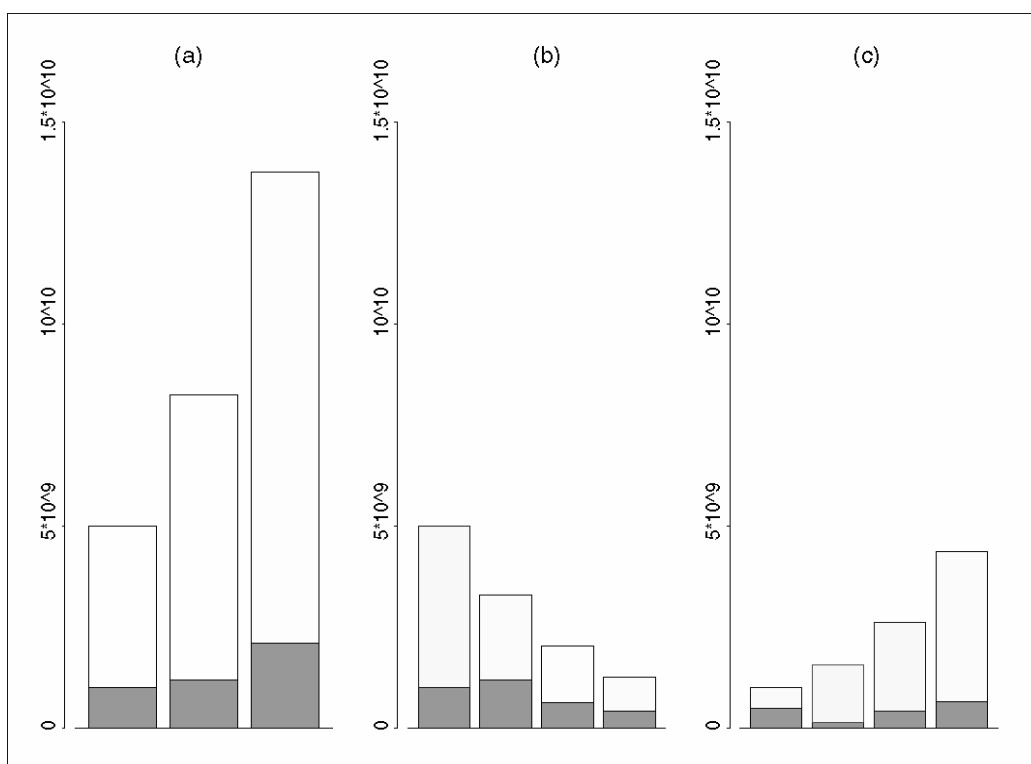
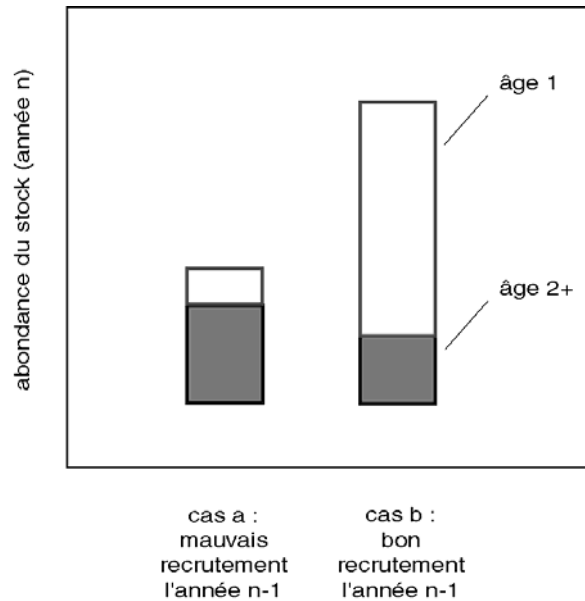


Figure 4.21 : Simulation de l'évolution du stock sous scénarios environnementaux. (a) stock moyen soumis à 2 années favorables consécutives (type 1997). (b) stock moyen soumis à 3 années moyennement défavorables consécutives (type 1998). (c) stock historiquement bas (limite de précaution) soumis à 3 années favorables consécutives (type 1997). L'effectif d'âge 1 est figuré en blanc, celui d'âge 2+ en gris foncé.

En raison de la faible durée de vie de l'espèce et de la forte variabilité du recrutement, on constate sur les séries réelles ou les simulations que la dynamique du stock est telle que celui-ci oscille entre deux états démographiques :

- un état où l'âge 1 est très largement majoritaire, suite à un bon recrutement l'année précédente
- un état où l'âge 1 peut devenir minoritaire, suite à un mauvais recrutement l'année précédente



On peut supposer que la dynamique de la ponte et son efficacité (valeur de $Pe(n)$) ne sont pas semblables dans chacun de ces deux états démographiques. Comment la dynamique du stock, en interaction avec l'environnement, est-elle affectée par l'abondance et la proportion des différentes classes d'âge ?

4.3.3. Influence de la démographie du stock sur la ponte et le recrutement

4.3.3.1. Simulation de l'influence de la composition démographique du stock sur le recrutement annuel

Divers travaux (Motos *et al.*, 1996 ; Millan, 1999) tendent à montrer que les adultes ont un comportement de ponte variable en fonction de l'âge (cf. figure 3.1). Dans le golfe de Gascogne, les adultes d'âge 1 pondraient plus près de la côte (en majorité sur des fonds de moins de 100 mètres) notamment en face de la Gironde, sur une période restreinte correspondant au milieu de la saison de ponte (mai-juillet, pic en juin). Les adultes d'âge 2+ pondraient sur une période plus étendue (avril-août), en utilisant une aire de ponte plus vaste et moins côtière (plateau, accores).

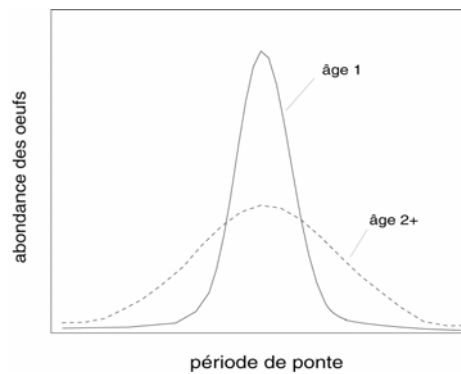


Figure 4.22 : schémas temporels théoriques de ponte des différentes classes d'âges

Pour schématiser, on pourrait dire que l'âge 1 aurait une stratégie de ponte "intensive" ou concentrée et l'âge 2 une stratégie de ponte "extensive" ou dispersive. Un phénomène semblable a été récemment décrit chez d'autres espèces (Hutchings, 2002 ; Brophy et Danilowicz, 2003 ; Eklund *et al.*, 2001).

Ces stratégies distinctes des différentes classes d'âge sont vraisemblablement liées à la physiologie de la ponte et ses contraintes énergétiques. L'anchois a une fécondité indéterminée : le développement des ovocytes est continu au cours de la saison de ponte et la ponte se fait par lots successifs, tant que la physiologie de l'individu et la température le permettent (Hunter et Roderick, 1981 ; Motos *et al.*, 1996).

La ponte représente une dépense d'énergie importante. Hunter et Roderick (1981) ont montré que les petits individus (âge 1) ont peu de réserves énergétiques mobilisables au départ pour la ponte : ils pondraient donc relativement tard, au cœur de la période favorable, dans des habitats où ils pourraient trouver une nourriture abondante, afin de reconstituer ces réserves rapidement (par exemple les panaches) et continuer à pondre. Les gros individus (âge 2+) bénéficient de réserves plus importantes au départ : ils pourraient commencer à pondre plus tôt, puis reconstituer leurs réserves au cours de la saison de ponte dans des habitats plus variés (par exemple les accores) (c'est-à-dire se permettre de "ne pas mettre tous leurs œufs dans le même panier").

