





École Doctorale des Sciences de la Mer Institut Universitaire Européen de la Mer

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

présentée par

Héctor VILLALOBOS ORTIZ

pour obtenir le titre de Docteur d'Université spécialité : Biologie Marine

Évolution de l'écosystème pélagique du Golfe de Gascogne pendant la période 1990-2003. Conséquences sur la capturabilité des espèces.

Soutenue le 6 mars 2008 devant le jury composé de Messieurs :

François GERLOTTO, Rapporteur, Directeur de Recherches, IRD
Erwan JOSSE, Directeur de thèse, Directeur de Recherches, IRD
Jean LAROCHE, Président, Professeur, UBO, IUEM, LEMAR
Jacques MASSÉ, Co-directeur de thèse, Chercheur, IFREMER
Gérard THOUZEAU, Examinateur, Chargé de Recherches CNRS, UBO, IUEM, LEMAR
Hans WACKERNAGEL, Rapporteur, Ingénieur, École des Mines de Paris

Remerciements

Mon séjour en France a été possible grâce à une bourse du CONACYT (*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* – Mexique) dont j'ai bénéficié de septembre 2002 à août 2004 dans le cadre du Programme de Coopération Scientifique et Technique franco-mexicain SFERE/CONACYT, patronné par le Ministère français des Affaires Etrangères. L'I.P.N. (*Instituto Politécnico Nacional* – Mexique), la COFAA-I.P.N. (*Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas*), ainsi que le CICIMAR-I.P.N. (*Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*), centre où je suis affecté, m'ont accordé le temps nécessaire pour poursuivre mes études en France.

Cette thèse achevée, il est temps de remercier très sincèrement tous ceux qui, d'une façon ou d'une autre, m'ont aidé à accomplir ce but. Dans cet exercice rétrospectif, j'offre mes sincères excuses s'il m'arrive d'oublier quelqu'un.

Tout au début de cette aventure, il y a Henri Poupon, ancien représentant de l'IRD au Mexique, qui a eu confiance en moi, et qui a catalysé l'idée de venir en France pour faire un doctorat. Henri a rendu possible la réalisation de deux missions pour participer aux réunions du Réseau Acoustique Caraïbes (Costa Rica en 2000 et Venezuela en 2001) et deux échanges scientifiques de courte durée en France (fevrier-mars 2001 et mai-juin 2002) pendant lesquels j'ai rencontré les chercheurs français qui ensuite m'ont accepté en tant que thésard. En plus de m'encourager pour arriver au but, Henri m'a honoré de son amitié. Je regrette seulement de ne pas avoir eu l'opportunité de discuter plus souvent avec lui. Merci aussi à Alice Poupon, qui nous a accueilli pour faire la découverte de leur beau pays. Michel Portais, successeur d'Henri à la représentation de l'IRD au Mexique m'a aussi donné son soutien.

Un grand merci à Erwan Josse, pour accepter de diriger cette thèse et pour se rendre disponible à chaque fois que j'ai eu besoin de conseil. Il a représenté impeccablement le rôle de directeur de thèse. Un grand merci aussi à Jacques Massé, co-directeur de cette thèse; mise à part l'excellent guide scientifique fourni par lui, il m'a accepté dans son bureau pendant quatre ans et m'a fait découvrir de nombreux aspects de la vie française. Mes sentiments de gratitude et d'amitié envers vous deux sont difficiles à exprimer.

Merci beaucoup à Mathieu Doray et Yves Désaunay, qui ont accompli la difficile tâche de faire la première lecture du manuscrit, de corriger mon français et le rendre compréhensible aux francophones. Toutes les erreurs qui demeurent dans cette thèse sont bien évidemment de ma faute.

Merci beaucoup à Pierre Petitgas, qui malgré son emploi du temps très chargé, m'a aidé à clarifier mes idées pour en arriver à débloquer cette thèse. Benjamin Planque, qui a participé au comité de pilotage de la thèse, a aussi apporté beaucoup à la réussite de ce travail, notamment dans l'analyse des donnés hydrologiques. Pierre Beillois, « guru » en Access et en ArcView, s'est rendu toujours disponible pour me dépanner tout le long de la thèse.

Merci à Christine Le Paul, toujours disponible avec ses connaissances en informatique. La formation Access qu'elle m'a dispensé à mon arrivée à Nantes m'a permis d'exploiter les statistiques de pêche. Merci à Hélène Beucher, qui m'a expliqué le fonctionnement de la base « statpeche » de l'IFREMER et m'a fourni les données brutes.

Merci à Anne Lebourges-Dhaussy et Jean Jacques Lévénez (IRD Bretagne), qui m'ont donné leur temps lors de réunions du comité de suivi de thèse. Ils ont toujours apporté des observations intéressantes et m'ont encourage afin d'arriver au but.

Arnaud Bertrand et Verena Trenkel ont de même participé au comité de suivi de thèse en apportant leurs points de vue scientifiques, ce qui m'a aidé à redresser le chemin.

Merci à François Gerlotto et Hans Wackernagel, rapporteurs de cette thèse, pour lire si soigneusement mon manuscrit dans un délai très court. Ses commentaires ont sans aucun doute enrichi ce travail. Merci de même à Jean Laroche et Gérard Thouzeau, pour faire partie du jury et apporter des commentaires très enrichissants.

Cette thèse est basée sur des campagnes scientifiques de prospection acoustique effectuées sur une période de 15 ans. Je souhaite donc remercier tout le personnel qui a participé, en particulier les commandants, équipages et scientifiques des missions PELGAS 2003, PELGAS 2004 et JUVAGA 2003. Parmi les scientifiques, je souhaite mentionner en particulier à Yves Verin, Yvon Gueneguan, Bernard Liorzou, Jean Louis Bigot et Erwan Duhamel pour leur camaraderie sur la Thalassa.

Je souhaite également remercier à tout le personnel, en poste ou de passage à l'ancien laboratoire ECOHAL (actuellement partie du département EMH), qui ont rendu mon expérience au bureau très agréable et qui m'ont aidé parfois à résoudre des problèmes particuliers de la thèse : Cathy Dejouy, Anne Comte, Isabelle Geffroy, Christine Maisonneuve, Sandrine Vaz, André Forest, Jean Charles Poulard, Jocelyn Martin, Jeremy Lobry, Patrick Grellier, Jean Pierre Bergeron, Daniel Halgand, Daniel Woehrling, Loïc Antoine, Paul Bourriau, Jacques Bertrand, Benoit Mesnil, Dominique Pelletier, Stephanie Maevas.

Merci à Annick Radenac et Marielle Bouildé de la bibliothèque de l'IFREMER Nantes, elles ont été très aimables ainsi qu'efficaces pour me trouver de nombreuses références bibliographiques. Merci à Brigitte Milcendeau, toujours souriante et aimable avec moi.

Un Merci très spécial à Olivier Berthelé, qui m'a fait améliorer ma « pronunciature » [sic] du français. Son sens de l'humour (même dans de situations disons... douloureuses) m'a fait sentir comme si j'étais chez moi. Pour le temps partagé, merci aux amis de l'escalade : Yoan Le Merrer et Alice James, ainsi qu'aux thésards et stagiaires du labo : Laure Pecquerie, Hilaire Drouineau, Youen Vermard, Anne Goarant, Yves Reecht, Chloé Delalande, Claire Macher, Sigrid Lehuta et Camille Gilliers.

Mes amis mexicains à Nantes, Cesar et Laura, Victor et Yamín, ainsi que les couples franco-mexicaines : Claudia et Frank, Pancho et Stéphanie, Daniel et Grethel, avec qui nous avons partagé de très précieux moments de joie et de fiesta! Merci beaucoup à Françoise Bichon, qui non seulement nous a loué un appartement très agréable mais nous a aussi distingué avec son amitié et nous a donné son soutien lors des situations difficiles.

Merci beaucoup à Léonie Desaunay, nos derniers mois en France ont été inoubliables grâce à toi et à Yves! On compte les jours pour vous retrouver.

De l'autre côté de l'Atlantique (plus précisément, dans le Pacifique mexicain), mon lien avec le CICIMAR a été assuré par Rubén Rodríguez et Enrique Arcos, qui ont toujours été là pour résoudre des situations administratives. Merci de même à José Luis Ortiz Galindo, Rogelio González Armas et Maricela Calderón, leurs gestions et soutien ont été vraiment importants.

Je souhaite remercier mes parents Gabriel et Oralia ainsi que mes frères, sœurs, nièces et neveux pour leur soutien transatlantique. Merci à ma belle famille, spécialement à ma belle mère, qui a toujours eu confiance en moi.

En fin, je souhaite remercier ma chère épouse Indra, amie et compagne depuis très longtemps, pour accepter de partager cette expérience avec moi. Malgré les difficultés initiales de communication et le chagrin à cause de la distance des siens, elle a su tirer profit de la vie et de la culture en France. À la fin, le bilan a été nettement positif. Merci à mon petit Gabriel Atl, qui s'est mis à 100% au travail : apprendre la langue et s'intégrer à ses amis et maîtresses de la maternelle. Je dédie cette thèse et mon travail de tous les jours, à vous deux.



Représentations des poissons dans l'art rupestre de la Basse Californie du Sud – Mexique. Ezcurra, E., H. Fujita, E. Hambleton et R. Ogarrio (comps.). 2003. Isla Espíritu Santo. Evolución, rescate y conservación. Fundación Mexicana para la Educación Ambiental, México, D.F. 144 pp.

Résumé

La participation des petits poissons pélagiques dans les captures est remarquable. Leurs populations sont cependant caractérisées par des importantes fluctuations de biomasse, impactant fortement les pêcheries. Les méthodes et appareils de pêche utilisés pour capturer ces espèces ont évolué dans le sens d'exploiter le comportement grégaire très développé des petits pélagiques. Cette tendance à former de bancs devient alors désavantageuse pour le poisson face à la pêche moderne. Les conditions environnementales et la pêche peuvent affecter le comportement du poisson, en même temps que ce dernier est susceptible d'affecter l'activité halieutique. Le but de cette étude est de caractériser les systèmes agrégatifs des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne en étudiant des « images acoustiques », définies comme l'ensemble des échos (couches planctoniques, bancs, cibles isolées) détectés sur une section de radiale de longueur donnée. Nous analysons leur composition en espèces ainsi que leur distribution spatiale et leur évolution au cours du temps. Nous étudions aussi les conditions hydrologiques du golfe, ainsi que la pêcherie française de ces espèces afin de chercher des corrélations entre l'hydrologie, la capture commerciale et les types d'agrégations observés par acoustique. Nous avons observé qu'une espèce est capable de former des agrégations différentes en fonction de l'habitat, et inversement, le même type d'agrégation, associé à un habitat particulier, peut être produit par des espèces différentes. Le changement observé le plus évident concerne les agrégations de petits clupéiformes, dont la structure a évolué vers une plus grande fragmentation des détections (des petits bancs plus nombreux) depuis 2000. Par rapport à la pêche des professionnels, les chalutiers pélagiques en bœufs recherchent en priorité l'anchois dans la zone côtière, les pélagiques simples capturent le chinchard et le maquereau au large et les senneurs recherchent principalement la sardine à proximité des ports de pêche. À cause de la résolution spatiale trop sommaire des données de pêche et l'effet de l'application des accords internationaux limitant l'activité des chalutiers pélagiques au printemps, nous n'avons observé que peu des corrélations entre les captures et les types d'agrégation établis à partir de données issues des campagnes scientifiques.

Mots clés: descripteurs de bancs; type d'agrégation; image acoustique; petits poissons pélagiques; anchois; sardine; chinchard; maquereau; sprat; *Engraulis encrasicolus*; *Sardina pilchardus*; *Trachurus, trachurus*; *Scomber scombrus*; *Sprattus sprattus*; pêcherie; paysages hydrologiques; golfe de Gascogne

Abstract

Several small pelagic fish species contribute remarkably to world catch. Their populations are, however, characterized by large biomass fluctuations strongly affecting fisheries. The fishing gears and methods used to capture small pelagics have evolved to exploit the highly developed shoaling behavior of these species. Hence, faced to modern fishing this gregarious behavior becomes a disadvantage for fish. Fish behavior may be affected by environmental conditions and by fishing, at the same time that behavior impacts fishing. In this study, we seek to characterize the aggregative systems of small pelagic fishes inhabiting the Bay of Biscay by analyzing "acoustic images", defined as the group of echoes (planktonic layers, shoals, isolated targets) detected on a transect section of a given length. We analyzed the species composition, the spatial distribution and the evolution over time of acoustic images. We also studied the hydrological conditions of the bay, as well as the small pelagics French fishery in order to look for correlations between hydrology, commercial catch and fish aggregation patterns observed by acoustics. We observed the same species or group of species forming different types of aggregation according to habitat. Conversely, the same type of aggregation, associated with a particular habitat, can be produced by different species. The most notorious change observed during the studied period relates to small clupeoids aggregations in the vicinity of the Gironde estuary, whose structure evolved toward a greater fragmentation of shoals (a large number of small size detections) since 2000. Concerning commercial catches, pelagic trawlers fishing in pairs mainly seek for anchovy in the coastal areas, single pelagic trawlers capture mackerel and horse mackerel in deeper waters while purse seiners target mostly sardine near their fishing ports. Because of the coarse spatial resolution of commercial fishing data and the effect of the application of an international fisheries agreement limiting the fishing activity of French pelagic trawlers during spring, only small correlations between captures and types of aggregation were observed.