On a étudié les conséquences de ces deux comportements de ponte en faisant varier la dynamique spatio-temporelle de la ponte (modèle de ponte, cf. 3.1) en fonction de la proportion des classes d'âges dans la population. On considère que tout l'âge 1 pond dans la zone Gironde (pic en juin) et que l'âge 2 pond dans toutes les autres zones (ogives de ponte décalées, entre avril et août). On peut alors simuler la dynamique du recrutement de la façon suivante, en faisant varier la valeur du ratio r entre l'effectif de la classe d'âge 1 et l'effectif de la classe d'âge 2.

$$r = \text{effectif d'âge 1} / \text{effectif d'âge 2} = N1 / N2$$

$$N = N1 + N2 \text{ d'où : } N2 = N / (r+1)$$

$$W = \text{nombre d'œufs total} = 10^5 \cdot \text{effectif total} = 10^5 \cdot N$$

$$\text{Recrutement} = W \times 10^{-3} \times I_{\text{survie}} = 10^2 \cdot N \cdot I_{\text{survie}}$$

$$= 10^2 \cdot (N1 \cdot \sum_{m \in G} i_{\text{survie}}(m) + N2 \cdot \sum_{m \notin G} i_{\text{survie}}(m)) / \sum_{m=1}^{4422} I_{\text{ponte}}(p,s)$$

$$= 10^2 \cdot N \cdot (r \cdot \sum_{m \in G} i_{\text{survie}}(m) + \sum_{m \notin G} i_{\text{survie}}(m)) / ((r+1) \cdot \sum_{m=1}^{4422} I_{\text{ponte}}(p,s))$$

avec $m \in G$: trajectoires provenant de la zone Gironde

et $m \notin G$: trajectoires provenant des autres zones

On fait varier r entre 0.1 et 10 et on simule dans chaque cas le recrutement pour les années 1997 à 1999. (Fig 4.23). On constate que, selon ce modèle, le recrutement serait faiblement mais systématiquement favorisé par une plus forte proportion d'âge 2. Les années où la proportion d'âge 2 est plus grande correspondent aux situations de faible abondance du stock (cf. 4.3.2.). Ces simulations mettraient donc en évidence une propriété apparente du système, ayant pour effet de favoriser la reconstitution du stock l'année suivante lorsque celui-ci atteint un niveau bas.

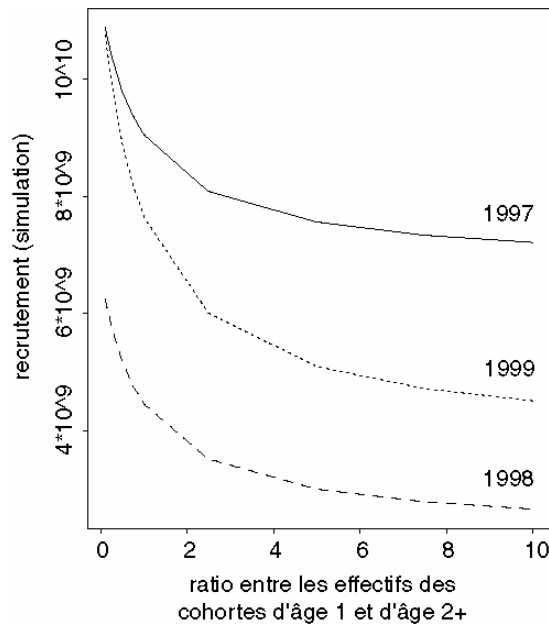


Figure 4.23 : Influence théorique sur le recrutement de la structure en classes d'âges du stock (et de la répartition des pontes qu'elle induit). Modèle à stock et nombre d'œufs constants.

Dans la réalité, un tel mécanisme ne pourrait avoir une influence sensible que dans les cas où le stock atteint un niveau extrêmement bas (recrutement catastrophique l'année précédente). En effet, on raisonne ici à nombre d'œufs constant. Les années où la proportion d'âge 1 est importante correspondent aux situations de forte abondance du stock (cf. 4.3.2.), c'est-à-dire à un nombre d'œufs produits beaucoup plus important (en moyenne 10^5 œufs par adulte supplémentaire, soit une croissance linéaire théorique d'un facteur 100 000). Cet "effet de nombre" correspond à un mécanisme tendant à faire "exploser" la population, en tirant parti d'une forte classe d'âge issue d'un bon recrutement l'année précédente.

Les stratégies "intensive" (age 1) ou "extensive" (age 2+) auraient donc une efficacité variable en fonction de l'état du stock (haut ou bas, bon ou mauvais recrutement l'année précédente). L'influence de ces stratégies sur le niveau de recrutement d'une année donnée demeure toutefois mineure par rapport à celle du signal environnemental. Les adultes d'âge 1 et d'âge 2 placent leurs œufs, mais c'est finalement l'environnement qui décide. Ainsi sur la figure 4.23, le rang des années selon le niveau de recrutement (1997, 1999, 1998) n'est pas modifié (à part dans le cas extrême où $r = 0.1$) par la variation du rapport des classes d'âge entre 1 et 10, plage qui dépasse pourtant la gamme de situations du stock envisageable dans le système actuel.

4.3.3.2. Influence de la dynamique de ponte sur le recrutement à une échelle pluriannuelle

Existe-t-il une stratégie de ponte dont l'influence serait de nature à modifier le rang des différentes années selon le recrutement ? C'est-à-dire à même de faire apparaître une véritable relation stock-recrutement ? Pour le savoir, on a repris les cartes de survie potentielle en fonction du point de ponte (cf. 4.3.1.) et déterminé pour chaque point le rang annuel selon le niveau de survie potentielle des micro-cohortes originaires de ce point de ponte. Les points de ponte se classent en cinq catégories (Figure 4.24) selon le rang des trois années de simulation. Ces catégories ne sont pas distribuées de manière aléatoire dans l'espace : elles définissent à leur tour des zones cohérentes. Ces zones correspondent à des habitats homogènes par leur comportement dans le simulateur, c'est-à-dire en fonction des preferendums de température et stratification définis par le modèle de croissance-survie (cf. 2.4.).

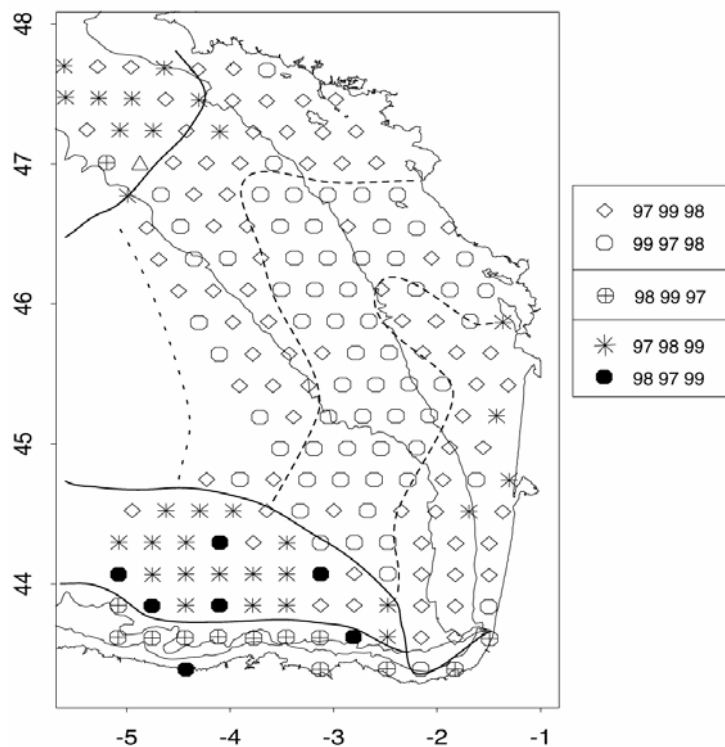


Figure 4.24 : répartition spatiale des sites de ponte potentiels. Les catégories (à droite) correspondent au rang annuel de survie potentielle (recrutement) des micro-cohortes qui seraient originaires de ces sites de ponte, selon le modèle biophysique.

Il est intéressant de constater que cette zonation délimite nettement :

- les frontières, au nord et au sud, de la répartition actuelle du stock
- la zone de ponte principale du stock, entre Gironde et Capbreton
- sa zone de ponte secondaire (plateau et accore, zone de rétention maximale)
- sa zone de ponte marginale, en fin de saison (sud Bretagne et accore)

Selon ces simulations, une stratégie de ponte visant à maximiser la rétention, donc à pondre sur la partie centrale et externe du plateau au nord de 45 °N plutôt que dans la zone Gironde-Capbreton, se serait soldée par un recrutement supérieur en 1999 qu'en 1997, à l'inverse du rang de recrutement réellement observé. Cette stratégie correspondrait plutôt à celle de l'âge 2, minoritaire dans le volume total des pontes : sur la figure 4.23, on constate que, pour une proportion d'âge 1 pratiquement nulle, le recrutement des années 1997 et 1999 serait égal.

La zone de rétention est entourée, au nord-ouest comme au sud-ouest, par deux zones au comportement "synchrone" (rang 97, 99, 98). On peut donc considérer que l'ensemble de l'aire de ponte actuelle présente un comportement relativement homogène dans les conditions environnementales de ces trois années, c'est-à-dire fonctionne selon le même grand système de circulation. Celui-ci pourrait correspondre au vaste gyre centré sur la zone de rétention (cf.4.2.2.).

Une stratégie de ponte réellement alternative consisterait à pondre le long de la côte nord-espagnole, bien délimitée par ces simulations : le rang annuel de recrutement y est en effet l'inverse de celui de la zone Gironde-Capbreton. Il est à noter que des micro-populations d'anchois occupent cette zone, en face de plusieurs estuaires cantabriques. Elles constituent les reliques d'un stock important d'anchois (cf. introduction et Junquera 1986) réparti de la Galice au Pays Basque, qui représentait dans les années 1960 le double ou le triple du stock présent actuellement dans le golfe de Gascogne. Ce stock, après avoir permis le développement d'une pêcherie de 600 navires (40 à 80 000 t de débarquements annuels), s'est brutalement effondré à la fin des années 1960. La ponte le long de la côte nord-espagnole pourrait donc correspondre à la stratégie passée d'un stock réel.

On peut enfin concevoir qu'une population plus importante, à l'aire de ponte étendue sur les deux façades française et espagnole (cas possible des années 1960, pour lesquelles on dispose de très peu de données sur l'abondance de l'anchois sur le plateau français) puisse se maintenir à un niveau élevé, en bénéficiant des stratégies de ponte liées aux deux façades, complémentaires sur le plan environnemental (rangs annuels de recrutement dans un ordre inverse) selon ce modèle.

Conclusion partielle

Dans le système d'interaction stock-environnement, l'environnement paraît jouer un rôle dominant sur le recrutement annuel (4.2) et la dynamique générale de la ponte (4.3.1). L'influence de la taille et de la démographie du stock apparaît sur la dynamique de ponte (4.3.1), mais aussi sur le recrutement lorsque l'on considère une échelle pluriannuelle (4.3.2).

Schéma de fonctionnement du système d'interaction stock-environnement

le paradigme de la roue de casino

Les propriétés du système d'interaction stock-environnement décrites par le simulateur peuvent être rassemblées selon un paradigme illustrant son fonctionnement.

Nous nous excusons d'avance auprès des lecteurs allergiques aux métaphores sur les jeux de hasard (dont l'auteur précise qu'il n'est pas friand). Cette présentation vise à rassembler un bon nombre de propriétés du système sous une forme imagée.

La saison de jeu est définie par des contraintes physiques et biologiques où la température joue un rôle essentiel (réchauffement printannier des eaux et forte productivité biologique). Ces contraintes font que l'espace de jeu se décale progressivement vers le nord.

Le jeu se rapproche de celui de la roue de casino. Le stock est composé de deux types de joueurs, aux stratégies distinctes :

- les gros anchois (âge 2+) ou "anchois cigares" (du nom que leur donne la profession) disposent d'un capital (énergétique) plus important, transformable en billes (œufs). Ils font donc un maximum de parties, sur l'ensemble de la saison (de ponte). Ils peuvent ainsi placer leurs billes (œufs) de manière variable à chaque partie. Ils les disposent aux places supposées les plus favorables (celles qui coûtent cher). Ils n'hésitent pas à dépenser leur capital, sachant que c'est probablement leur dernière saison de jeu (mortalité massive après la deuxième année).
- Les petits anchois (âge 1) ou "cigarillos" disposent d'un capital (énergétique) plus réduit, transformable en billes (œufs). Ils choisissent donc de ne jouer qu'un nombre limité de parties, au cœur de la saison (gains plus favorables en moyenne) et de disposer leurs billes à des emplacements peut-être moins favorables mais moins coûteux (les panaches à la côte, où ils trouvent une nourriture abondante). Ils ne souhaitent pas forcément dépenser tout leur capital (énergétique) car ils ont des chances de pouvoir jouer une deuxième saison (en moyenne un tiers d'entre eux atteindra l'âge 2).

Tous les joueurs jouent les mêmes numéros (les zones de nourriceries sur la partie externe du plateau continental, située en majorité dans la partie interne de la roue). Les jeux sont faits. La roue de casino (environnementale) est lancée : en fait elle ne s'arrête jamais de tourner (un demi-tour de la roue fait trois mois, durée de la dérive, donc de chaque partie).

Le centre de la roue correspond au centre du gyre principal (zone de rétention "nord", sur le plateau au nord de 45°N). La durée et l'intensité des vents de secteur ouest correspond à la vitesse de rotation ou l'inertie de la roue, qui induit la force centrifuge éjectant les billes (œufs) vers l'extérieur (large). Les effets négatifs de l'intensité des vents (chute de température néfaste à la croissance) s'ajoutent à ceux de leur direction (advection). La plupart des billes sont éjectées au-delà du plateau continental et perdues (mortalité massive, gain nul). Plus l'inertie est importante, plus la force centrifuge est grande et plus le nombre de billes éjectées est important, notamment celles situées vers la périphérie (places les moins coûteuses : zones plus côtières et plus au sud, au transport plus rapide et plus instable). Certaines billes de la partie externe (côtières) bénéficient parfois d'effets de bordure (le long des côtes française puis espagnole) les maintenant dans des zones favorables.

Les parties sont lancées quotidiennement (l'anchois pond de façon nocturne) et se prolongent chacune environ trois mois. Les gains sont comptabilisés en fin de saison. Ils sont très variables et essentiellement liés et sensibles au mouvement de la roue, qui dépend d'un régime des vents doublement variable, pendant la saison et d'une année sur l'autre. Ce qui fait que l'effet des différentes stratégies et même l'effet du nombre de joueurs (au-dessus d'une limite inférieure) sur le niveau annuel des gains sont difficilement décelables. La morale de l'histoire est que les gains sont chaque année entièrement redistribués à la génération future.

Perspectives d'évolution du système

Comment ce système est-il susceptible d'évoluer ? L'utilisation du simulateur se révèle délicate pour répondre à cette question. Le système est susceptible d'évoluer sous l'effet de l'environnement. On pourrait distinguer des évolutions a priori positives (réchauffement des eaux qui favoriseraient les frayères du nord, moins advectives) ou négatives (augmentation de la fréquence des dépressions tardives et estivales, défavorables à l'ensemble de la population). Mais ces évolutions ne peuvent se produire de manière isolée, indépendante des autres paramètres : un changement ou un "glissement" de régime climatique (regime shift) entraînerait à la fois des modifications de l'intensité des paramètres hydrologiques forçants (effets sur la croissance) mais également de la circulation dans le région (effets sur le transport) .

Un glissement de régime défavorable au stock correspondrait à un changement rendant peu propice au recrutement la majeure partie de l'aire de ponte actuelle. Le maintien du stock dans ces conditions dépend alors sans doute de manière plus cruciale des individus (âge 2+) présentant une stratégie de ponte plus extensive et plus opportuniste, à même de faire redémarrer le stock à partir de lieux de ponte marginaux mais rendus plus favorables (par exemple, la zone cantabrique dans le cas d'une succession d'années du type 1998). C'est-à-dire de joueurs fréquentant d'autres aires de jeu, annexes, mais qui s'apprécieraient au fur et à mesure que les places les plus courues se déprécieraient.

C'est peut-être ce qui s'est produit dans la période 1970-1990 (effondrement du stock espagnol, développement de la pêche française). L'évolution inverse pourrait se produire dans le cas d'une succession d'années de type 1998, favorables a priori aux zones de pontes cantabriques (les régimes d'ouest paraissant ralentir l'advection vers la Galice, cf. 4.2.2. et Fig. 4.23). Dans ces situations extrêmes, l'évolution du système est susceptible de dépendre du stock : l'abondance de la classe d'âge 2+ constitue vraisemblablement une variable importante pour sa reconstitution (cf. Marteinsdottir et Thorarinsson 1998).

Ces simulations soulignent les conséquences des stratégies des classes d'âge (ponte) et des histoires de vie des différentes micro-cohortes (survie) soumises à la variabilité de l'environnement. Le simulateur biophysique fait ainsi ressortir une structuration de la population en différentes entités (cf. fig. 4.23), structuration liée à la dynamique pluriannuelle du recrutement et potentiellement influente sur l'évolution du stock.