Keywords: school descriptors; agregation pattern; acoustic image; small pelagic fish; european anchovy; european sardine; atlantic horse mackerel; atlantic mackerel; sprat; Engraulis encrasicolus; Sardina pilchardus; Trachurus, trachurus; Scomber scombrus; Sprattus sprattus; fishery; hydrological landscapes; Biscay Bay

Table des matières

R	ésun	né	v
A	bstra	act	vi
In	trod	uction Générale	1
1	\mathbf{Le}	golfe de Gascogne : environnement physique et historique des	
	pêc	heries de petits pélagiques	5
	1.1	L'environnement physique	5
		1.1.1 Circulation générale	6
		1.1.2 Variabilité à petite et à moyenne échelle	7
		1.1.3 Variabilité à grande-échelle	11
	1.2	Historique des pêcheries des petits pélagiques	11
		1.2.1 La pêche de la sardine aux XVIII ^{eme} , XIX ^{eme} et XX ^{eme} siècles .	12
		1.2.2 La pêche espagnole à l'anchois au XX ^{eme} siècle	14
		1.2.3 Les captures internationales récentes de petits pélagiques	17
2	Ana	alyse des statistiques de pêche de la flottille française exploitant	
	\mathbf{les}	petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne	21
	2.1	Matériel et Méthode	23
		2.1.1 Construction de la base de données	23
		2.1.2 Évolution annuelle des captures et de l'effort de pêche	24
		2.1.3 Analyse saisonnière de la capture et de l'effort	24
		2.1.4 Distribution spatiale des captures et de l'effort	25
	2.2	Résultats	26
		2.2.1 Évolution annuelle des captures et de l'effort	26
		2.2.2 Analyse saisonnière de la capture et de l'effort	28
		2.2.3 Distribution spatiale des captures et de l'effort	33
	2.3	Conclusions	34
3	Car	cactérisation de l'environnement physique du golfe de Gascogne	
	au	printemps pendant les campagnes acoustiques	39
	3.1	Matériel et Méthode	41
	3.2	Résultats	42
		3.2.1 Caractéristiques et disposition géographique des paysages hydro-	
		logiques	42

		3.2.2 Stabilité interannuelle des paysages hydrologiques	45
	3.3	Conclusions	45
4	Étu	de de l'évolution des agrégations acoustiques	49
	4.1	Introduction à l'acoustique halieutique	50
		4.1.1 Notions d'acoustique sous-marine	50
		4.1.2 Écho-intégration	52
	4.2	Campagnes acoustiques dans le golfe de Gascogne	54
	4.3	Analyse des paramètres de bancs individuels	59
		4.3.1 Matériel et Méthodes	59
		4.3.2 Résultats	60
		4.3.3 Discussion	64
		4.3.4 Conclusions	66
	4.4	Analyse des types de déviation	66
		4.4.1 Matériel et Méthodes	67
		4.4.2 Résultats	69
		4.4.3 Discussion	72
		4.4.4 Conclusions	73
	4.5	Analyse des images acoustiques	73
		4.5.1 Matériel et Méthode	74
		4.5.2 Résultats	82
		4.5.3 Discussion	99
		4.5.4 Conclusions	101
F	D '		
		tribution comportomont concretit of continued do potita polacona	
0	Disi	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons	
J	péla do	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe	03
J	péla de 0	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques	.03
J	péla de 0 5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques	103
0	péla de 5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Bégultats 1	103 103 104
U	péla de 0 5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1	103 103 104 105
0	péla de 0 5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1	103 103 104 105 116
0	Dis péla de 0 5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques 1	103 103 104 105 116 119
0	Dis péla de 0 5.1 5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1	103 104 105 116 119 120
9	5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1	103 104 105 116 119 120 120
U	5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1	103 104 105 116 119 120 120 121 127
0	5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1	103 104 105 116 119 120 120 121 127 130
0	Dis péla de 5.1 5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1	103 104 105 116 119 120 120 121 127 130
Sy	5.2	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1 see 1 1	.03 103 104 105 116 119 120 121 127 130 .33
Sy	Distinct for the point of th	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1 see 1 1 clusion générale 1	 .03 103 104 105 116 119 120 121 127 130 .33 139
Sy Bi	5.2 péla de (5.1	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.1.4 Conclusions 1 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1 szee 1 1 clusion générale 1	.03 103 104 105 116 119 120 121 127 130 .33 139 .56
Sy Bi	<pre>Dis péla de 0 5.1</pre>	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 1 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1 see 1 clusion générale 1	.03 103 104 105 116 119 120 121 127 130 .33 139 .56
S Sy Bi Li	Distinct of the period of t	tribution, comportement agregatif et captures de petits poissons agiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe Gascogne 1 Influence de l'hydrologie sur les agrégations des petits pélagiques 5 5.1.1 Matériel et Méthode 1 5.1.2 Résultats 1 5.1.3 Discussion 1 5.1.4 Conclusions 1 5.1.4 Conclusions 1 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques 1 5.2.1 Matériel et Méthode 1 5.2.2 Résultats 1 5.2.3 Discussion 1 5.2.4 Conclusions 1 see 1 clusion générale 1 les figures 1	.03 103 104 105 116 119 120 121 127 130 .33 139 .56 .62

Introduction Générale

Les espèces de petits poissons pélagiques telles les anchois, sardines, maquereaux, sprats et chinchards, se trouvent parmi les poissons les plus capturés au niveau mondial. L'anchois péruvien *Engraulis ringens* a ainsi été à plusieurs reprises l'espèce la plus importante dans les captures mondiales avec une moyenne de plus de 8 000 000 tonnes¹ par an entre 1995 et 2005, soit plus de 12% des captures mondiales totales. Cependant, les séries temporelles longues de captures (e.g. Lluch-Belda *et al.*, 1989, 1992 ; Klyashtorin, 1998) ainsi que les enregistrements paléo-écologiques (Soutar et Isaacs, 1969 ; Baumgartner *et al.*, 1992) suggèrent que la productivité des populations de petits pélagiques est très variable au cours du temps, même en l'absence d'exploitation halieutique. Les petits poissons pélagiques sont pour la plupart, des espèces à cycle de vie court et leurs chaînes alimentaires basées sur le plancton ne comprennent que quelques maillons (Blaxter et Hunter, 1982). Ces espèces sont ainsi susceptibles de répondre rapidement aux changements des conditions de leur biotope océanique, d'où l'intérêt d'étudier leur variabilité et les interactions avec le climat (Hunter et Alheit, 1995).

Les petits poissons pélagiques sont une composante essentielle de l'écosystème marin du golfe de Gascogne, en dépit d'une productivité plus faible que dans les grands écosystèmes d'upwelling (Benguela, Humboldt, Kuroshio et Californie). Cinq espèces de petits poissons pélagiques dominent ainsi les captures réalisées dans ce secteur : la sardine (*Sardina pilchardus*), l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), le maquereau commun (*Scomber scombrus*), le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) et le chinchard (*Trachurus trachurus*), chacune contribuant en moyenne à plus de 10 000 tonnes par an aux captures internationales. On n'observe pas dans cet écosystème les alternances entre des régimes dominés respectivement par la sardine et l'anchois caractéristiques des grands écosystèmes d'upwelling mentionnés auparavant. Cependant, les pêcheries de petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne ont connu des crises importantes avec

^{1.} FAO, Capture production 1950–2005, statistiques analysées avec FISHTAT Plus : Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. 2000.

de fortes implications économiques et sociales (e.g. Anginot et Barbaroux, 2002). Les mauvais rendements de la pêcherie française de sardine obtenus lors des trois derniers siècles (Binet, 1986), ainsi que la réduction de l'aire de pêche de l'anchois affectant la flottille espagnole observée au sud du golfe entre 1900 et 1986 (Junquera, 1986) ont été attribués aux facteurs climatiques. Actuellement, une grave crise frappe de même les pêcheries espagnole et française d'anchois suite à une succession de mauvais recrutements (ICES, 2006).

Le comportement grégaire très marqué des petits poissons pélagiques, joue un rôle majeur dans les pêcheries. Les engins de pêche tels que la senne et le chalut pélagique ont ainsi été développés afin d'exploiter ce comportement (Pitcher, 2001), qui devient alors un désavantage évolutif pour les petits pélagiques, car leurs bancs sont facilement repérables à l'aide des sonars (Hart et Reynolds, 2002), ce qui accroît considérablement leur vulnérabilité. La pêche industrielle est ainsi susceptible d'influencer le comportement agrégatif et l'abondance des petits poissons pélagiques et peut être elle-même affectée en retour par les conditions de l'environnement et par le comportement des poissons (Fréon et Misund, 1999). Il est donc primordial de mieux comprendre les interactions entre le poisson, l'environnement et la pêche afin de gérer durablement ces pêcheries.

Les éléments étudiés dans le cadre de cette thèse sont : (1) les petits poissons pélagiques; (2) leur environnement hydrologique; et (3) leur pêcherie. L'objectif principal est de caractériser les systèmes agrégatifs de petits pélagiques, analyser leur composition spécifique, leur distribution spatiale et leurs changements au cours des années. Nous chercherons aussi à évaluer l'influence des conditions hydrologiques sur les agrégations des petits pélagiques. Nous analyserons également la pêcherie commerciale française ciblant ces espèces, afin d'explorer le lien possible entre le comportement agrégatif et les captures.

Le suivi des populations des petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne, notamment de l'anchois et de la sardine, est réalisé par acoustique depuis une vingtaine d'années (Massé, 1988, 1996 ; Petitgas *et al.*, 2006), et par la méthode de production journalière d'œufs (DEPM, Lasker, 1985) à partir de 1989 (Motos *et al.*, 2005). L'acoustique halieutique, grâce à la mise au point de sondeurs et de logiciels dédiés qui ont été développés dans les années 1990, est devenu actuellement un outil d'échantillonnage des écosystèmes pélagiques qui fournit des estimations d'abondance ; elle permet aussi d'extraire des descripteurs morphologiques, énergétiques et de positionnement sur les bancs de poissons présents dans la colonne d'eau (Weill *et al.*, 1993). Ces descripteurs sont utilisés dans l'étude du comportement agrégatif des poissons, et sont potentiellement utiles pour l'identification spécifique des bancs (Reid, 2000). Cependant, les descripteurs des bancs sont caractérisés par une forte variabilité à différentes échelles, car ils dépendent de la biologie, de la physiologie et du comportement des poissons, ainsi que des interactions entre espèces et environnement (Fréon et Misund, 1999). Des changements dans le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques ont ainsi été observés dans le golfe de Gascogne au cours des campagnes scientifiques réalisées par l'IFREMER. Ces campagnes, effectuées afin d'estimer l'abondance relative et la distribution des petits pélagiques au printemps ont fourni les données utilisées dans cette étude pour analyser la structure agrégative de ces espèces dans la période 1990–2003 (sauf 1993, 1995, 1996 et 1999).

Le degré de mélange inter-spécifique de l'écosystème pélagique du golfe de Gascogne, révélé par les chalutages d'identification réalisés lors de ces campagnes réduit l'utilité des descripteurs de bancs pour l'identification spécifique des bancs. Il est dans ce cas impossible de déterminer les agrégations de petits poissons pélagiques à l'échelle du banc. La composition spécifique du chalutage est dans ce cas attribuée à un groupe de bancs (Petitgas et al., 2003). Dans ces conditions, le suivi des changements de structure des bancs au moyen des méthodes d'analyse classiques opérant à l'échelle du banc (e.g. Scalabrin et Massé, 1993; Coetzee, 2000; Muiño et al., 2003b) devient difficile. En s'appuvant sur l'hypothèse de l'existence de « populations acoustiques » formées de groupes d'échotraces partageant des caractéristiques communes et possédant une structure spatiale cohérente (Gerlotto, 1993), Petitgas et al. (2003) ont proposé une méthode permettant d'attribuer des groupes d'échotraces aux caractéristiques acoustiques communes, dites « images acoustiques », à des assemblages d'espèces. Cette méthode consiste à caractériser les images acoustiques à partir de divers descripteurs de l'ensemble des bancs présents dans l'image et d'autres variables à l'échelle de l'image acoustique. Nous utiliserons ici cette méthode afin de suivre l'évolution des structures agrégatives de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne.

Pour ce faire, nous avons structuré cette thèse de la manière suivante :

- Chapitre 1 : Nous abordons dans ce chapitre le contexte général des pêcheries de petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne. Nous décrivons dans un premier temps les caractéristiques de l'environnement physique, la circulation générale du golfe et la variabilité des conditions hydrologiques à petite, à moyenne et à grande-échelle temporelle. Nous abordons ensuite l'historique du développement des pêcheries des principales espèces de petits poissons pélagiques, notamment la sardine et l'anchois.
- Chapitre 2 : Nous décrivons ensuite les pêcheries françaises de petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne en analysant les statistiques de pêche disponibles. Nous étudions ainsi l'évolution annuelle du nombre des navires pour les

principaux types d'engins de pêche, ainsi que les captures par navire à l'échelle du rectangle statistique (1° de longitude $\times 0.5^{\circ}$ de latitude) sur l'ensemble de golfe de Gascogne.

- Chapitre 3 : Nous utilisons dans ce chapitre les données hydrologiques issues d'un modèle de circulation hydrodynamique du golfe de Gascogne afin de caractériser l'environnement physique au printemps. Nous décrivons les caractéristiques des différents paysages hydrologiques et leur évolution au cours de la saison.
- Chapitre 4 : Nous étudions dans ce chapitre l'évolution des agrégations acoustiques. Nous décrivons dans un premier temps les campagnes scientifiques printanières d'évaluation par acoustique de la biomasse des petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne. Nous analysons l'évolution de quelques paramètres descripteurs des bancs. Nous décrivons ensuite la distribution géographique de l'énergie acoustique attribuée à des types d'échotraces définis de façon empirique. Nous caractérisons et analysons enfin la distribution spatio-temporelle des petits poissons pélagiques au moyen de la méthode développée par Petitgas *et al.* (2003).
- Chapitre 5 : Dans ce dernier chapitre, nous analysons les relations entre les structures agrégatives des petits poissons pélagiques et leur environnement hydrologique, ainsi qu'entre le comportement agrégatif des petits pélagiques et l'activité halieutique au printemps.