Conclusion générale

Apports de la démarche mise en oeuvre

Le *premier apport* de l'approche développée dans cette thèse répond à son objectif appliqué : la **modélisation** du processus de recrutement de l'individu à la population et le calcul d'un **indice intégré** de prévision du nombre d'adultes d'âge 1 l'année $n+1$, dont dépend directement la pêche. L'indice de recrutement calculé à l'aide du modèle biophysique constitue un indicateur utilisable dans le cadre de la gestion des pêches, pour la détermination des Totaux Admissibles de Captures annuels.

Par rapport à l'indice de corrélation (cf. partie 1), il constitue un outil plus lourd (données de forçage plus nombreuses, importance de la qualité de la calibration du modèle lagrangien, temps de calcul plus important) mais vraisemblablement plus précis et fiable (cf. partie 3 pour les prévisions sur la série 1997-1999), car il intègre un ensemble de mécanismes de manière plus fine (dont la dimension essentielle du transport).

Ce résultat montre les progrès permis par l'utilisation des modèles hydrodynamiques en halieutique et constitue une nouvelle étape dans l'objectif d'intégrer la variabilité environnementale à la gestion des pêches.

Le *second apport* de la démarche mise en oeuvre correspond à la connaissance apportée sur les **mécanismes** déterminant l'essentiel de la variabilité du recrutement :

- influence de la variabilité du régime des vents sur la circulation et la rétention des micro-cohortes dans des habitats favorables à la survie (accores)
- influence (secondaire sur la série étudiée) de l'intensité des vents (turbulence) sur la survie (amplifiant l'effet négatif des régimes d'ouest).

Ce résultat plaide en faveur de la prise en compte explicite, dans les études sur le recrutement, des échelles spatiales et temporelles et des mécanismes physiques majeurs forçant la variété des processus biologiques impliqués dans la survie des jeunes stades.

Le *troisième apport* de la démarche est constitué par la connaissance apportée sur les propriétés de l'**interaction** entre la **population** (influyente sur la ponte) et l'**environnement** (influent sur la survie des micro-cohortes) :

- déterminisme de la dynamique de ponte décrit par le modèle biophysique (stratégie évolutive adaptée aux contraintes imposées par la température et les systèmes de rétention)
- déterminisme de la dynamique de ponte non décrit par le modèle biophysique (comportements de ponte des différentes classes d'âge liés à la physiologie des adultes et à la productivité des panaches, taille et démographie de la population)
- ordres de grandeur dans la dynamique de la population (biomasse efficace, test théorique de scénarios environnementaux)
- influence théorique de la dynamique de ponte (liée à l'importance relative et aux stratégies de ponte distinctes des différentes classes d'âge) sur le recrutement à court et moyen terme.

A travers ces résultats, un stock apparaît comme la somme d'entités de population ou de micro-cohortes aux histoires de vie différentes, dont les stratégies distinctes sont sélectionnées à chaque cycle reproductif par l'environnement (et la pêche). L'étude des mécanismes du recrutement à une échelle pluriannuelle peut contribuer (comme l'approche génétique) à définir ces entités essentielles de la dynamique de la population en interaction avec l'environnement.

Limites de la démarche mise en oeuvre

L'approche développée dans cette thèse repose sur une série de modèles ajustés sur des données, donc sensibles à la qualité et au caractère représentatif de celles-ci. Une *première limite* de la démarche correspond alors à la question de l'**extrapolation**. On utilise un nombre nécessairement limité d'observations pour ajuster des modèles qui vont ensuite être utilisés en simulation sur des intervalles de temps, d'espace et de valeurs des paramètres plus étendus que ceux de l'ajustement. Après analyse (cf. 2.4.4 et 4.3.1), on peut considérer que l'écart entre les intervalles d'ajustement et de simulation sont relativement réduits pour l'essentiel des trajectoires simulées. Il est toutefois essentiel de disposer d'un plus grand nombre de données

biologiques, afin de pouvoir ajuster les différents modèles sur des données de couplage le long de trajectoires explorant une plus large gamme de la variabilité des interactions physique-biologie.

Une *seconde limite* de la démarche tient au principe de **simplification** intrinsèque à la modélisation. L'ensemble des modèles (le simulateur) représente un monde virtuel dont les propriétés et les règles sont plus simples que celles du monde réel. On peut ainsi lister une série (non exhaustive) d'éléments ou de processus qui sont absents du simulateur :

- des processus physiques liés à la circulation générale (courants de pente en profondeur, influents aux accores plus au large)
- des processus liés au transport à une échelle inférieure à celle considérée (influence des processus diffusifs sur le transport ; distribution verticale des œufs, larves et juvéniles, susceptible si elle s'écarte de la moyenne (0-30m) de jouer notamment sur la rapidité du transport vers le large ; tourbillons à petite échelle liés au panaches, susceptibles de concentrer les larves/leur nourriture)
- des processus biologiques peu ou non liés aux variables physiques influentes dans le modèle biophysique (variabilité inter-annuelle de la ponte, abondance de proies de taille adaptée à l'alimentation aux différents stades de développement, influence de la prédation, phénomènes de densité-dépendance, physiologie de la ponte en fonction de l'âge, démographie et taille du stock)

Les choix de modélisation résultent d'une volonté d'utiliser un minimum de paramètres issus d'études extérieures au système considéré et de trouver un compromis entre la complexité des modèles et leur capacité opérationnelle. La validité des choix de modélisation peut être évaluée à l'aide d'études complémentaires de sensibilité des modèles aux éléments absents du simulateur.

Perspectives

Une méthode générique, transférable à d'autres cas d'étude

L'approche développée dans cette thèse est fondée sur l'utilisation et le couplage de données physiques et biologiques.

Les données physiques sont issues de simulations effectuées à l'aide d'un modèle hydrodynamique forcé et calibré par des données d'observation météorologiques et hydrologiques. Par rapport à l'utilisation d'outils d'observation, même sophistiqués (images satellitales, campagnes océanographiques), le modèle hydrodynamique représente un progrès considérable. En décrivant la circulation, il permet de calculer les résultats, sous la forme de variables physiques, de l'interaction des différents systèmes forçants (marée, vent, rayonnement solaire, apports d'eau douce par les fleuves), donc de donner une vision de l'environnement physique du poisson. Tournant en continu, il permet de réaliser l'intégration des processus physiques dans l'espace et dans le temps, dimensions essentielles pour étudier le phénomène de recrutement.

Les données biologiques sont issues de campagnes à la mer : campagnes d'évaluation du stock (adultes par acoustique-pêche, œufs par pompage ou traits verticaux) ou d'écologie halieutique (larves et juvéniles). Les plans d'échantillonnage utilisés sont simples (réseaux de points de pêche), l'acquisition de données nécessite plusieurs actions successives, plus ou moins simples à réaliser (prélèvement, identification et comptage, extraction et lecture des otolithes pour les larves et les juvéniles).

Ce type de simulations hydrodynamiques et ce type de données biologiques sont déjà ou seront prochainement disponibles pour d'autres régions et d'autres stocks. En ce sens, la démarche utilisée est parfaitement transférable à d'autres espèces et cas d'étude.

Validation et utilisation opérationnelle

Au fil des étapes de la démarche mise en œuvre, différents éléments de validation ont pu être utilisés :

- données issues de la pêcherie ciblant les juvéniles (modèle de transport)
- données de croissance otolithaire d'individus supplémentaires (modèle de croissance)
- ordres de grandeur issus d'études sur une espèce voisine (modèle de survie)
- estimations annuelles du recrutement (résultat intégré des modèles de ponte, transport, croissance et survie)

Ces éléments de validation sont bien entendu lacunaires. La validation du modèle de transport doit être complétée par des expériences de suivi de bouées réelles (programme en cours pour les années 2004 et 2005) et des expériences de simulation intégrant la diffusion (cf. 2.3.3.). La validation des modèles de croissance et de survie nécessite un plus grand nombre de données biologiques de couplage, permettant d'explorer une plus large gamme de la variabilité des interactions physique-biologie. La validation de l'indice de recrutement issu du modèle biophysique doit être poursuivie, par le calcul et l'évaluation de ses performances sur une plus longue série d'années.

Au stade actuel, l'indice de recrutement issu du modèle biophysique, à l'instar de l'indice de corrélation (cf. partie 1.3.), peut être utilisé de manière qualitative par les groupes de travail proposant, chaque automne, des Totaux Admissibles de Captures pour l'année suivante aux instances européennes. Les études complémentaires de validation permettent à terme d'envisager l'utilisation quantitative d'un tel indice de recrutement. L'effort de pêche pourrait alors de façon annuelle être ajusté à l'abondance prévue de la population, pour prévenir en particulier les cas d'effondrement du stock (par les effets combinés de mauvais recrutement et de surpêche, cf. introduction).

Dans cet objectif, une méthode alternative consiste à réaliser des campagnes d'évaluation des pré-recrues. Cette méthode présente un certain nombre de désavantages (coût, fiabilité, étendue des zones de nourriceries) qui la rendent peu adaptée au cas étudié. Elle ne permet pas en outre de répondre aux objectifs scientifiques de la modélisation entreprise dans cette thèse.

Mécanismes biologiques du recrutement et modèles de population

Cette étude a montré l'influence essentielle sur le recrutement de processus hydrodynamiques, comme le transport lié au régime des vents et la rétention des individus au sein de zones favorables définies par leurs caractéristiques physiques (stratification, température). Une étape suivante sur le plan scientifique consiste à expliciter les mécanismes biologiques liés à ces processus physiques influents sur le recrutement.

Des études ultérieures pourraient en particulier permettre de :

- préciser le fonctionnement trophique, en termes de productivité biologique et de prédation, des masses d'eau du large et du plateau, pour mieux interpréter les contrastes constatés dans la survie des larves et juvéniles
- quantifier les processus d'enrichissement liés aux upwellings côtiers, pour mieux évaluer leur influence éventuelle sur le recrutement
- caractériser les avantages trophiques liés aux systèmes de panaches pour les jeunes adultes (influence sur la localisation et la dynamique des pontes) et/ou les larves (influence possible sur leur condition et leur survie).

La mise au point de modèles de production biologique couplés à des modèles hydrodynamiques constitue une voie prometteuse vis-à-vis de ces objectifs.

La dernière partie de cette thèse a enfin souligné l'influence sur la dynamique de la population de lots d'individus vivant dans des habitats distincts (micro-cohortes de larves et de juvéniles transportés au sein d'habitats favorables à la survie, adultes d'âge 2+ tendant à disperser les pontes dans le temps et dans une variété d'habitats). Cette hétérogénéité de la population a vraisemblablement des implications sur sa dynamique temporelle (abondance) et spatiale (aire de répartition), comme par exemple certains mécanismes de maintien du stock (cf. 4.3.3.). La construction de véritables modèles de populations en lots d'individus aux caractéristiques physiologiques, écologiques (voire génétiques) distinctes est un prolongement possible de ces travaux. Ces considérations soulignent l'intérêt, en termes de gestion, de la conservation non seulement d'un niveau de biomasse féconde mais aussi de structures essentielles de population et d'habitats.

La modélisation explicite dans le temps et dans l'espace des processus de ponte et de recrutement, permise par le couplage de modèles biologiques à des modèles hydrodynamiques, est donc porteuse de nombreux progrès dans la compréhension de la dynamique des populations et dans la gestion des ressources halieutiques.

Bibliographie

- Allain, G., Petitgas, P., Lazure, P. and Grellier, P. (2001) The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fish. Oceanogr.*, 10: 151-163.
- Allain, G., Petitgas, P., Lazure, P. and Grellier, P. (2001b) The transport of anchovy larvae and juveniles across the Bay of Biscay studied using otolith increments and a 3D hydrodynamic model *ICES CM 2001/W:01*: 18 p.
- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P. and Lazure, P. (2003). The selection process from larval to juvenile stages of anchovy in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fish. Oceanogr.*, 12:4/5, 407-418.
- Anderson, J.T. (1988) A review of size-dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest. Atl. Fish. Sci.* 8: 55-66.
- Bailey, K.M. and Houde, E.D. (1989) Predation on eggs and larvae and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.* 79: 303-309
- Bakun, A. (1973) Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. National Marine Fisheries Service.Com74-50004: 1-104.
- Bakun, A. (1996) *Patterns in the Ocean : Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. San Diego: University of California Sea Grant.
- Bartsch, J. (2002) Modelling the temperature mediation of growth in larval fish. *Fish.Oceanogr.* 11:5, 310-314.
- Bartsch, J. and Coombs, S. h. 2001. An individual-based growth and transport model of the early life-history stages of mackerel (*Scomber scombrus*) in the eastern North Atlantic. *Ecological Modelling*, 138 : 127-141.
- Beamish, R., McFarlane, G. and King, J. (2000). Fisheries climatology: Understanding decadal scale processes that naturally regulate British Columbia fish populations. In *Fisheries Oceanography*, Harrison P. and T. Parsons (Eds), Blackwell Science, pp. 94-139.
- Bergeron, J.P. (1997) Nucleic acids in ichthyoplankton ecology : a review with emphasis on recent advances for new perspectives. *J. Fish Biol.* 51 (suppl. A): 284-302.
- Bergeron, J.-P. (2000) Effects of strong winds on the nutritional condition of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay, NE Atlantic, as inferred from an early field application of the DNA/C index. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 249-255.
- Bertram, D.F. (1993) Growth, development and mortality in metazoan early life histories with particular reference to marine flatfish. PhD thesis, McGill University, Montreal.
- Beyer, J.E. and Laurence, G.C. (1981) Aspects of stochasticity in modelling growth and survival of clupeoid fish larvae. *Rapp.P.-v. Cons.Int. Explor. Mer.* 178 : 17-23.
- Blaxter, J.H. and Hunter, J.R. (1982) The Biology of Clupeoid Fishes. *Adv. Mar. Biol.* 20:1-223.

- Borja, A. Uriarte, A., Valencia, V., Motos, L., and Uriarte, A. (1996) Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2): 179-192.
- Bourriau, P. (1991) The "Carré Net". ICES CM 1991/L:53 (poster)
- Boyra, G., Rueda, L., Coombs, S.H., Sundby, S., Ådlandsvik, B., Santos, M. & Uriarte, A. (2003) Modelling the vertical distribution of eggs of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*). *Fisheries Oceanography* 12 (4-5), 381-395.
- Brophy D. & Danilowicz B. (2003) The influence of pre-recruitment growth on subsequent growth and age at first spawning in Atlantic herring (*Clupea harengus*, L.). *ICES Journal of Marine Science* 60: 1103-1113.
- Butler, J.L. and Nishimoto, R.N. (1997) Growth and cohort dynamics of larval Pacific Hake (*Merluccius productus*) *CalCOFI Rep.*, vol. 38: 63-68.
- Cabanas J., Lavín A., García M., Gonzalez-Pola C. & Tel Pérez E. (2003) Oceanographic variability in the northern shelf of Iberian Peninsula, 1990-1999. *ICES Marine Science Symposia* 219: 71-79.
- Campana, S.E., Gagné, J.A. and Munro, J. (1987) Otolith microstructure of Larval Herring (*Clupea harengus*) : Image or Reality ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1922-1929.
- Campana, S.E. and Hurley, P.C.F. (1992) An age- and temperature-mediated growth model for Cod and Haddock larvae in the Gulf of Maine. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 603-613.
- Campana, S.E. and Jones, C.M. (1992) Analysis of otolith microstructure data. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117: 73-100.
- Cermeño, P., Uriarte, A., de Murguía, A. M. and Morales-Nin, B. (2003) Validation of daily increment formation in otoliths of juvenile and adult European anchovy. *Journal of Fish Biology* 62 (3), 679-691.
- Chambers, R. and Trippel, E. (1997) *Early Life History and recruitment in fish populations*. Chapman and Hall, London, 596p.
- Checkley, D., Peter, J., Ortner, P., Settle, L. and Cummings, S. (1997) A continuous underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography*, 6: 58-73.
- CIEM (2003) Report of the working group on the assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy. ICES CM 2003/ACFM:06
- Corten, A. 1986. On the causes of the recruitment failure of herring in the central and northern North Sea in the years 1972-1978. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 42: 281-294.
- Csirke, J. (1995) Fluctuation in abundance of small and mid-size pelagics. *Sci. Mar.* 59 : 481-490.
- Cury, P. and Roy, C. (1989) Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 670-680.
- Cushing, D.H., and Harris, J.G.K. (1973) Stock and recruitment and the problem of density dependence. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 164: 142-155.
- Cushing, D.H. (1975) *Marine ecology and fisheries*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 215 pp.