Chapitre 1

Le golfe de Gascogne : environnement physique et historique des pêcheries de petits pélagiques

1.1 L'environnement physique

Le golfe de Gascogne est une baie océanique ouverte à l'ouest et au nord vers l'Océan Atlantique. Il est délimité à l'est par la côte Atlantique Française et au sud par la côte nord de l'Espagne. Il s'étend en direction sud-nord entre les latitudes 43°20'N et 48°N, sur une longueur d'environ 500 km. La largeur moyenne de la plateforme continentale varie géographiquement. Sur le plateau Armoricain au nord sa largeur est comprise entre 150 et 180 km. Plus au sud, la largeur du plateau Aquitain est de 150 km environ et celle du plateau des Landes de 50 km. La partie espagnole du plateau est la plus étroite avec en moyenne 30 à 40 km de large (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996) (Figure 1, à gauche). L'inclinaison du plateau continental est très légère avec une pente d'à peine 0.12%. Néanmoins, au niveau des accores, une pente plus importante, entre 10 et 12%, est observée (Commission OSPAR, 2000). L'hydrologie du golfe de Gascogne est influencée à la fois par des processus océaniques et par des processus côtiers. Le talus continental représente la séparation naturelle entre les caractéristiques hydrodynamiques produites par chaque type de processus (Planque *et al.*, 2003).

Les masses d'eau présentes dans le golfe de Gascogne proviennent directement de l'Atlantique Nord ou sont le résultat de l'interaction de ces masses d'eau Atlantique avec des eaux d'origine méditerranéenne (Commission OSPAR, 2000). Pour Koutsikopoulos et Le Cann (1996), les masses d'eau des couches supérieures (entre 100 et 600 m de profondeur) ressemblent par leurs caractéristiques à l'eau de l'Atlantique Nord Centrale (NACW). De 600 à 1500 m de profondeur, les masses d'eau d'origine méditerranéenne (MW) sont présentes. Entre 1500 et 3000 m on rencontre de l'eau profonde de l'Atlantique Nord-Est (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). Dans cette couche de profondeur, la Commission OSPAR (2000) signale la présence de l'eau du Labrador (*Labrador Sea Water*, LSW), et en dessous de 3000 m, de l'eau profonde comprenant des contributions d'eau de l'Islande et de l'Écosse, de l'eau des niveaux profonds du LSW et de l'eau Antarctique (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996 ; Commission OSPAR, 2000).

1.1.1 Circulation générale

Une révision de la circulation, des courants et de l'hydrologie du golfe de Gascogne a été réalisée par Koutsikopoulos et Le Cann (1996). D'après ces auteurs, l'hydrodynamique de la région est dominée par sept types de processus (Figure 1, à droite) :

- la circulation océanique générale (1), représentée par une faible circulation anticyclonique (1-2 cm·s⁻¹), et qui est caractéristique de la partie centrale du golfe,
- des tourbillons ou eddies cycloniques et anticycloniques (2), qui se forment fréquemment dans la même zone et qui sont dus aux interactions des courants avec la topographie du fond marin,
- un courant de pente (3), généralement faible (5–10 cm·s⁻¹) qui se développe dans le sens ouest-est sur la pente du plateau espagnol et puis en direction du nord-ouest,
- la circulation résiduelle du plateau (4), guidée principalement par le vent, la marée et la densité. C'est un courant faible (3 cm·s⁻¹), orienté vers le nord-ouest sur le plateau Armoricain,
- des courants de marée (5), qui présentent une forme d'ellipse orientée perpendiculairement à la côte. Leur force, entre 20–30 cm·s⁻¹, est proportionnelle à la largeur du plateau. Ils sont donc plus forts dans la partie nord-ouest du golfe et très faibles dans le sud,
- des courants dus aux vents (6) avec une force (jusqu'à 10 à 20 cm·s⁻¹), et une direction très variable, mais une circulation parallèle aux isobathes est généralement notée, sauf à proximité de la côte où cette circulation est plus complexe à cause de la topographie,
- des courants produits par des différences de densité (7), à proximité des estuaires de la Loire et de la Gironde. Leur intensité varie entre 2 et 20



FIGURE 1 – Aires principales du plateau continental (gauche) et circulation schématique du Golfe de Gascogne (droite). Source : OSPAR (2000), d'après Koutsikopoulos et Le Cann (1996). Voir le texte pour l'explication de la numérotation.

cm·s⁻¹. La présence d'eau douce dans les couches superficielles, sous l'influence de la rotation terrestre provoque un transport en direction du nord. Près de l'estuaire une inversion est parfois observée et les couches du fond sont orientées vers l'entrée de l'estuaire. De son côté, le vent provoque un flux des panaches superficiels des rivières vers le sud-est.

1.1.2 Variabilité à petite et à moyenne échelle

Les principales caractéristiques hydrologiques du golfe de Gascogne montrent une variabilité saisonnière bien marquée (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). Par exemple, le transport du courant de pente est maxima dans le nord vers la fin de l'été, tandis que du côté espagnol, le transport des eaux de surface en direction du nord a lieu en hiver. À cette saison, l'affaiblissement du vent du sud permet le développement d'un flux d'eau qui rentre dans le golfe depuis la côte ouest de l'Espagne vers Noël, donnant origine à un courant connu sous le nom de « Navidad » (Puillat *et al.*, 2004). Quant à la circulation résiduelle, son orientation en hiver est la même au sud et au nord, mais le reste de l'année dans le sud le flux est dirigé vers le sud-est.

Les principaux fleuves de la côte Atlantique française, la Loire et la Gironde, montrent un rythme saisonnier synchronisé de transport des eaux continentales vers



FIGURE 2 – Rythme saisonnier des apports journaliers de la Loire et la Gironde moyennés sur la période 1959–1990. D'après Koutsikopoulos et Le Cann (1996).

la mer. Leur apport est maximum en hiver, puis il baisse au printemps pour atteindre un minimum en été. À partir de l'automne, le flux d'eau commence à augmenter (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996 ; Puillat *et al.*, 2004, 2006). Pendant la période de 1959–1990, l'apport moyen en hiver de chacune des rivières était de l'ordre de 1800 m³·s⁻¹, tandis qu'en été l'apport moyen était inférieur à 400 m³·s⁻¹ (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996) (Figure 2). D'après des calculs de moyennes trimestrielles, Puillat *et al.* (2004) reportent des flux maxima en hiver supérieurs à 3000 m³·s⁻¹ et des minima en été d'environ 200 m³·s⁻¹ lors de la décennie 1990.

En conséquence de ce schéma saisonnier, la présence sur le plateau d'eau froide et dessalée en provenance des rivières est importante en hiver et au printemps. Koutsikopoulos et Le Cann (1996) reportent l'inversion des profils verticaux de température (l'eau en surface plus froide qu'au fond) en hiver, situation que ces auteurs attribuent à l'apport des rivières. En avril la thermocline fait son apparition dans la partie occidentale du plateau, et est observée au mois de mai dans la région côtière (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). Le développement de la thermocline permet l'identification du « bourrelet froid », masse d'eau centrée à 100 m de profondeur relativement froide ($12^{\circ}C$) et homogène qui s'étale du Sud Bretagne à la Gironde (Vincent et Kurc, 1969). La formation de cette structure peut être inhibée par l'apport des rivières. La stratification perdure jusqu'à la mi-septembre, ensuite la destruction progressive de la thermocline est observée (Puillat *et al.*, 2004). Des fronts thermiques de marée se forment en été et au début de l'automne par les interactions des courants de marée avec la topographie du fond (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996). Les interactions des courants et des vents avec le profil de la côte et la topographie du plateau sont responsables de la formation des upwellings dans la même saison le long de la côte des Landes et de la côte Centrale Cantabrique (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996).

D'après Vincent et Kurc (1969), une masse d'eau chaude (entre 14 et 16°C) fait aussi son apparition en automne le long de la côte, depuis la partie sud-est du golfe jusqu'à l'estuaire de la Loire. Le Cann (1982) attribue la formation de cette langue d'eau chaude, qui montre des fortes variations inter-annuelles, au mélange des courants produits par le vent et par les marées et les échanges thermiques entre l'océan et l'atmosphère.

En ce qui concerne la température superficielle de la mer (TSM), Koutsikopoulos et Le Cann (1996) signalent l'existence de tendances temporelles et des hétérogénéités spatiales au sud du golfe. Ces auteurs indiquent que la température est 1°C plus élevée sur la côte espagnole que sur le plateau français de janvier à la mi-avril. Une augmentation rapide est ensuite observée au printemps. Le taux d'augmentation est plus élevé dans la partie sud-est du golfe, et c'est justement dans cette région que le réchauffement commence. À partir du mois de mai un gradient nord-sud est observé sur le plateau français. Vers la fin du mois d'août la différence entre le nord-ouest et le sud-est est de 2°C. Trois mois après la TSM est presque la même sur le plateau français, tandis que sur le plateau espagnol l'eau de la mer redevient la plus chaude. Les conditions durant les mois de mai à août où la TSM est plus élevée dans la partie sud-est du golfe que sur la côte espagnole ont été expliquées par un changement du régime des vents (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996).

Des enregistrements de vent réalisés sur la côte française ont montré une tendance saisonnière et un gradient latitudinal, avec des vents plus forts au nord du golfe. La circulation océanique anticyclonique dont nous avons parlé précédemment a aussi été liée au régime des vents (Le Cann et Pingree, 1995).

D'après l'analyse des enregistrements hydrographiques effectués pendant les années 1990 sur le plateau continental français, Puillat *et al.* (2004) ont identifié deux schémas saisonniers de variation de la salinité de surface au printemps et en automne. Au printemps, les salinités de surface sont les plus variables (entre 30 et 35.7^{1}). Les eaux de très faible salinité (S < 34) se trouvent près à la côte, tandis que l'isohaline 35 se situe à la hauteur de l'isobathe de 100 m. En mai-juin des eaux à très faible salinité

^{1.} En accord avec la définition officielle actuelle (« *Practical Salinity Scale* », JPOTS, 1981), la salinité est essentiellement le ratio entre la conductivité de l'échantillon d'eau de mer (auquel on souhaite mesurer la salinité) et une solution standard de chlorure de potassium (KCl) (Stewart, 2003). Ainsi, la salinité n'a pas d'unités, même si souvent dans la bibliographie on utilise « *practical salinity units* » (psu) en référence à la définition précédente.

sont toujours présentes, et celles de faible salinité sont distribuées au delà de l'isobathe de 100 m. Ces conditions coïncident avec la période des décharges maxima d'eau des rivières. Vers la fin de l'été et pendant l'automne la variabilité de la salinité de surface est moins importante. La déstratification haline commence en septembre avec le mélange convectif provoqué par les vents. Le minimum de salinité se trouve entre 33 et 34 à cette saison. Au nord du 46°N on observe une importante augmentation de la salinité dans une bande côtière d'environ 100 km de largeur, lorsqu'une masse d'eau de salinité inférieure à 34 est remplacée par une autre de salinité supérieure à 35. Une augmentation plus ou moins importante de la salinité a aussi été constatée plus au large et plus au sud. Cette augmentation est liée à la diminution de la décharge des rivières.

Puillat *et al.* (2004) ont trouvé une variabilité de la salinité plus importante (différence de ~6) en surface qu'à 50 m de profondeur (différence de ~1). À une profondeur supérieure à 150 m ils ont trouvé des eaux du NACW avec une faible variabilité (différence de 0.02). Les différences de la distribution de la salinité observées entre années sont liées à la décharge d'eaux continentales et aux vents (Puillat *et al.*, 2004). Néanmoins, ces auteurs n'ont pas identifié le facteur de forçage dominant. Ils ont observé des conditions où la proximité à la côte des eaux à faible salinité pouvait être expliquée par l'apport des eaux continentales. Puillat *et al.* (2004) ont aussi identifié des conditions où la présence au large des eaux à faible salinité était liée à un régime des vents en direction ouest-nord-ouest favorable aux upwellings, car visiblement un apport moyen d'eau douce ne pouvait pas l'expliquer.

Par rapport aux structures à méso-échelle, ces auteurs ont décrit des upwellings dans le Sud Bretagne provoqués par les vents de nord-nord-ouest. Des « lentilles » à faible salinité ont aussi été décrites comme étant des structures persistantes au moins pendant une semaine, produites par des vents favorables aux upwellings qui provoquent l'isolement des eaux moins halines entourées par des salinités plus élevées (Puillat *et al.*, 2004).

Puillat *et al.* (2004) ont conclu que les variations des vents à une échelle d'environ 15 jours et la décharge des rivières à l'échelle de 3 à 6 mois sont responsables de la distribution mensuelle de la salinité de surface, et contribuent aussi à la variabilité interannuelle de ce paramètre. Aux mêmes échelles, ces facteurs de forçage sont responsables de la genèse des structures à méso-échelle, lesquelles contribuent à leur tour significativement à la distribution haline mensuelle et à sa variabilité interannuelle (Puillat *et al.*, 2004).

1.1.3 Variabilité à grande-échelle

La variabilité hydroclimatique à grande échelle du golfe de Gascogne a été étudiée par Planque et al. (2003). Leur analyse des trois facteurs clés de forçage hydrologique la TSM, la vitesse du vent et le flux d'eau des rivières — a montré que la décennie 1990 est caractérisée par des températures plus chaudes, des vents plus forts et des apports des eaux continentales légèrement inférieurs aux moyennes du siècle précédent. Selon ces auteurs, la TSM moyenne annuelle dans le golfe de Gascogne a augmenté de 1.03°C durant le dernier siècle. Ce réchauffement a été observé pour tous les mois, mais il est plus remarquable en hiver. Spatialement, le réchauffement a été observé dans l'ensemble du golfe, le ratio le plus élevé se trouve dans la partie sud-est (0.6° C par décennie). Un incrément moyen de 1.4°C avait déjà été signalé dans la même aire du golfe pour la période de 1972 à 1993 par Koutsikopoulos et al. (1998). De son côté, Désaunay et al. (2006) ont aussi montré l'existence d'un réchauffement significatif de la TSM en hiver dans le nord du golfe. Par rapport à la vitesse du vent, l'analyse de Planque et al. (2003) de la base des données COADS (Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set, Woodruff et al., 1993) a montré une tendance à la baisse entre les années 1850 et 1920, puis à la hausse jusqu'à l'année 2000. La moyenne de la vitesse du vent entre 1991 et 2000 était supérieure de $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ à celle des décennies précédentes et elle était plus importante hors de la saison hivernale. De plus, des données en provenance des stations météorologiques ont révélé des différences latitudinales et une forte variabilité interannuelle de cette variable, avec des vitesses supérieures au nord du golfe et des vitesses inférieures au sud (Planque et al., 2003). Finalement, le flux d'eau des rivières a montré une très forte variabilité interannuelle. En comparaison avec les années précédentes, l'apport d'eau continentale durant les années 1990 était moyen ou faible mais sa variabilité était équivalente (Planque et al., 2003).

1.2 Historique du développement des pêcheries des petits pélagiques dans le golfe de Gascogne

D'après les données du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM)², dans l'ensemble du golfe de Gascogne, les espèces de poissons dont les captures sont supérieures à 10 000 tonnes en moyenne par an lors des 30 dernières années sont, par ordre décroissant : la sardine (*Sardina pilchardus*), l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), le merlu (*Merluccius merluccius*), le maquereau commun (*Scomber scombrus*), le mer-

^{2.} ICES catch statistics 1973–2005, statistiques analysées avec FISHTAT Plus : Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. 2000.

lan bleu (*Micromesistius poutassou*), le germon (*Thunnus alalunga*) et le chinchard (*Trachurus trachurus*). Mis à part le merlu qui est une espèce démersale, les six autres sont des espèces pélagiques. Dans ce chapitre, nous allons présenter un bref historique des pêcheries en nous intéressant particulièrement aux petits poissons pélagiques.

Dans leur « Manuel des Pêches Maritimes Françaises » Beaugé *et al.* (1935*a,b*) décrivent l'histoire de la pêche en France de nombreuses espèces. Parmi elles se trouvent le hareng (*Clupea harenqus*), le maquereau et la sardine, espèces capturées depuis le Moyen Âge dans le golfe de Gascogne. Une grande partie de la description historique de Beaugé *et al.* (1935a) est en fait consacrée à la pêche de hareng, poisson qui était capturé principalement dans des ports du nord de la France. Ces auteurs considèrent cependant qu'à cette époque le hareng était pêché aussi sur les côtes du Sud Bretagne. À ce propos, Binet (1986) mentionne que le premier enregistrement de capture de hareng dans l'estuaire de la Loire date de 1728. Actuellement, des captures très faibles sont toujours réalisées dans le sud de la Bretagne et jusqu'à la côte vendéenne. Concernant le maquereau, des preuves de son exploitation sur les côtes de Bretagne au Moyen Âge, selon Beaugé et al. (1935a), se trouvent dans les « lois d'Oléron » datant de 1200 environ. Cependant ces auteurs ne donnent pas d'autres informations. Quant à la sardine, elle est aussi pêchée depuis plusieurs siècles. D'après Beaugé et al. (1935b), La Rochelle est connue comme un centre important de pêche de la sardine depuis le X^{ème} siècle, tandis que le commerce des sardines en Bretagne est mentionné dans des documents anciens (chartes) du XIV^{ème} et du XV^{ème} siècles. Les sardines bretonnes pressées pouvaient être exportées durant les années d'abondance vers l'Espagne et l'Angleterre. Au XVI^{ème} et au XVII^{ème} siècles la pêche des sardines et leur commerce sous différentes formes de conservation (salées, pressées, fumées) étaient aussi importants à Douarnenez (Beaugé et al., 1935b).

1.2.1 La pêche de la sardine aux XVIII^{ème}, XIX^{ème} et XX^{ème} siècles

Plus récemment, à l'aide de sources d'information diverses, Binet (1986) a réalisé une reconstruction de la pêcherie française de sardine dans le golfe de Gascogne depuis le XVIII^{ème} siècle. La flottille était composée de petites chaloupes à voile qui pêchaient très près de la côte à l'aide des filets droits dérivants appâtés avec de la rogue. Cet appât était un mélange de farine et d'œufs de morue importés de Norvège ou du Danemark (Anginot et Barbaroux, 2002). Ce type de pêche a été conservé jusqu'à la deuxième Guerre mondiale. À cette époque les aires de capture les plus importantes étaient le Sud Bretagne et la Vendée, avec quelques captures autour de Saint Jean de Luz, le seul port où l'utilisation de la rogue n'était pas nécessaire, et sporadiquement sur la côte nord de Bretagne (Binet, 1986). La motorisation progressive de la flottille a commencé après la guerre de 1914–1918, mais l'utilisation de voiles a duré jusqu'en 1950 (Anginot et Barbaroux, 2002 ; Binet, 1986). La senne tournante ou bolinche a commencé à être utilisée par les pêcheurs basques en 1940, ce qui a déclenché une véritable guerre entre eux et les partisans d'une pêche plus traditionnelle au filet droit (Anginot et Barbaroux, 2002). Après la seconde Guerre mondiale, le filet dérivant a été remplacé progressivement par des chalutiers de plus en plus grands et puissants, progressivement équipés de sondeurs. Certains chalutiers se sont enfin équipés pendant les années 1970 de chaluts pélagiques mieux adaptés à ces espèces. (Anginot et Barbaroux, 2002 ; Binet, 1986). Actuellement les navires modernes utilisent des systèmes électroniques de positionnement (radar, puis systèmes de type GPS) et de détection de poissons (sondeurs, sonars, avec diverses fréquences). De nos jours, les captures les plus importantes réalisées dans le golfe de Gascogne le sont par des bolincheurs qui se cantonnent sur les côtes de Sud Bretagne et à Saint Jean de Luz.

Pour estimer les captures de sardines, Binet (1986) a utilisé le nombre de tonneaux de sardines salées, qui était la seule donnée disponible depuis le XVIII^{ème} siècle jusqu'en 1840. Pour cette période très pauvre en données chiffrées, il a aussi considéré comme indice de faibles captures, des informations relatives à l'importation de sardines en provenance d'Espagne où d'Angleterre. Selon cet auteur, la capture de sardine a commencé à être enregistrée à partir de 1894, même si la publication des « Statistiques des Pêches Maritimes » a débuté en 1866. Binet (1986) a donc calculé une équivalence en poids à partir de la valeur monétaire du poisson pour estimer la capture en tonnes depuis 1865 (Figure 3). Pour estimer l'effort de pêche, cet auteur a utilisé le nombre de chaloupes sardinières. L'observation de l'évolution du nombre de presses à sardines et des usines de conserve de sardines ont aussi fourni des informations additionnelles.

D'après ces sources variées d'information, les captures ont augmenté à partir des premières années du XVIII^{ème} siècle, mais des crises se sont produites en 1714 et 1725. En 1759 existaient 200 chaloupes sardinières à Belle-Ile, et le commerce de sardine était le seul de l'Ile à l'époque (Beaugé *et al.*, 1935*b*). L'industrie sardinière a été affectée par la guerre de Sept Ans (1754 puis de 1756 à 1763) et par les échanges commerciaux issus du rééquilibrage des puissances européennes (Beaugé *et al.*, 1935*b*). Pendant la Révolution française (1789–1799) de mauvais rendements ont aussi été signalés. Au XIX^{ème} siècle, les captures ont à nouveau augmenté jusqu'à atteindre un pic à la fin des années 1870, mais de 1880 à 1887 les captures ont diminué d'un facteur 2 à 6. Peu après, entre 1888 et 1901, les captures ont augmenté pour atteindre leur plus haut niveau (presque 64 000 tonnes en 1896), puis ont décru à nouveau en 1902, affectant toute l'industrie. Cet évènement, connu comme « La Grande Crise Sardinière », a perduré jusqu'à la Première Guerre mondiale (1914–1918). À la fin de cette guerre, les



FIGURE 3 – Tendances des captures de sardine à partir d'information qualitative (a) et débarquements entre 1865 et 1984 (b). D'après Binet, 1986.

captures ont augmenté jusqu'aux années 1950, mais les maxima de la fin de XIX^{ème} siècle n'ont jamais été atteints. Après 1956, les captures ont continué à décroitre (Binet, 1986).

Binet (1986) suggère que la température superficielle de la mer et les vents influenceraient la disponibilité de la sardine. Il signale que les mauvais rendements semblent associés aux années froides et vice versa. Les deux grandes crises sardinières ont eu lieu pendant les deux principales périodes froides (1880–1890 et 1900–1910), tandis que le pic du maximum de capture de cette espèce, a été obtenu pendant un intervalle de réchauffement d'une durée de dix ans (1890–1900).

1.2.2 La pêche espagnole à l'anchois au XX^{ème} siècle

Concernant l'anchois, l'information disponible est beaucoup plus récente. Cunningham (1895) signale la présence de cette espèce en Manche en automne et en hiver, entre 1889 et 1894. Cet auteur indique l'existence d'une pêcherie à l'anchois dans les eaux hollandaises et il mentionne également des captures en été sur les côtes françaises du golfe de Gascogne, en particulier dans sa partie sud-est. Il signale néanmoins, le manque de connaissance sur le cycle de vie de cette espèce. À l'époque, le seul endroit de ponte connu était la partie Est de la Mer du Nord (Cunningham, 1895).

Plus récemment, à partir des données issues des « cofradias » (regroupement d'armateurs) sur les ventes de poissons dans les ports, Junquera (1986) a décrit la pêcherie espagnole d'anchois dans le golfe de Gascogne et sur la côte Atlantique de la Galice du



FIGURE 4 – Secteurs du littoral Cantabrique et de la côte Atlantique de la Galice définis par Junquera (1986). L'embouchure de La Bidassoa et le site de Estaca de Bares, indiqués dans la figure, représentent les limites Est et Ouest de la Mer Cantabrique. La position approximative des ports de pêche s'indiquent par des cercles remplis (D'après Junquera, 1986).

début du XX^{ème} siècle jusqu'en 1984. La Figure 4 montre les quatre secteurs définis par cet auteur : l'est (A), le centre (B) et l'ouest (C) du littoral cantabrique et la côte Atlantique de la Galice (D). Les séries des captures reconstituées démarrent en 1903, avec une coupure entre 1910 et 1920, pour la zone est (Pays Basque français et espagnol), en 1940 pour le centre (Santander) et l'ouest (Asturies), et en 1920 pour le littoral Atlantique de la Galice (Figure 5a). Pendant toute la période considérée, les pêches les plus importantes ont eu lieu dans les zones centrale et orientale, en Cantabrie et au Pays Basque, tandis que à l'ouest, en Asturies et en Galice, les captures étaient plus réduites et avec des fluctuations importantes (Junquera, 1986).

Les captures d'anchois dans ces quatre zones ont augmenté au cours des années 1950, probablement du fait du perfectionnement progressif de la flottille espagnole. Uriarte *et al.* (1996) signalent que la pêcherie espagnole est devenu semi-industrielle à cette époque par l'augmentation de la taille des navires et le passage des moteurs à vapeur aux moteurs diesel, l'introduction du goniomètre en 1950, de l'échosondeur en 1960 et de la poulie mécanisée pour hisser le filet (« power block ») en 1963. Cette dernière invention est en grande partie à l'origine du succès grandissant de la pêche à la senne. La pêche à la senne a en fait été complètement révolutionnée par la combinaison de l'utilisation du power block avec une puissance hydraulique de plus en plus forte et l'utilisation des filets synthétiques de grande taille (Crespi, 2001).

Après cette période d'augmentation des captures d'anchois, la quasi disparition de

cette espèce en Galice entre 1959 et 1960, puis en Asturies vers la fin des années 1960, a été constatée (Junquera, 1986). À la même époque, une réduction importante des captures en Cantabrie et au Pays Basque a également été observée par Junquera (1986). Entre 1976 et 1978 une légère augmentation des captures associée à l'introduction du radar et du sonar (Massé, 1988 ; Uriarte *et al.*, 1996) a été signalée, mais une nouvelle crise s'est produite à la fin de cette décennie (Junquera, 1986).

La pêche se déroulait en automne-hiver et occasionnellement jusqu'au printemps sur la côte atlantique de la Galice. Sur le littoral cantabrique la pêche avait lieu principalement au printemps. Néanmoins, la présence d'anchois durant toute l'année au Pays Basque et en Cantabrie jusqu'aux années 1940 a été mentionnée (Junquera, 1986). Entre 1950 et 1980, la concentration progressive des captures au printemps a été observée, alors que la pêche devenait sporadique pendant le reste de l'année au Pays Basque et très rare en Cantabrie (Junquera, 1986). Junquera (1986) a aussi constaté, avant la disparition quasi totale de l'anchois du secteur ouest (Asturies) survenue vers la fin des années 1960, le décalage progressif dans cette zone de l'époque de pêche vers l'automne-hiver.

La conclusion principale de Junquera (1986) est la réduction progressive de l'aire de pêche et le raccourcissement de la saison de capture dus au changement d'accessibilité de l'anchois. Au début du XX^{ème} siècle et jusqu'en 1960 la pêche avait lieu sur le littoral atlantique de la Galice et au Portugal, de même que sur tout le littoral cantabrique et dans la partie sud-est du golfe de Gascogne. Entre 1966 et 1975, l'aire de pêche s'est restreinte aux littoraux des Asturies, de la Cantabrie et du Pays Basque. Enfin entre 1975 et 1984 la pêcherie d'anchois n'avait plus lieu qu'au Pays Basque (Figure 5b) (Junquera, 1986).