- Cushing, D. (1995) *Population production and regulation in the sea: a fisheries perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, 354p.
- DeAngelis, D.L. and Gross L.J. (1992). *Individual-based models and approaches in ecology. Populations, communities and ecosystems*. Chapman & Hall, New York, 525p.
- Denman, K. (2000) Can we see the future? In *Fisheries Oceanography*, Harrison P. and T. Parsons (Eds), Blackwell Science, pp. 140-145
- Draper, N.R. and Smith, H. (1998) *Applied Regression Analysis*. New York: Wiley & Sons.
- Eklund J., Rajasilta M. & Laine P. (2001) Growth pattern of Baltic herring in relation to spawning time. In: *Herring: expectation for the new millennium* (eds. F. Funk, J. Blackburn, D. Hay, A. Paul, R. Stephensen, R. Toresen & D. Witherell) pp. 155-170. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-04, 800pp, Fairbanks.
- Folkvord, A., Rukan, K., Johannessen, A. and Moksness, E. (1997) Early life history of herring larvae in contrasting feeding environments determined by otolith microstructure analysis. *J.Fish.Biol.* 51 (A): 135-154.
- Gallego, A., Heath, M.R., Mackenzie, E. and Cargill, L.H. (1996) Environmentally induced short-term variability in the growth rates of larval herring. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 11-23.
- Gallego, A., Heath, M.R., Basford, D.J. and Mackenzie, B.R. (1999) Variability in growth rates of larval haddock in the northern North Sea. *Fish. Oceanogr.* 8(2): 77-92.
- Garcia, A. and Palomera, I. (1996) Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin. *Sci. Mar.* 60 (Supl.2): 155-166.
- Garcia, A., Cortes, D. and Ramirez T. (1998) Daily larval growth and RNA and DNA content of the NW Mediterranean anchovy *Engraulis encrasicolus* and their relations to the environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166: 237-245.
- Gil J. (2003) Changes in the pattern of water masses resulting from a poleward slope current in the Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 57: 1139-1149.
- Gil J. & Sánchez F. (2003) Aspects concerning the occurrence of summer upwelling along the southern Bay of Biscay during 1993-2000. *ICES Marine Science Symposia* 219: 337-339.
- Gutierrez, E. and Morales-Nin, B. (1986) Time series analysis of daily growth in *Dicentrarchus labrax* L. otoliths. *J. Expl. Mar. Biol. Ecol.* 103: 163-179
- Hainbucher, D. and Backhaus, J. 1999. Circulation of the eastern North Atlantic and north-west European continental shelf – a hydrodynamic modelling study. *Fisheries Oceanography*., 8 (Suppl.1): 1-12
- Hare, J.A. and Cowen, R.K. (1997) Size, growth, development and survival of the planktonic larvae of *Pomatomus saltatrix*. *Ecology*, vol. 78, 8: 2415-2431.
- Hartmann, H., Nejtgaard, J., Thivent, V. (1998) Utilisation du microzooplancton par leurs prédateurs: larves d'anchois et copépodes. Rapport Final. IFREMER contrat universitaire n° 985511114, 55p
- Hastie, T.J. and Tibshirani, R.J. (1990) *Generalized Additive Models*. Monographs on Statistics and Applied Probability 43. Chapman & Hall, London.

- Heath, M. and Gallego, A. (1997) From the biology of the individual to the dynamics of the population: bridging the gap in fish early life studies. *J. Fish Biol.* 51 (Suppl. A) : 1-29.
- Heath, M. and Gallego, A. (1998) Bio-physical modelling of the early life stages of haddock, *Malanogrammus aeglefinus*, in the North Sea, *Fish. Oceanogr.* 7(2): 110-125.
- Hermann, A.J., Hinckley, S., Megrey B.A. and Napp, J.M. (2001) Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *ICES J. Mar. Sci.* 58 : 1030-1041.
- Hermida, J., Lazure, P., Froidefond, J.M., Jegou, A.M. and Castaing, P. (1996) Seaward dispersion of Gironde estuarine waters onto Aquitanian continental shelf from hydrological satellite and numeric data. *Oceanol. Acta* 21: 209-211.
- Hinckley, S., Hermann, A.J. and Megrey, B.A. (1996) Development of aspatially-explicit, individual-based model of marine fish early life history. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 139: 47-68.
- Hinckley, S., Hermann, A., and Megrey, B. 2000. An evaluation of the utility of spatially explicit biophysical models in recruitment studies: the FOCI example. *ICES CM 2000/N:12*
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 1: 5-38.
- Horwood, J. (2000) Regime shifts and fisheries management. *ICES CM 2000/X: 05*
- ICES (2003) Report of the working group on the assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy. *ICES CM 2003/ACFM:06*
- Houde, E.D. (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2: 17-29.
- Houde, E.D. (1997) Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *J. Fish. Biol.* 51 (Suppl. A): 52-83.
- Hovenkamp, F (1992) Growth-dependant mortality of larval plaice in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 95-101
- Hunter J. & Roderick L. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 79: 215-230.
- Hutchings J. (2002) Life histories of fish. In: *Handbook of Fish Biology and Fisheries* (eds. P. Hart & J. Reynolds) pp. 149-174. Blackwell Science, Oxford.
- Jégou, A.M. and Lazure, P. (1995) Quelques aspects de la circulation sur le plateau atlantique. *Actas del IV Col. Int. Ocean. Del Golfo de Vizcaya 1994*.
- Jégou, A.M., Dumas, F. and Lazure, P. (2001) Modelling the Adour plume with a 3D hydrodynamic model. In : *Actes du VIIe Colloq. Intern. Océan. Golfe de Gascogne*. J. d'Elbée and P.Prouzet (eds). Editions Ifremer, Actes Colloq. 31: 49-54.
- Junquera, S. (1986) Changes in the anchovy fishery of the Bay of Biscay in relation to climatic and oceanographic variations in the north atlantic. *Int. Symp. Long Term Changes in Marine Fish Populations*, Wyatt T. and Larrañeta M. (Eds), Vigo.

- Kourafalou, V. H., Lee, T. N., Oey, L. Y. and Wang, J.D. (1996) The fate of river discharge on the continental shelf. 2. Transport of coastal low salinity waters under realistic wind and tidal forcing. *J. Geophys. Res.* Vol. 101: 3435-55.
- Koutsikopoulos, C. and Le Cann, B. (1996) Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2): 9-19.
- Labry C., Herbland A., Delmas D., Laborde P., Lazure P., Froidefond J-M., Jégou A.M., Sautour B. (2001) Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the bay of Biscay. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 212 : 117-130.
- Langenberg, H. (1997) Interactions of wind and density driven currents in North Sea Regions Of Freshwater Influence – a model study. *Journal of Marine Systems* 12: 157-170.
- Larkin, P. (1996) Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 139-164.
- Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current : identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 173: 212-230.
- Lazure, P. and Jégou, A.-M. (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta* 21, (2): 165-177.
- Leggett, W.C. and Deblois, E. (1994) Recruitment in marine fishes : is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages ? *Neth. J. Sea Res.* 32: 119-134.
- Leising, A.W. and Franks, P.J.S (1999) Larval Atlantic cod and haddock growth on Georges Bank: a model with temperature, prey size and turbulent forcing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 26: 25-36.
- Lo, N.C.H., Smith, P.E. and Butler, J.L. (1995) Population growth of northern anchovy and Pacific sardine using stage-specific matrix models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127 : 15-26.
- Longhurst, A. (1998) Cod : perhaps if we all stood back a bit. *Fisheries Research*, 38: 101-108.
- Lynch, D., Naimie, C. and Werner, F. (1996) Comprehensive coastal circulation model with application to Gulf of Maine. *Continental Shelf research*, 16: 875-906.
- Mackenzie, B.R., Miller, T.J., Cyr, S. and Leggett, W.C.. (1994) Evidence of a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates. *Limnol. Oceanogr.* 39(8) : 1790-99.
- MacKenzie, B. R. (2000) Turbulence, larval fish ecology and fisheries recruitment: a review of field studies. *Oceanologica Acta* 23: 357-375
- Mann, K. and Lazier, J. (1991) *Dynamics of Marine Ecosystems : Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Science, Boston, 459p.
- Mann, K. (2000) Environmental effects on fish stocks. In *Fisheries Oceanography*, Harrison P. and T. Parsons (Eds), Blackwell Science, pp. 140-145
- Marshall, J., Hill, C., Prelman, L. and Adcroft, A. (1997) Hydrostatic, quasi-hydrostatic, and non-hydrostatic ocean modelling. *J. Geophys. Res.* Vol. 102: 5733-52.
- Marteinsdottir, G. and Thorarinsson, K. (1998) Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic Cod by including the age diversity of the spawners. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 6, 1372-1377.