D'après Junquera (1986), les conditions environnementales pourraient expliquer une part importante des changements observés dans les captures. Cet auteur signale l'existence de différences de conditions environnementales entre les secteurs analysés. Le long de la côte nord-ouest de l'Espagne les conditions environnementales observées sont assez semblables à celles qui prévalent au large de la Bretagne, tandis que la côte basque est caractérisée par des conditions environnementales plus méridionales. Junquera (1986) associe l'anchois à ce dernier type d'habitat. Cet auteur considère ainsi que la période offrant des conditions thermiques favorables à cette espèce s'est réduite dès la fin des années 1960. Par ailleurs, Junquera (1986) indique que les conditions environnementales observées en Asturies sont devenues plus proches de celles observées en Galice, lorsque l'essentiel de la pêcherie s'est déplacée dans ce secteur. Sur la base de ces différences, ainsi que les changements des communautés benthiques décrits par Fischer-Piette (1955, cité par Junquera, 1986), Junquera (1986) conclut que l'habitat



FIGURE 5 – Séries reconstruites des débarquements d'anchois dans trois secteurs du littoral cantabrique (est : A, centre : B et ouest : C) et dans le littoral Atlantique de la Galice : D (a), et représentation schématique des changements des zones de pêche d'anchois (b). Re-dessiné d'après Junquera, 1986.

de type Galicien, moins favorable à l'anchois, s'est étalé vers l'est du golfe de Gascogne au milieu des années soixante.

1.2.3 Les captures internationales récentes de petits pélagiques

Au début de la section 1.2, nous avons mentionné les principales espèces capturées dans le golfe de Gascogne depuis 1973. Nous allons présenter maintenant l'évolution des captures de la flottille internationale dans l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM (Figure 6) pendant la période 1973–2004. Les pays représentés dans la base de données sont la Belgique, le Danemark, la France, l'Allemagne, l'Irlande, les Pays Bas, le Portugal, l'Espagne, le Royaume-Uni et l'ex URSS.

Des variations importantes sont observées (Figure 7), mais des tendances générales peuvent également être distinguées. Les captures de sardine montrent une tendance générale à la diminution. Les captures d'anchois et de chinchard ont fortement diminué à la fin des années 1970 et au début des années 1980, pour ensuite progressivement augmenter jusqu'en 2001, année à partir de laquelle elles ont diminué à nouveau. Les captures de maquereau, après un maximum en 1976 ont aussi diminué jusqu'en 1992, année à partir de laquelle les captures ont augmenté de manière importante. Pour le merlan bleu, les captures augmentent dans un premier temps, puis se stabilisent entre 1991 et 1997, avant de baisser légèrement à partir de 1998.

L'examen des captures par division CIEM (Figure 8) est également intéressant.



FIGURE 6 – Divisions statistiques de pêche du CIEM.

Nous avons choisi de ne représenter que les captures d'anchois, de sardine, de chinchard et de maquereau, écartant ainsi le merlan bleu, pêché essentiellement dans la division VIIIc.

Pour les quatre espèces choisies, nous ne pouvons que regretter un manque d'information sur la provenance géographique d'une proportion importante des captures avant 1989 (division « non spécifié », VIIIns en gris). Après 1989, l'importance de la division VIIIc sur la côte nord de l'Espagne est évidente pour les captures d'anchois, de sardine et de maquereau. On peut aussi observer une augmentation des captures au nord du golfe (VIIIa), notamment en ce qui concerne le chinchard. L'anchois domine les captures de la division VIIIb, au sud-est du golfe.

Les causes de la variabilité importante des captures peuvent être multiples. Dans les paragraphes précédents nous avons cité des auteurs qui ont évoqué l'effet des conditions environnementales sur les populations de sardine et d'anchois du golfe de Gascogne (Binet, 1986 ; Junquera, 1986), mais d'autres facteurs peuvent aussi jouer un rôle important. Par exemple, l'augmentation des captures d'anchois à la fin des années 1980 a été mise en relation avec plusieurs causes possibles telles que : l'incorporation des chalutiers pélagiques français dans la pêcherie internationale, plusieurs recrutements abondants ou l'expansion du marché français qui s'est de plus en plus intéressé à



 $\rm FIGURE~7-Captures$ internationales annuelles des principales espèces de petits pélagiques dans la sous-zone VIII du CIEM. Source des données : base de données des captures du CIEM 1973–2005.



 ${\rm FIGURE}$ 8 – Captures internationales annuelles par division pour la sardine, l'anchois, le chinchard et le maquereau dans la sous-zone statistique VIII du CIEM. Source des données : base de données des captures du CIEM 1973–2005.

l'anchois frais (Uriarte *et al.*, 1996). Plus récemment, de mauvais recrutements ont été constatés (ICES, 2006), ce qui a provoqué la fermeture de la pêcherie en 2006.

Par ailleurs, les marées noires peuvent être liées directement ou indirectement à la diminution des captures de certaines de ces espèces. La réduction de l'effort de pêche de la flottille espagnole sur la sardine et le chinchard, suite au naufrage du Prestige sur les côtes de la Galice en novembre 2002 a été constatée (ICES, 2004). Auparavant, une chute des captures de sardine et d'anchois en 1979 a eu lieu après le naufrage de l'Amoco Cadiz survenu le 16 mars 1978 sur les côtes de la Bretagne. On a de nouveau observé une chute des captures de ces deux espèces en 1999, suite au naufrage de l'Erika.

Dans le cas du chinchard, le pic en 1976 s'explique par la présence des flottilles de l'ex URSS entre 1974 et 1977, avant la mise en place de la Zone Économique Exclusive (ZEE) en 1977. L'augmentation progressive des captures de cette espèce à partir de 1985 peut à son tour s'expliquer d'une part par la présence de nouvelles flottilles comme celle des Pays Bas (Abbes *et al.*, 1990), et d'autre part, par la présence d'une classe d'âge très abondante en 1982 (Reid *et al.*, 2001).

Chapitre 2

Analyse des statistiques de pêche de la flottille française exploitant les petits poissons pélagiques du golfe de Gascogne

Dans ce chapitre, nous allons présenter tout d'abord les statistiques de pêche de la flottille française exploitant les petits pélagiques du Golfe de Gascogne dans les zones concernées par notre étude. À partir de ces statistiques gérées par l'IFREMER, nous avons construit une base de données simplifiée, à partir de laquelle nous avons analysé la répartition spatio-temporelle des captures de cette flottille pendant la période 1983–2003.

Un réseau de collecte des données statistiques ayant pour objectif de suivre l'activité des flottilles françaises de pêche, a été mis en place en 1971 par la Direction des Pêches Maritimes et des Cultures Marines (DPMCM) et l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes (ISTPM), ancêtre de l'IFREMER. Juste après sa création, l'IFREMER a développé en 1983 un système d'archivage et de consultation de ces informations, système qui sera entièrement rénové en 1995 (IFREMER, 1999).

Le système synthétise deux flux d'information principaux : les données d'activité en mer issues des journaux de bord (log-books) de l'Union Européenne qui précisent les engins de pêche mis en œuvre et la distribution spatio-temporelle de l'activité des navires, et les données de production correspondant aux captures débarquées sous contrôle dans les halles à marée ou criées. Ces flux d'information sont produits respectivement, par les Centres Régionaux de Traitement de Statistique de pêche (CRTS) et par l'OFIMER (Office Interprofessionnel des Produits de la Mer) via le Réseau Inter Criées (RIC) (IFREMER, 1999).

Les données d'activité en mer contiennent des informations sur les « marées ». Une marée est le regroupement de plusieurs séquences de pêche réalisées par le même navire ou, en fonction de la modalité de pêche, par un groupe de navires lors d'une sortie en mer. La marée est identifiée par un navire dit principal (avec éventuellement des navires associés) et la date et l'heure de sortie en mer. Une marée peut être élémentaire (un voyage de pêche) ou regrouper plusieurs marées élémentaires (plusieurs voyages de pêche). La séquence de pêche est identifiée par le secteur de pêche et l'engin utilisé lors de la marée, elle contient en outre le nombre d'opérations et le temps de pêche. Des informations complémentaires sur les caractéristiques stables des navires, tels que leur code d'identification, le type et l'année de construction, et d'autre part, l'historique des caractéristiques modifiables telles que le nom, le quartier d'immatriculation, la puissance, la longueur etc. sont également fournies (IFREMER, 1999).

Les données de production concernent les débarquements des navires de pêche lors de leur première mise sur le marché. Elles contiennent la description de la vente du résultat des opérations de pêche d'une marée. Ces informations comprennent le lieu, la date et le type de vente, les espèces débarquées, la qualité des produits, les quantités vendues et le montant des ventes. Une vente est décomposée en séquences de vente, chaque séquence de vente étant à son tour identifiée par un type de vente, une espèce, une catégorie, une présentation, un état et une qualité du produit débarqué (IFREMER, 1999).

Ainsi, la base de données de Statistiques de pêche contient des informations sur les espèces pêchées, en quantité et valeur, les lieux de pêche, les caractéristiques des navires, les engins de pêche et le temps de pêche. Les séries chronologiques ne sont disponibles que depuis 1983. Pour la période 1971–1982, le format des données n'a pas permis leur intégration dans la base. Le rectangle statistique (1° de longitude $\times 0.5^{\circ}$ de latitude) représente le plus petit niveau de détail géographique disponible pour localiser les captures. Cette information a été progressivement fournie, puisque avant 1985, seules les grandes divisions géographiques du CIEM étaient utilisées dans le golfe de Gascogne. Par ailleurs, deux bases de données différentes doivent être distinguées : la base STATP qui couvre la période 1983–1998 et la base Statistiques de pêche 1999– 2003, chacune ayant été élaborée avec un système de gestion de données distinct. Ces deux bases sont actuellement en cours de transfert vers une base unique dénommée Harmonie. Outre les différences dans la façon dont les bases peuvent être interrogées, une contrainte majeure dans la fusion des deux bases de données réside dans le fait que dans la série 1999-2003, l'égalité entre les captures déclarées et les ventes enregistrées n'a pas été vérifiée. Il existe alors des divergences entre le total pêché et le total vendu, ce dernier étant logiquement plus crédible. De plus, la position de pêche n'est pas renseignée dans le flux de production. Compte tenu de notre intérêt pour la localisation géographique des captures, nous utiliserons de préférence pour cette étude, le flux d'activité en mer pour la période 1999–2003, étant avertis de la divergence mentionnée ci-dessus.

Dans les sections suivantes nous allons décrire la façon dont on a réalisée l'intégration entre les deux bases. Nous présenterons ensuite les analyses qui ont été appliquées sur ces données.

2.1 Matériel et Méthode

2.1.1 Construction de la base de données

Nous avons interrogé les deux bases de données selon deux critères principaux : la zone de pêche, qui correspond à l'ensemble des divisions appartenant à la souszone VIII du CIEM (c.f. Figure 6) et les espèces concernées, i.e. les petits poissons pélagiques. Des tableaux de données brutes de captures et de ventes de sardine (*Sardina pilchardus*), d'anchois (*Engraulis encrasicolus*), de chinchard commun (*Trachurus trachurus*), de chinchard à queue jaune (*T. mediterraneus*), de maquereau commun (*Scomber scombrus*) et de maquereau espagnol (*S. japonicus*), pêchés dans le nord (VIIIa), le sud-est (VIIIb), le sud (VIIIc), le centre (VIIId) et la partie océanique (VIIIe) du golfe de Gascogne, ont ainsi été extraits.

Ces données brutes ont été intégrées dans une base de données Access®. Dans le processus d'intégration, la catégorie commerciale des espèces présentes dans la base STATP 1983–1998 a été simplifiée, d'une part car cette information n'est pas présente dans le flux d'activité en mer pour la période 1999-2003, et d'autre part pour faciliter les extractions suivantes.

Dans les extractions réalisées, plusieurs types d'engins de pêche (casiers, dragues, filets, palangres, chaluts, etc.) sont renseignés. Chaque type peut avoir à son tour plusieurs catégories. Par exemple, les chaluts peuvent être divisés en chaluts de fond et chaluts pélagiques, être traînés par un seul bateau ou par une paire (en « bœufs »). Enfin deux catégories de taille de maille des chaluts (< 20 mm ou supérieure) sont également distinguées.

Afin de simplifier cette base de données, les types d'engins les plus utilisés ont été déterminés lors d'analyses préliminaires. Les chaluts pélagiques (en bœufs et en solo) et la senne sont ainsi apparus comme étant les principaux engins utilisés pour capturer les petits poissons pélagiques. Pour les chaluts pélagiques, nous n'avons pas distingué les deux types de maillages mentionnée précédemment. Par conséquent, dans la suite de ce travail nous ferons référence de façon générale aux chalutiers pélagiques en bœufs, aux chalutiers pélagiques simples et aux senneurs. Ce regroupement est lié à la notion de « métier », i.e. l'activité pratiquée par une unité de pêche et définie, au minimum, par une combinaison entre engin de pêche, espèce cible et zone d'activité (Berthou *et al.*, 2003).

D'une manière similaire, nous avons procédé à une simplification de la nomenclature des espèces. Nous avons agrégé les captures de chinchard commun et de chinchard à queue jaune, car ce dernier représentait moins de 1% des captures. Le maquereau commun et le maquereau espagnol qui représente seulement 4% des prises, ont aussi été regroupés.

Les captures ont enfin été agrégées par an, mois, rectangle statistique, navire, engin et espèce.

Dans la suite de ce document, et sauf mention contraire, toutes les analyses et figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2006).

2.1.2 Évolution annuelle des captures et de l'effort de pêche

L'analyse la plus simple consiste à étudier les tendances dans les captures annuelles totales, le nombre de navires et les captures par navire, pour chacune des espèces sélectionnées, dans l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM. Nous avons, pour ce faire, construit des séries temporelles des captures annuelles par espèce.

Nous avons également représenté le nombre de bateaux par an pour les trois types d'engins les plus importants : le chalutier pélagique en bœuf, le chalutier pélagique simple, et les senneurs ou bolincheurs.

Enfin, des séries temporelles des captures par espèces et types d'engins de ces navires ont été également élaborées.

2.1.3 Analyse saisonnière de la capture et de l'effort

Les captures des quatre espèces sélectionnées ont lieu principalement dans les divisions nord (VIIIa) et sud-est (VIIIb) du golfe de Gascogne. Nous avons donc étudié pour chaque espèce, la capture mensuelle par division et par type d'engin afin de mettre en évidence la ou les périodes de l'année où les captures sont plus importantes. Nous avons de plus étudié le nombre de bateaux ayant pêché l'une des quatre espèces considérées afin de quantifier l'effort de pêche déployé pour réaliser les captures. Les captures mensuelles ont été centrées et réduites en utilisant respectivement la moyenne et l'écart type de l'ensemble des captures mensuelles de toutes les espèces, réalisées au moyen des trois types d'engins de pêche dans les deux divisions CIEM. Les valeurs ainsi standardisées ont été représentées dans des diagrammes de type « image ». Dans



FIGURE 9 – Division du golfe de Gascogne en rectangles statistiques (1° \times 0.5°). Les rectangles numérotés correspondent à la zone choisie pour l'analyse de la distribution spatiale de la capture et de l'effort.

chaque cellule mois-année du diagramme, l'importance de la capture est représentée par l'intensité d'une couleur. Les nombres de bateaux pour chaque combinaison de mois-année ont été représentés avec le même type de diagramme.

Enfin, nous avons représenté les captures mensuelles de chaque espèce de 1985 à 2003 pour les trois types d'engins confondus en considérant uniquement la partie sud-est du golfe de Gascogne (division VIIIb).

2.1.4 Distribution spatiale des captures et de l'effort

L'échelle spatiale la plus fine disponible est le rectangle statistique (1° de longitude $\times 0.5^{\circ}$ de latitude). Afin d'étudier la distribution spatiale des captures et de l'effort, nous avons réalisé des graphes en bâtons par rectangle statistique des captures annuelles par bateau de chaque espèce, et du nombre de bateaux par an. Ceci a été réalisé pour chacun des trois types d'engins considérés. Nous avons limité cette analyse aux rectangles statistiques situés au Sud de la latitude 46.5°N et à l'Est de la longitude 4°W. Ces rectangles sont numérotés dans la Figure 9 et par la suite, nous ferons référence à cette numérotation. La zone choisie comprend la division VIIIb, mais quelques rectangles appartiennent aux divisions VIIIa (1, 8 et 15), VIIIc (12, 13, 14, 19, 20 et 21) et VIIId (17 et 18).

2.2 Résultats

Une base contenant 177 628 enregistrements a été créée. La position géographique a été renseignée pour 149 945 des cas, ce qui représente plus de 84% du total. Cette information n'était pas fournie avant 1985. En 1985 et 1986 la latitude et longitude du rectangle statistique ont été renseignées pour moins de 46% des enregistrements. Pour les années suivantes, ce pourcentage est normalement supérieur à 82%, sauf en 1987, 1997 et 1998 avec 72.8%, 79.6% et 75.8%, respectivement.

2.2.1 Évolution annuelle des captures et de l'effort

Captures annuelles

L'évolution des captures annuelles est présentée dans la Figure 10 (panneau supérieur). Les captures des petits poissons pélagiques montrent une forte variabilité inter-annuelle. La période de 1983 à 1993 est caractérisée par une forte croissance des captures d'anchois qui sont passées de 2 000 à 20 000 tonnes en seulement 10 ans. De 1993 à 2001 des variations importantes sont observées, avec une moyenne de 10 000 à 15 000 tonnes par an. Pour les années les plus récentes la tendance est nettement à la baisse (moins de 5 000 tonnes en 2003). Concernant la sardine, après une période de stabilité à des niveaux de capture d'environ 5 000 tonnes par an de 1983 à 1989, les prises ont atteint plus de 10 000 tonnes en 1991 et se sont de nouveau stabilisées autour de 9 000 tonnes pour le reste de la série. Les captures de chinchard semblent augmenter globalement, mais une période de forte variabilité autour d'une movenne d'environ 7 500 tonnes est observée à partir de 1995. En 2002 la capture de cette espèce a atteint plus de 13 000 tonnes, dépassant la capture d'anchois et de sardine. Les captures de maquereau sont restées en dessous de 5000 tonnes par an jusqu'en 1995, et puis une période très variable est observée. Des captures supérieures à 5000 tonnes ont été obtenues de 1996 à 1998, avec un pic de capture de 9 200 tonnes en 1996 pour descendre à nouveau à moins de 2500 tonnes en 1999. Depuis cette année, la tendance des captures de maquereau est à la hausse.

Nombre de navires par an

L'évolution du nombre de navires par an est présentée à la Figure 10 (panneau inférieur). Le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs ayant capturé au moins une des espèces étudiées a d'abord augmenté avec un pic en 1991 de 176 navires, puis a décru jusqu'à 1998 (85 navires). La moyenne des cinq dernières années est de 98 navires. Le nombre de senneurs est relativement stable, avec une moyenne de 32 bateaux de 1987 à 2000. Le pic observé en 2001 et 2002 est dû à des bateaux immatriculés en


FIGURE 10 – Capture annuelle par espèce et nombre de navires par engin de pêche exploitant annuellement ces espèces. Les captures ont été réalisées dans l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM et ont été débarquées en France au cours de la période de 1983–2003.

Espagne qui ont débarqué dans des ports français. Le nombre de chalutiers pélagiques simples est plus faible. Il est d'environ 10 bateaux jusqu'en 1990, puis augmente dans la première moitié des années 1990 pour atteindre 66 chalutiers en 1993. La tendance s'est inversée depuis, le nombre de bateaux atteignant 15 navires en 2000–2003.

Captures annuelles par navire

La Figure 11 présente les captures annuelles par engin de pêche des espèces sélectionnées. Cette figure permet d'identifier le type principal de navire exploitant chacune des espèces étudiées. La prédominance des chalutiers pélagiques en bœufs est évidente pour l'anchois, tandis que la sardine est principalement capturée par les senneurs. Les captures par bateau de chinchard et de maquereau sont nettement faibles pour les trois types d'engins considérés, mais on constate une légère prédominance de senneurs avant 2000. Après cette date, les pélagiques simples capturent la majorité des chinchards et maquereaux. Une prise exceptionnelle de 778.6 tonnes de chinchard a été réalisée en 2002 au chalut pélagique simple.



FIGURE 11 – Captures annuelles (tonnes) par engin de pêche des espèces sélectionnées. Valeurs de l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM débarquées en France dans la période de 1983–2003.

2.2.2 Analyse saisonnière de la capture et de l'effort

La Figure 12 montre l'évolution temporelle du nombre de bateaux et des captures centrées-réduites des quatre espèces dans deux divisions CIEM du golfe de Gascogne et pour trois types d'engins de pêche. Cette figure est composée de six panneaux : les trois panneaux supérieurs représentent le Nord du golfe de Gascogne (division VIIIa), les trois inférieurs le Sud (division VIIIb). À gauche sont représentés les chalutiers pélagiques en bœufs, au centre le senneurs, et à droite les chalutiers pélagiques simples.

Nombre de bateaux

Comme on peut l'observer Figure 12, le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs est largement supérieur à celui des autres types de navires. Au Nord du golfe, les bateaux sont présents toute l'année, avec un pic de fréquentation entre juillet et novembre. Dans le secteur Sud du golfe, l'effort de pêche s'exerce principalement de janvier à mars, puis de juin à juillet. La diminution de l'effort d'avril à mai, notamment à partir de 1993, est une conséquence de l'accord d'Arcachon¹. Pour les senneurs,

^{1.} L'accord « Josselin » signé en 1992 entre La France et l'Espagne est plus connu sous le nom de la ville où il a été établi, c'est-à-dire Arcachon. Cet accord détermine un échange de quotas : de l'anchois pour la France, du merlu et de la lotte pour l'Espagne. En outre, afin d'éviter les problèmes de cohabitation des flottilles durant la pêche de l'anchois, l'accord prévoit que la flottille des chalutiers pélagiques français cesse son activité du 20 mars au 31 mai, afin de laisser le champ libre aux senneurs.



FIGURE 12 – Diagramme du nombre de bateaux opérant dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans cette figure, deux divisions CIEM et trois types d'engins de pêche sont représentés. Les panneaux situées en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du golfe. Le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs est représenté dans les panneaux de la colonne de gauche, le nombre de senneurs dans la colonne centrale et les chalutiers simples dans la colonne de droite.

l'effort est réparti de façon plus homogène et on ne note pas de pic saisonnier dans ce diagramme. Les maxima observés en septembre–octobre, au Nord en 2001, et au Sud en 2002 sont dus à des bateaux espagnols ayant débarqué dans des ports français. L'effort des chalutiers pélagiques simples s'est exercé de façon plus irrégulière au cours des années. Au Nord ces bateaux sont présents toute l'année alors qu'ils sont surtout actifs de janvier à mars dans le secteur Sud. On peut distinguer dans ce cas, la période d'arrêt des chalutiers en avril–mai.

Captures centrées-réduites

Les captures d'anchois les plus importantes ont été réalisées par les chalutiers pélagiques en bœufs (Figure 13a). Au Nord du golfe, les captures se concentrent principalement de juillet à novembre, avec un pic secondaire en début d'année. Dans le secteur Sud, les captures sont réalisées principalement de janvier à mars, puis en juin et certaines années de septembre à novembre. Dans les deux divisions, l'arrêt de la pêche en avril et mai est net après la mise en place de l'accord d'Arcachon en 1992. Les captures d'anchois à la senne, ont lieu principalement au Nord d'août à novembre, avec quelques prises réalisées d'avril à août dans le Sud. Les captures réalisées par les pélagiques simples suivent la tendance des chalutiers en bœufs, mais sont moins importantes.

Les captures de sardines (Figure 13b) sont plus importantes au Nord du golfe, et sont principalement dues aux senneurs qui pêchent de juin à novembre. De faibles captures sont aussi effectuées au sud de janvier à mai. Après 1997, les senneurs ont pêché des sardines durant presque toute l'année dans ce secteur. Les chalutiers en bœufs réalisent aussi des prises importantes de mai à septembre dans le secteur Nord. Les captures de chalutiers pélagiques simples sont plus irrégulières et ont lieu principalement au Nord du golfe.

Les captures de chinchard (Figure 13c) sont réalisées par des chalutiers en bœufs et se repartissent sur toute l'année. Les prises semblent se concentrer au Nord du golfe pendant les mois de mars à juin, et dans le secteur Sud, entre mai et juillet durant les années 1990. Les captures de chinchard réalisées par senneurs sont moins importantes. De légers pics de capture sont à noter de décembre à février au début des années 1990 dans le secteur Sud. Les captures maximales de chinchard ont été réalisées dans le secteur Nord par les chalutiers pélagiques simples après l'année 2000, notamment en mai-juin et en janvier.

Enfin, les captures de maquereau (Figure 13d) réalisées par les chalutiers pélagiques en bœufs sont maximales de mars à mai dans le secteur Nord, et dans le Sud de février à avril. Dans le cas des senneurs et des chalutiers pélagiques simples il n'y a pas de maxima ni de saisonnalité marquée. De relativement bonnes captures de maquereaux ont été obtenues dans le secteur Nord par les pélagiques simples en avril 2002 et 2003.

Captures au Sud du golfe (division VIIIb)

La Figure 14 présente les captures mensuelles par espèce tous engins confondus dans la division VIIIb. Pour l'anchois on observe trois maxima par an : en début d'année (février-mars), en juin et puis en automne. Après un maxima de captures de 2 000 tonnes en 2002 un seul pic est observé en juin 2003. Les captures de sardine sont réalisées principalement pendant la première moitié de l'année. Les meilleures captures sont observées en 2001, année également caractérisée par de faibles captures d'anchois. Au début de la série des captures de chinchard on observe deux pics de capture, le plus important en début d'année et un autre en été. À partir de 1995 le deuxième pic devient plus important et les dernières années le premier est totalement absent. Les captures de chinchard sont passées récemment de moins de 400 tonnes par mois à presque 1 000 tonnes en mai 2001. Les captures mensuelles de maquereau ont été multipliées par 10 à partir de 1996. Un seul pic saisonnier de captures est observé en mars-avril.





(b) captures de sardine

FIGURE 13 – Diagrammes des captures mensuelles centrées-réduites de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans chaque figure, deux divisions CIEM et trois types d'engins de pêche sont représentés. Les panneaux situés en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du Golfe. Les captures des chalutiers pélagiques en bœufs sont représentées dans les panneaux de la colonne de gauche, les captures des senneurs dans la colonne centrale et les captures des chalutiers pélagiques simples dans la colonne de droite.



FIGURE 13 – Diagrammes des captures mensuelles centrées-réduites de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans chaque figure, deux divisions CIEM et trois types d'engins de pêche sont représentés. Les panneaux situés en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du Golfe. Les captures des chalutiers pélagiques en bœufs sont représentées dans les panneaux de la colonne de gauche, les captures des senneurs dans la colonne centrale et les captures des chalutiers pélagiques simples dans la colonne de droite (suite).



FIGURE 14 – Captures mensuelles (tonnes) par espèce des trois types d'engins de pêche confondus dans la division VIIIb du CIEM, au cours de la période 1985–2003. De haut en bas : anchois, sardine, chinchard et maquereau.

2.2.3 Distribution spatiale des captures et de l'effort

Nombre de bateaux par rectangle statistique (Figure 15)

La zone de pêche des senneurs est très localisée. Ils pêchent principalement dans l'extrême sud-est du golfe, aux alentours de S^{t.} Jean de Luz (rectangles 6 et 7). Les nombreux senneurs observés dans les autres rectangles statistiques (par exemple 2, 3, 9, 10 et 15) en 2001 et 2002 sont des navires immatriculés en Espagne.

Les chalutiers pélagiques en bœufs pêchent dans pratiquement la totalité de la zone, les rectangles statistiques du sud-est et du large (7, 14, 19, 20 et 21) exceptés. On distingue deux pics dans le nombre des navires, l'un au début des années 1990 et l'autre en 2000. Les chalutiers pélagiques simples opèrent dans les rectangles statistiques plus côtiers.