- Meekan, M.G. and Fortier, L. (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 25-37 .
- Megrey, B., Hollowed, A., et al. (1996) Contributions of FOCI research to forecasts of year class strength of walleye pollock in Shelikof Strait, Alaska. *Fisheries Oceanography* 5 (Suppl.1): 189-203.
- Millán M. (1999) Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research* 41: 73-86.
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A. et al. (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657-1670.
- Miller, T.J. (1997) The use of field studies to investigate selective processes in fish early life history. In: *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. R.C. Chambers and E.A. Trippel (eds.) London: Chapman & Hall, pp. 197-223.
- Motos, L., Uriarte, A., et al. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.). *Scientia Marina* 60 (Suppl.2): 117-140.
- Mullin M. (1993) *Webs and scales : physical and ecological processes in marine fish recruitment*. Washington Sea Grant Program, University of Washington Press, Seattle. 135 pp.
- Mullon, C., Fréon, P., Parada, C., Van der Lingen, C. and Huggett, J. (2003) From particles to individuals : modelling the early stages of anchovy in the southern Benguela. *Fish. Oceanogr.* 12 :4/8, 396-406.
- Myers, R. 1998. When do environment recruitment relation work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8: 285-305.
- Painting, S., Hutchings, L., et al. (1998) Environmental and biological monitoring for forecasting anchovy recruitment in the southern Benguela upwelling region. *Fisheries Oceanography*, 7: 364-374.
- Palomera, I., Morales-Nin, B. and Lleó, J. (1988) Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the Western Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* 99: 283-91.
- Palomera, I. (1991) Vertical distribution of anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* in Western Mediterranean. *ICES CM* 1991/L:31
- Parada, C., Van der Lingen, C., Mullon, C., and Penven, P. (2003) The effect of buoyancy on the transport of anchovy eggs from spawning to nursery grounds in the Southern Benguela. *Fish. Oceanogr.* 12 :1-15.
- Pepin, P. and Myers, R.A. (1991) Significance of egg and larval size to recruitment variability of temperate marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1820-1828.
- Pepin, P., Shears, T.H. and de Lafontaine, Y. (1992) Significance of body size to the interaction between a larval fish (*Mallotus villosus*) and a vertebrate predator (*Gasterosteus aculeatus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 1-12.
- Peterman, R.M. and Bradford, M.J. (1987) Wind speed and mortality rate of a marine fish, the Northern Anchovy. *Science*, vol. 235.

- Peterman, R.M., Bradford, M.J., Lo, N.C.H. and Methot, R.D. (1988) Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of Northern Anchovy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 8-16.
- Petitgas, P. (2003) L'anchois dans le golfe de Gascogne : une ressource fluctuante sous dépendance environnementale, des outils nouveaux d'océanographie halieutique pour sa prévision. In *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes. Rapport sur la science et la technologie pour l'Académie des Sciences n°17*: 163-171.
- Petitgas, P., Massé, J., Planque, B., et al. (2001) FOREVAR: meso-scale environmental forcing and variability of pelagic populations in the bay of Biscay. *GLOBEC Newsletter*, 7(2): 28-30.
- Petitgas, P., Allain, G. and Lazure, P. (2002) A recruitment index of anchovy in Biscay for 2003. Working document to the ICES working group on the assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy, September 2002, Copenhagen.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., et al. (2002) Estimating in situ daily fecundity by coupling CUFES to acoustics during fisheries surveys: exploration of the methods potential on anchovy and sardine in Biscay. ICES CM 2002/O:03
- Planque, B., Gohin, F., Jégou, A.-M., et al. (soumis). Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay: the 90s in the context of inter-decadal changes. *ICES Journal of Marine Science*.
- Planque, B. (2004) Pelagic habitats : tentative approaches to describe anchovy and sardine spawning habitats in the Bay of Biscay. SPACC meeting, Concepcion (Chile), January 2004.
- Pope, J. and Macer, C. (1996) An evaluation of the stock structure of North Sea cod, haddock, and whiting since 1920, together with a consideration of the impact of fisheries and predation on their biomass and recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 1157-1169
- Power, M. (1996) The testing and selection of recruitment distributions for North Atlantic fish stocks. *Fish. Res.* 25: 77-95.
- Ré, P. (1986) Otolith microstructure and the detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* (Portugal) 6: 9-17
- Ré, P. (1996) Anchovy spawning in Mira estuary (SW Portugal). *Sci.Mar.* 60 (sup.2)
- Rémond, J. (2001) Relations spatio-temporelles entre la distribution des œufs d'anchois et l'environnement physico-chimique dans le golfe de Gascogne. Rapport de DAA Halieutique.
- Ricker, W.E. (1979) *Growth rates and models*, p. 677-743. In W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett [ed.] *Fish Physiology*, Vol VIII., Academic Press, N.Y.
- Rose, K.A., Cowan, J.H., Clark, E.M., Houde, E.D. and Wang, S-B (1999) An individual-based model of bay anchovy in the mesohaline region of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185: 113-132.
- Rosenberg, A.A. and Haugen, A.S. (1982) Individual growth and size-selective mortality of larval turbot *Scophthalmus maximus* reared in enclosures. *Mar. Biol.* 72: 73-77.
- Sanford, L.P. (1997) Turbulent mixing in experimental ecosystem studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161: 265-293.
- Santos, A.M.P., Peliz, A., Dubert, J., Oliveira, P.B., Angelico, M.M. and Ré, P. (2004) Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine eggs and larvae off western Iberia : a retention mechanism. *Continental Shelf Research* 24 : 149-165.
- Shelton, P. (1992) The shape of recruitment distributions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1754-1761.

- Shepherd, J.G., Pope J.G. and Cousens R.D. (1984) Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 185: 255-267.
- Shepherd, J. and Pope, J. (2002) Dynamic pool models II: short-term and long-term forecasts of catch and biomass. In *Handbook of fish biology and fisheries*, Ed. by P. Hart and J. Reynolds, Blackwell Science, pp 164-189.
- Sinclair, M. (1988) *Marine populations : an Essay on Population Regulation and Speciation*. Seattle, WA: University of Washington Press, 252 pp.
- Sogard, S.M. (1997) Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes : a review. *Bull. Mar. Sci.* 60(3): 1129-1157.
- Sundby, S. (1997) Turbulence and ichthyoplankton : influence on vertical distributions and encounter rates. *Sci. Mar.* 61 (Suppl. 1): 159-176.
- Ulltang, Ø. (1998) Explanations and predictions in fisheries sciences - problems and challenges in a historical and epistemological perspective. *Fisheries Research*, 37: 297-310.
- Uriarte, A., Prouzet, P. and Villamor, B. (1996) Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2): 237-255.
- Uriarte, A., Sagarminaga, Y. Scalabrin, C., Valencia, V., Cermeno, P. (2001) Ecology of anchovy juveniles in the Bay of Biscay 4 months after peak spawning: do they form part of the plankton ? *ICES CM 2001/W:20*
- Venables, W.N. and Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer, 495 p.
- Werner, F.E., Page F.H., Lynch D.R., Loder J.W., Lough R.G., Perry R.I., Greenberg D.D. and Sinclair M.M. (1996) Influences of mean advection and simple behavior on the distribution of cod and haddock early life stages on Georges Bank. *Fish. Oceanogr.* 2:2 : 43-64.
- Werner, F.E., Perry, R.I., Lough, R.G., and Naimie, C.E. (1996) Trophodynamics and advective influences on Georges Bank larval cod and haddock. *Deep Sea Research II*, Vol. 43, No. 7-8.
- Werner, F.E., Mackenzie B.R., Perry R.I., Lough R.G., Naimie E.N., Blanton O.B. and Quinlan J.A. (2001) Larval trophodynamics, turbulence and drift on Georges Bank : a sensitivity analysis. *Sci. Mar.* 65 (sup.1): 99-115.