Capture par navire par rectangle statistique

Les chalutiers pélagiques en bœufs capturent la sardine dans le rectangle de l'extrême nord-est (Figure 16a) (rectangle 1) et l'anchois dans tous les autres secteurs. Dans les rectangles du sud-est du golfe (rectangles 5 et 6), il est intéressant de voir l'augmentation importante des captures de maquereau qui semble s'effectuer au détriment des captures d'anchois à partir de 1995. Les chalutiers pélagiques simples ciblent le chinchard et le maquereau dans les rectangles du large (4, 5, 6, 10, 11, 15 et 16), Figure 16b. Les senneurs opèrent dans les rectangles du sud-est (5, 6, 7, 12 et 13), Figure 16c. Ces navires capturent toutes les espèces, mais leurs prises sont dominées par les chinchards.

2.3 Conclusions

Les statistiques de pêche indiquent que les différentes flottilles opérant dans le Golfe de Gascogne ciblent chacune une espèce particulière et les captures des espèces cibles sont ainsi généralement corrélées avec le nombre de bateaux présents dans la zone. Les chalutiers pélagiques en bœufs recherchent principalement l'anchois et les captures de cette espèce sont ainsi corrélées au nombre de paires de chalutiers en activité dans la zone. Les senneurs ciblent quant à eux la sardine, et leur nombre et les captures de sardine demeurent relativement stables lorsque les senneurs espagnols ne débarquent pas en France comme en 2001–2002. Les captures de chinchard et de maquereaux semblent moins corrélées au nombre de bateaux ciblant ces espèces. Aux cours des deux périodes (1995–1998 et 2000–2002) durant lesquelles des captures relativement bonnes de ces espèces sont réalisées par les chalutiers pélagiques, le nombre de ce type de navire est resté stable (c.f. Figure 10).

La division VIIIa au nord du golfe fournit la majorité des captures de toutes les espèces, sauf pour le maquereau. Il faut noter néanmoins que l'anchois est également pêché de façon importante par les chalutiers pélagiques en bœufs dans le sud du golfe (division VIIIb). Dans ce secteur, les captures d'anchois sont importantes au premier semestre, malgré l'effet notable de l'accord d'Arcachon, alors que la saison de pêche estivale du chinchard dans le sud du golfe semble se décaler vers le deuxième semestre.

Les captures d'anchois et de sardine sont essentiellement réalisées par les chalutiers pélagiques en bœufs dans les rectangles côtiers, tandis que le maquereau et le chinchard sont capturés principalement par les pélagiques simples plus au large. La flottille de senneurs est très localisée dans le sud-est, et elle capture un mélange des quatre espèces dominé par le chinchard.



FIGURE 15 – Nombre de bateaux par an dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne (latitudes en ordonnées et longitudes en abscisses). Le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs est représenté en gris, le nombre de senneurs en violet et le nombre de chalutiers pélagiques simples en noir.



FIGURE 16 – Évolution annuelle des captures (tonnes) des chalutiers pélagiques en bœufs dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les captures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont représentées respectivement en vert, jaune, bleu et rouge.



FIGURE 16 – Évolution annuelle des captures (tonnes) des chalutiers pélagiques simples dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les captures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont représentées respectivement en vert, jaune, bleu et rouge (suite).



FIGURE 16 – Évolution annuelle des captures (tonnes) des senneurs dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les captures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont représentées respectivement en vert, jaune, bleu et rouge (suite).

Chapitre 3

Caractérisation de l'environnement physique du golfe de Gascogne au printemps pendant les campagnes acoustiques

Afin de comprendre les processus physiques et leur influence sur les populations marines, plusieurs paramètres physiques, tels que la température ou la salinité, sont recueillis systématiquement lors des campagnes en mer depuis de nombreuses années, principalement à l'aide de sondes CTD (« *Conductivity Temperature Depth* »). À partir des années 1980, des détecteurs installés sur des satellites (AVHRR, « *Advanced Very High Resolution Radiometer* ») fournissent aussi des données de température superficielle de la mer. Une autre façon d'obtenir ce type d'information est de modéliser la dynamique des masses d'eau et d'analyser les données issues du modèle. Nous allons dans ce chapitre présenter dans un premier temps un modèle hydrodynamique régulièrement utilisé dans notre région d'étude. Nous allons ensuite décrire une méthode permettant de caractériser l'environnement à partir des données fournies par ce modèle.

L'IFREMER a développé un modèle hydrodynamique 3D du golfe de Gascogne, le modèle MARS3D. Ce modèle a été dans un premier temps appliqué au plateau continental Atlantique français (Jégou et Lazure, 1995 ; Lazure et Jégou, 1998). Il a ensuite été étendu à l'ensemble du golfe de Gascogne (Jégou *et al.*, 2001). MARS3D permet l'étude de la dynamique de l'océan et de l'évolution de l'hydrologie à travers la simulation de l'évolution des courants, de l'élévation du niveau de la mer, de la température et de la salinité affectées par des processus de forçage tels que la marée, le vent, la décharge des rivières et les échanges thermiques entre la mer et l'atmosphère, ainsi que les conditions aux limites (frontières ouvertes sur l'océan du large) (Lazure et Jégou, 1998 ; Allain *et al.*, 2001 ; Allain, 2004).

Les sorties des simulations du modèle consistent en des champs 3D de température, salinité et densité. Le domaine du modèle étendu couvre les côtes françaises et espagnoles jusqu'aux profondeurs abyssales, et jusqu'à 49° de latitude Nord et 8° de longitude Ouest (Allain, 2004 ; Planque *et al.*, 2004). Ce domaine est divisé horizontalement selon une grille de 5 km et verticalement en 10 strates de profondeur (ou « coordonnées sigma »). La résolution spatiotemporelle fine de ce modèle permet de produire des données très détaillées et de suivre leur évolution au cours du temps. Des mesures synoptiques effectuées en mer à une résolution aussi fine sont difficiles à obtenir (Planque *et al.*, 2004, 2006). Les résultats de simulations ont été validés par comparaison avec des données récoltées *in situ* et par satellite (Jégou et Lazure, 1995).

Les caractéristiques de MARS3D, ainsi que les conditions initiales des simulations sont fournies par Jégou et Lazure (1995), Lazure et Jégou (1998) et Jégou et al. (2001). Ce modèle a été utilisé dans un grand nombre d'applications. Par exemple Allain et al. (2001) et Allain (2004) ont étudié l'influence des processus à méso-échelle sur le recrutement de l'anchois. Planque et al. (2004, 2006) ont développé une méthode pour synthétiser l'évolution temporelle des conditions hydrologiques du golfe de Gascogne. Cette dernière méthode permet, à partir de simulations, l'identification et la description de « paysages hydrologiques » observés au printemps sur le plateau continental du golfe de Gascogne, ainsi que leur variabilité interannuelle pour la période 1987-2001. Cette méthode permet de plus d'identifier des structures hydrologiques décrites préalablement de façon qualitative au moyen d'autres méthodologies, et permet l'identification de nouvelles structures hydrologiques présentes dans le golfe de Gascogne. Planque et al. (2004) suggèrent l'utilité de cette méthode pour réaliser des comparaisons entre la distribution spatiale des processus biologiques et celle des paysages. Nous allons maintenant appliquer cette méthode d'identification de paysages hydrologiques sur la série de données disponibles pour la période de notre étude. Les résultats seront ensuite mis en relation à la section 5.1 avec les observations acoustiques traitées à la section 4.5.

3.1 Matériel et Méthode

Les données d'entrée utilisées dans la méthode d'identification de paysages hydrologiques de Planque *et al.* (2004, 2006) consistent en des champs 3D de paramètres hydrologiques issus de simulations du modèle MARS3D. Au début des simulations, la vitesse des courants a été fixée à zéro. L'élévation de la surface a été interpolée à partir des conditions aux limites ouvertes. Le temps de la dynamique de la marée a été fixé à 5 jours et des conditions en température et salinité proches de l'hiver ont été choisies sur tout le domaine (Planque *et al.*, 2004). La couverture géographique s'étale de la côte espagnole jusqu'au 48° de latitude nord et la profondeur a été limitée à 1000 m environ. À l'échelle temporelle, 30 dates allant du 1^{er} mars au 30 juin inclus pour chacune des années de la période 1990-2003 ont été utilisées. Ces dates ont été choisies afin de couvrir la période des campagnes scientifiques qui seront décrites à la section 4.2.

À l'issue des simulations, des profils verticaux de température (T), de salinité (S) et de densité (D) ont été obtenus pour chaque nœud de la grille. Par la suite, ces nœuds seront nommés « sites ». Une première simplification des données a été réalisée en sélectionnant quatre paramètres représentatifs des profils de chaque site : la salinité en surface (SS), la température au fond (TF), la profondeur de la couche de mélange (PCM) et le déficit d'énergie potentielle (DEP). Les deux premiers paramètres sont issus directement des profils, et les deux derniers sont calculés à partir de la densité à l'aide de formules proposées par Planque *et al.* (2006). Le DEP est la quantité d'énergie nécessaire pour mélanger verticalement la colonne d'eau et homogénéiser la densité (Planque *et al.*, 2004, 2006). Le choix de ces paramètres est justifié parce qu'ils peuvent être mesurés en mer; ils sont hydrologiquement et biologiquement importants; ils sont moins variables dans le temps que dans l'espace et ils sont peu nombreux (Planque *et al.*, 2004).

Afin de synthétiser d'avantage ces informations encore très volumineuses (3764 sites * 4 paramètres * 30 dates * 14 années = 6.323×10^6 valeurs), une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les paramètres moyennés et centrés. Un total de 13 axes (au lieu des 30 * 4 = 120 descripteurs hydrologiques) expliquant plus de 90% de la variance a été retenu. Une méthode de regroupement par *K-means* (Legendre et Legendre, 1998) a ensuite été appliquée sur les coordonnées principales issues de l'ACP. Huit groupes de sites représentant autant de zones hydrologiques ont été ainsi retenus. La justification du nombre de groupes retenus repose d'avantage sur la vraisemblance hydrologique que sur des techniques analytiques (Planque *et al.*, 2004). La synthèse des données et l'analyse de regroupement ont été faites à l'aide du *Statistical toolbox* 4.0 de Matlab 6.5.

Dans le but de décrire les caractéristiques des groupes hydrologiques, des séries temporelles des paramètres utilisés ont été construites pour chaque paysage. Une carte synthétique a été produite à partir des cartes annuelles de distribution des paysages hydrologiques. Sur cette carte, chaque site a été affecté au groupe hydrologique observé le plus fréquemment au cours des 14 années analysées. Enfin des cartes par groupe montrant le nombre d'années au cours desquelles chaque site a été classé dans un groupe donné ont aussi été produites afin d'analyser la persistance géographique des groupes.

3.2 Résultats

Des différences au niveau de la couverture géographique, de la profondeur maximale et des bornes temporelles utilisées, existent entre la présente analyse et celle réalisée par Planque *et al.* (2004). Dans notre analyse, la profondeur maximale prise en compte a été portée à 1000 m, le code du modèle a été mis à jour, le débit de l'Adour a été intégré (ce qui n'était pas le cas dans l'analyse de Planque *et al.*, 2004), l'étendue spatiale a été étendue jusqu'à la côte espagnole et la série temporelle concerne la période 1990–2003. Malgré ces différences, il existe une concordance entre les paysages hydrologiques décrits par Planque *et al.* (2004) et ceux identifiés ici. Dans la suite de cette étude, nous utiliserons les appellations des paysages proposées par ces auteurs. Les paragraphes suivants décrivent les caractéristiques des différents groupes, ainsi que leur localisation géographique.

3.2.1 Caractéristiques et disposition géographique des paysages hydrologiques

La Figure ?? représente la localisation géographique des paysages hydrologiques déterminée à partir du groupe le plus fréquent dans chaque site pendant la période 1990–2003. Les séries temporelles par groupe de salinité en surface (SS), de température de fond (TF), de profondeur de la couche de mélange (PCM) et du déficit d'énergie potentielle (DEP) sont fournies à la Figure 18. Les descriptions qui suivent sont basées sur ces deux figures.

 Haut estuaire. Ce paysage restreint géographiquement à la Loire, la Gironde et l'Adour, se caractérise par la plus faible salinité de surface de tous les paysages, et par l'écart le plus fort entre les salinités de surface en début et fin de saison. La température au fond varie d'environ 8°C. La couche de mélange est très peu profonde. La stratification est forte et, d'après l'évolution du déficit d'énergie potentielle, plus ou moins stable au cours du printemps.



FIGURE 17 – Carte de synthèse de la distribution géographique des paysages hydrologiques printaniers du golfe de Gascogne. Dans chaque site, le groupe le plus fréquent de la période 1990–2003 a été retenu. 1. Haut estuaire; 2. Bas estuaire; 3. Côtier; 4. Panache; 5. Côtier proche; 6. Plateau central; 7. Plateau large; 8. Plateau Nord-Ouest.

- 2. Bas estuaire. Ce groupe se trouve à proximité des embouchures des trois rivières. Ses caractéristiques sont similaires au groupe précédent, mais la salinité en surface est plus élevée et augmente avec le temps d'environ deux unités. L'évolution de la température au fond est pratiquement la même. Le sommet de la couche de mélange (<10 m) est un peu plus profond et le déficit d'énergie potentielle est le plus faible de tous les paysages.
- 3. Côtier. Ce paysage forme une bande étroite localisée tout le long de la côte, parfois interrompue au niveau des embouchures de rivières. Ses caractéristiques hydrologiques sont similaires à celles des paysages estuariens mais beaucoup moins marquées. La salinité en surface est plus élevée, elle varie légèrement autour de 34. La température au fond varie entre 12°C et 15°C. La couche de mélange est un peu plus profonde (environ 10 m) et la stratification augmente très légèrement (faible déficit d'énergie potentielle).
- 4. **Panache**. Ce paysage est localisé au large de la Loire, de la Gironde et de l'Adour. Il représente l'extension des panaches sur le plateau. La salinité en surface varie entre 32 en début de saison et 33 en fin de saison. La température au fond (12.5°C) et la profondeur de la couche de mélange (presque 20 m) sont assez stables. Le



FIGURE 18 – Séries temporelles par groupe hydrologique de la salinité de surface (SS sans unités), de la température au fond (TF en °C), de la profondeur de la couche de mélange (PCM en m) et du déficit d'énergie potentielle (DEP en J). Le temps, en abscisses, est exprimé en jours. Voir légende Figure 17 pour dénomination des paysages hydrologiques.

déficit d'énergie potentielle plus élevé suggère une stratification plus forte initiée par les dessalures de surface et qui augmente sous l'effet du réchauffement solaire de printemps.