ANNEXE

Modèle hydrodynamique MARS3D étendu (Pascal Lazure, Ifremer DEL-AO, Brest)

A. Equations différentielles

Equations de Navier-Stokes :

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z} - fv = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\partial(n_z \frac{\partial u}{\partial z})}{\partial z} + F_x$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z} + fu = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{\partial(n_z \frac{\partial v}{\partial z})}{\partial z} + F_y$$

$$\frac{\partial p}{\partial z} = -\rho_0 g \left(1 - \frac{b}{g}\right)$$

où u, v sont les composantes horizontales de la vitesse et w la composante verticale dans le système de coordonnées (x, y, z) . L'accélération de la pesanteur est $g=9.81$, f est le paramètre de Coriolis, p la pression, n_z la viscosité turbulente, ρ la densité, b la flottabilité. F_x et F_y représentent la dissipation du mouvement par viscosité horizontale, ρ_0 est une densité de référence.

$$b = g \frac{\rho_0 - \rho}{\rho}$$

Equation de continuité :

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0$$

Equation de conservation du sel :

$$\frac{\partial DS}{\partial t} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(uS - K_x \frac{\partial S}{\partial x} \right)}{\partial x} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(vS - K_y \frac{\partial S}{\partial y} \right)}{\partial y} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(wS - K_z \frac{\partial S}{\partial z} \right)}{\partial z} = 0$$

Equation de conservation de la chaleur :

$$\frac{\partial DT}{\partial t} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(uT - K_x \frac{\partial T}{\partial x} \right)}{\partial x} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(vT - K_y \frac{\partial T}{\partial y} \right)}{\partial y} + \frac{\partial \mathcal{D} \left(wT - K_z \frac{\partial T}{\partial z} \right)}{\partial z} = 0$$

avec $D=H+\zeta$: hauteur d'eau totale (cf. B), S : salinité, T : température

Equation d'état :

$$\rho = f(T, S) \quad \text{avec } T : \text{température}, S : \text{salinité}$$

B. Conditions aux limites

En **surface**, la condition cinématique est satisfaite :

$$w = \frac{\partial \zeta}{\partial t} + u \frac{\partial \zeta}{\partial x} + v \frac{\partial \zeta}{\partial y}$$

ζ : élévation de la surface libre par rapport à une hauteur de référence

$$n_z \left(\frac{\partial u}{\partial z}, \frac{\partial v}{\partial z} \right) = (\tau_{sx}, \tau_{sy}) = \rho_a C_{da} \sqrt{u_w^2 + v_w^2} (u_w, v_w)$$

(τ_{sx}, τ_{sy}) sont les composantes de la tension du vent

ρ_a : densité de l'air, C_{da} : coefficient de frottement, (u_w, v_w) : composantes de la vitesse du vent

Flux de chaleur et de sel en surface :

$$\rho_0 K_{zz} \left(\frac{\partial T}{\partial z}, \frac{\partial S}{\partial z} \right) = \left(\frac{Q}{c}, 0 \right)$$

avec C : chaleur spécifique à pression constante, Q : bilan de chaleur à l'interface

Condition en surface pour le sel et la température :

$$\rho_0 K_{zz} \left(\frac{\partial T}{\partial z}, \frac{\partial S}{\partial z} \right) = (0, 0)$$

Au **fond**, les conditions aux limites s'expriment par :

$$w = u \frac{\partial H}{\partial x} + v \frac{\partial H}{\partial y}$$

H : topographie du fond

$$n_z \left(\frac{\partial u}{\partial z}, \frac{\partial v}{\partial z} \right) = \rho C_d \sqrt{(u^2 + v^2)} (u, v)$$

C_d est un coefficient de frottement

L'anchois, cet inconnu

Que sait-on au juste des anchois, ces poissons que l'on connaît surtout sous la forme de filets à l'huile ou au sel ? L'écrivain Brian Dole a médité de longues nuits sur cette coupable ignorance.

ORION MAGAZINE
Great Barrington (Massachusetts)

Ma fille de 6 ans dort avec son nounours, qui a exactement le même âge qu'elle. Mon fils de 3 ans dort avec son ballon de basket et son tigre en peluche, d'âge indéterminé. Mon autre fils, qui a aussi 3 ans, dort avec une boîte de filets d'anchois, de marque King Oscar, pêchés au large des côtes marocaines et distribués par la société new-yorkaise H.J. Company. Tous les soirs, il dort avec sa boîte d'anchois. Et il refuse de s'endormir s'il ne la sent pas sous sa joue droite.

La boîte rouge vif est ornée d'un portrait dessiné du roi Oscar, un barbu avunculaire aux allures de député bienveillant. Tous les soirs, lorsque Liam s'est enfin endormi, je lui retire doucement la boîte des mains et je l'examine. C'est une boîte de 56 grammes dont le couvercle s'ouvre avec une clé et qui contient "environ six filets (15 g)". Outre la bonne bouille du roi Oscar, ce que je préfère dans cette boîte est ce terme "environ" - une rare concession à l'ambiguïté de la parade juridique, mais l'approximation me plaît, pour toutes sortes de raisons nébuleuses.

Je reste donc assis dans le noir, ma boîte d'anchois entre les mains, à me poser une multitude de questions tout aussi nébuleuses : qu'est-ce que ce gamin peut bien trouver à ces anchois ? Comment expliquer

notre attrait pour d'étranges fétiches ? Comment des anchois décapités du Maroc ont-ils réussi à se frayer un chemin jusque sous l'oreiller de mon fils, dans l'Oregon ? D'ailleurs, que savons-nous des anchois, mis à part leur goût salé ? Et que savons-nous au juste de pratiquement toutes les créatures vivantes, et notamment de nous-mêmes ?

Prenons nos six bestioles en conserve. Les anchois appartiennent à la famille des engraulidés et peuvent être gros comme le pouce, dans le cas de l'anchois brésilien, ou comme l'avant-bras, pour l'anchois de Nouvelle-Guinée. Les anchois ne sup-

portent pas la captivité et ne survivent pas non plus très longtemps après avoir été pris dans des filets, ce qui fait que nous ne savons pas grand-chose d'eux, mais le peu que nous savons est fascinant :

- Ce sont sans doute les animaux de la faune marine qui ont l'ouïe la plus fine, et les fréquences qu'ils perçoivent sont précisément celles des battements de queue des autres poissons. Est-ce grâce à cette ouïe extraordinairement développée qu'ils se déplacent à toute allure en bancs compacts qui filent en se tortillant comme d'énormes créatures ? Nous l'ignorons.

- Leur nez présente un organe sensoriel qui n'a son équivalent chez aucun autre animal au monde. A quoi sert-il ? Personne ne le sait.

- Les complexes sensoriels de la tête de l'anchois forment également des réseaux denses dans leurs joues. Quelle est la fonction de ces réseaux ? Mystère !

- Pour se nourrir, les anchois gardent la bouche ouverte en sillonnant les océans par gigantesques bancs. Mais que mangent-ils, au juste ? Surprise : personne n'en a la moindre idée.

Parmi les espèces d'anchois, on trouve - pour le plus grand ravissement des pères méditatifs assis dans le noir au bord du lit de leur fils - l'anchois boucaulier (celui qui s'aventure le plus loin des côtes) et l'anchois aux dents de sabre (celui qui est muni, comme on s'en serait douté, de grandes dents et qui vit en solitaire). Et je ne parle pas du hareng loup, cousin de l'anchois, qui peut atteindre 1 mètre de long et qui est tellement bien pourvu en dents qu'il en a jusque sur la langue !

Un anchois est donc un être vivant tout aussi mystérieux que, par exemple, ce petit garçon qui dort avec des poissons. Et que puis-je prétendre véritablement savoir de mon fils ? Je connais certes certaines de ses petites manies, un peu son caractère, ses habitudes alimentaires particulières, le son mélodieux de sa voix, ses sanglots déchirants, l'emplacement de ses cicatrices et l'implantation de ses cheveux, ses genoux osseux. Mais pas grand-chose d'autre. C'est un homme, unique en son genre, doté d'un complexe sensoriel et d'un cœur que je ne puis qu'imaginer et tenter de vaguement savourer pendant les quelques précieux instants qu'il m'a été donné de nager à ses côtés.

En fait, c'est un peu un anchois - comme nous tous. Et je chante donc notre hymne collectif, salé, l'hymne de créatures rapides, mystérieuses, se déplaçant bouclée en bancs grégaires, tendant l'oreille, profitant au mieux de chacun de nos semblables et faisant tout notre possible pour éviter le hareng loup.

Brian Dole*

* Il a notamment publié un recueil d'essais intitulé *Crede* (St. Mary's Press, Minnesota, 1999).

▲ *Dessin de Christian Roux paru dans Une Reader, Minneapolis.*