- 5. Côtier proche. Ce paysage se rencontre le long de la côte des Landes dans la partie sud du golfe et, au nord du golfe le long des côtes du sud Bretagne. Aux latitudes moyennes du golfe, ce paysage forme aussi une bande plus éloignée de la côte. La salinité en surface (~34) est plus élevée que pour les paysages précédents. La température au fond varie de 11.5 à 12.5°C. La profondeur de la couche de mélange diminue de 30 m à un peu moins de 20 m selon la saison et la stratification thermique augmente.
- 6. Plateau central. La dynamique temporelle de ce paysage est assez stable. L'influence des apports des rivières est encore observable au travers de la salinité en surface (< 34.5). La température de fond se maintien à environ 12°C et l'épaisseur</p>

de la couche de mélange diminue légèrement, reflétant ainsi la stabilisation des structures verticales au cours de la saison résultant de la stratification thermique.

- 7. Plateau large. Ce paysage est localisé sur la partie plus profonde du plateau près de la pente continentale. La salinité de surface élevée de ce paysage est similaire à celle de l'eau océanique (~35). La légère diminution de la salinité au cours de la saison indique une faible influence des apports continentaux. La température de fond reste stable à environ 11.5°C. La profondeur de la couche de mélange diminue de 80 à 20 m et le déficit d'énergie potentielle augmente indiquant la prédominance d'une stratification d'origine thermique.
- 8. Plateau Nord Ouest. Ce paysage des régions hauturières est observé dans la zone nord-ouest du golfe et est connecté avec la mer Celtique. Les variations de la salinité en surface (~35) et la température de fond (~11°C) sont très faibles. La stratification de ce paysage se développe pendant les premiers 40 jours du printemps.

3.2.2 Stabilité interannuelle des paysages hydrologiques

La Figure 19 présente la fréquence avec laquelle les différents paysages hydrologiques sont observés dans chaque site du golfe de Gascogne. L'échelle de couleur représente le nombre d'années au cours desquelles chaque site a été affecté à un groupe. Cette figure permet d'observer le degré de variabilité interannuelle des groupes. Les paysages avec une distribution plus restreinte, tels que le haut estuaire, le bas estuaire et le côtier sont aussi les plus persistants, c'est à dire qu'ils se rencontrent au même endroit tous les ans. Le paysage du panache, le côtier proche et les trois paysages du plateau ont une large distribution géographique et ils sont assez variables. Des couleurs bleues et vertes abondantes signifient qu'un site donné a été attribué au groupe respectif au moins pendant une année de la série.

3.3 Conclusions

Au printemps, la salinité de surface, la température de fond, la profondeur de la couche de mélange et le déficit d'énergie potentielle varient dans la majorité des paysages. La salinité de surface, liée à la décharge des rivières, montre une augmentation marquée dans les paysages côtiers alors qu'elle varie très peu dans les paysages hydrologiques plus hauturiers. La température de fond, moins dépendante du réchauffement solaire que la température de surface, change très peu dans les paysages du large (groupes 4–8), tandis que l'effet de la pénétration des radiations solaires est manifeste dans les paysages estuariens et côtiers. Les changements les plus importantes



FIGURE 19 – Cartes de stabilité interannuelle des paysages hydrologiques. L'échelle de couleur représente le nombre d'années où chaque site a été attribué à un groupe donné.

sont observés au niveau de la profondeur de la couche de mélange dans les premiers 20 à 40 jours dans les paysages 5–8. À partir du 60^{ème} jour, l'augmentation du déficit d'énergie potentielle devient plus marquée dans ces paysages, ce qui indique une plus grande stratification de la colonne d'eau.

Les variations inter-annuelles de l'étendue spatiale des différents paysages hydrologiques sont étroitement liées car l'augmentation de l'extension spatiale d'un paysage est dépendante de la réduction de celle des autres paysages (Planque *et al.*, 2004). Le paysage dont l'étendue spatiale est la plus variable est le panache, avec un ratio entre les maxima/minima du nombre de sites attribué de 263 et un coefficient de variation (CV) > 1. Les autres paysages caractérisés par des ratios maxima/minima élevés sont le plateau central et le plateau nord-ouest (211 et 70 respectivement). Pour les autres paysages ce ratio varie entre 2 et 5. Le CV des groupes autres que le panache varie de 0.2 à 0.6.

La méthode ici employée permet l'analyse géographique des différentes situations hydrologiques du golfe de Gascogne, en tenant compte de l'évolution des structures verticales au cours du printemps, en contraste aux méthodes habituellement employées qui sont souvent statiques.

Les huit paysages identifiés par cette méthode présentent des caractéristiques bien définies, et chacun correspond à une entité géographique cohérente. La variabilité interannuelle existante est relativement faible en comparaison des fortes variations spatiales entre paysages. On peut donc s'attendre à ce que l'espace géographique et hydrologique soit structurant pour la biologie dans le golfe de Gascogne.

Chapitre 4

Étude de l'évolution des agrégations acoustiques

L'acoustique halieutique est utilisée principalement pour estimer l'abondance et la distribution des populations de poissons et du plancton (MacLennan, 1990 ; Reid, 2000). Cependant, des outils informatiques développés au cours des années 1990 fournissent également des informations additionnelles sur la morphologie, la position et la densité des objets acoustiques ou « échotraces » observés sur les échogrammes (e.g. Weill *et al.*, 1993 ; Haralabous et Georgakarakos, 1996 ; Coetzee, 2000). La classification des échotraces en fonction de leurs descripteurs acoustiques fournit des informations applicables à l'étude *in situ* de la biologie et du comportement des poissons et du plancton (Reid, 2000). Il est ainsi possible d'étudier la variabilité temporelle (journalière, saisonnière, etc.) du nombre, de la position verticale et de la forme des bancs, ainsi que leur mode d'agrégation (e.g. Petitgas, 2003). La classification des échotraces ouvre potentiellement la possibilité d'identifier des espèces (Reid, 2000). Cependant, de nos jours, aucune méthode utilisant exclusivement le son ne permet l'identification des espèces (Horne, 2000).

Dans ce chapitre, nous allons d'abord présenter brièvement l'acoustique halieutique et la méthode d'écho-intégration par banc. Nous décrirons à ensuite de façon générale, les campagnes scientifiques réalisées au printemps par l'IFREMER à partir desquelles nous avons obtenu les descripteurs des échotraces. Nous présenterons ensuite successivement les trois méthodes d'analyse que nous avons appliquées aux échotraces : l'analyse des descripteurs de bancs individuels, l'analyse des types de déviation et l'analyse d'images acoustiques.

4.1 Introduction à l'acoustique halieutique

Les sonars (SOund, NAvigation and Ranging) permettent la détection de cibles subaquatiques en émettant des ultrasons et en analysant les échos réfléchis par les cibles. Les fréquences typiquement utilisées en acoustique halieutique varient entre 20 et 500 kHz (Burczynski, 1982). Cependant des hautes fréquences allant jusqu'à 1 MHz et des basses fréquences jusqu'à 1 kHz peuvent également être utilisées (Simmonds et MacLennan, 2005). Un sonar est composé d'un transmetteur, d'un récepteur et d'un transducteur. Ce dernier produit un train d'ondes acoustiques qui sont réfléchies par les cibles se trouvant sur leur trajectoire. Après chaque émission, les échos qui reviennent au transducteur sont transformés en impulsions électriques et amplifiés (Burczynski, 1982). Ils peuvent être représentés sur papier ou sur l'écran du sondeur et archivés sous forme numérique.

Un sonar est essentiellement utilisé horizontalement, alors qu'on l'appelle échosondeur s'il est orienté verticalement. Nous ferons référence par la suite à ce dernier. Si les premiers échosondeurs ne permettaient que de déterminer la présence ou l'absence des poissons ils fournissent maintenant de très nombreuses informations quantitatives sur les écosystèmes marins à une grande diversité d'échelles (Simmonds et MacLennan, 2005). MacLennan et Holliday (1996) et MacLennan *et al.* (2003) donnent une description intéressante du point de vue historique des développements technologiques et méthodologiques en acoustique sous-marine.

La description des instruments et des principes de l'acoustique sous-marine dépasse les objectifs de cette thèse. Nous ferons simplement référence à quelques notions nécessaires à la compréhension de la suite de cet ouvrage. L'ouvrage de Simmonds et MacLennan (2005) pourra être consulté pour plus de détails sur l'acoustique en halieutique.

4.1.1 Notions d'acoustique sous-marine

Un son est une perturbation des particules d'un milieu qui se propage sous la forme d'ondes. Le déplacement de l'onde crée des variations locales de pression dans le milieu, si le milieu est homogène, les ondes sonores se déplacent à vitesse constante. L'onde transporte de l'énergie, et le flux d'énergie par unité de temps détermine l'intensité de l'onde (Simmonds et MacLennan, 2005).

L'onde sonore est caractérisée par sa fréquence, sa longueur d'onde, son amplitude, et sa vitesse de propagation. La fréquence (f), mesurée en Hertz (Hz), représente le nombre de cycles qui passent par un point donné pendant une seconde. La longueur d'onde (λ) est la distance mesurée entre deux cycles successifs. L'amplitude de l'onde (a) est une mesure scalaire de la magnitude d'oscillation de l'onde, c'est à dire la magnitude maximale de la perturbation dans le milieu pendant un cycle. La vitesse de propagation du son dans le milieu aquatique (c) varie généralement entre 1450 et 1550 m·s⁻¹ en fonction de la température, de la salinité de l'eau et de la profondeur. Des formules empiriques de divers auteurs donnant c en fonction de ces trois paramètres sont disponibles dans Simmonds et MacLennan (2005).

L'énergie totale d'une onde sonore est proportionnelle à la pression au carré. L'énergie d'un écho détectée par un sonar est ainsi proportionnelle au carré de la pression reçue par le transducteur. Foote (1983) a validé expérimentalement que l'énergie reçue par un échosondeur est proportionnelle à la quantité de poissons insonifiée pour les gammes de fréquences et puissances généralement utilisées en acoustique halieutique. L'intensité du signal acoustique diminue proportionnellement à la distance parcourue au carré lorsque le faisceau s'étend. Cette perte d'énergie est connue comme absorption acoustique et est compensée en appliquant au signal une amplification proportionnelle au temps écoulé entre l'émission du signal acoustique et la réception des signaux réfléchis (« *Time Variable Gain* » ou TVG) (Simmonds et MacLennan, 2005).

Un train d'onde acoustique est émis par le transducteur pendant une certaine durée (τ) , qui détermine d'une part, sa longueur $(L = c\tau)$, et d'autre part, la largeur de la bande de fréquences (B) émise par le transducteur : plus la durée d'impulsion est courte, plus la bande passante est large. Une courte durée d'impulsion permet ainsi de bénéficier d'une résolution élevée mais délivre un signal avec une bande passante plus large. L'échosondeur enregistre les échos réfléchis avec cette même bande passante large, ce qui augmente le niveau de bruit relatif dans le signal reçu et diminue les capacités de détection de cibles acoustiques faibles (Simmonds et MacLennan, 2005).

L'intervalle entre les impulsions acoustiques ou cadence de tir définit le nombre d'impulsions par unité de temps. Une cadence rapide permet un échantillonnage plus détaillé de la colonne d'eau.

L'impulsion produite par le transducteur forme un faisceau avec un lobe principal et des lobes secondaires. Les capacités de détection d'un échosondeur dépendent directement de la forme du faisceau acoustique. Cette dépendance est décrite par la fonction de directivité (b, « beam pattern »). La direction de propagation où l'intensité du signal acoustique est maximale est dénommée axe acoustique, et par convention, b = 1dans cette direction. De part et d'autre du lobe principal, les directions où $b = 1/\sqrt{2}$ et l'intensité est 3 dB inférieure à celle de l'axe acoustique décrivent la largeur du faisceau, laquelle dépend de la fréquence et de la taille du transducteur (Simmonds et MacLennan, 2005).

L'angle équivalent du faisceau (ψ) est une autre mesure de la forme du faisceau. ψ

est l'angle solide au sommet du faisceau conique idéal qui produirait la même intégrale de l'écho que le vrai transducteur lorsque les cibles sont distribuées au hasard dans l'espace. Cet angle décrit le volume effectivement insonifié par le transducteur et il prend en considération les signaux des cibles dans les lobes secondaires (Simmonds et MacLennan, 2005).

Deux cibles situées dans le faisceau acoustique ne peuvent être distinguées si elles sont séparées par une distance inférieure à $\frac{c\tau}{2}$. Le volume d'échantillonnage V_s est défini comme le volume dans lequel sont insonifiés des échos à tout moment (Simmonds et MacLennan, 2005) :

$$V_s = \frac{c\tau\psi R^2}{2}$$

4.1.2 Écho-intégration

La technique de l'écho-intégration permet d'estimer la quantité de poissons présents dans le faisceau acoustique (c.f. Simmonds et MacLennan, 2005). L'écho-intégrateur a pour but d'accumuler l'énergie reçue par l'échosondeur. Si v(t) est le voltage enregistré par le sondeur au temps t après la transmission de l'impulsion, l'énergie acoustique reçue est égale à l'intégrale de l'amplitude au carré par rapport au temps :

$$E_i = \int_{t_1}^{t_2} |v(t)|^2 \, dt$$

 E_i est appelé intégrale de l'écho. Dans la pratique, l'écho-intégrateur accumule les intégrales des échos d'un grand nombre de transmissions et la densité de poissons est calculée à partir de la moyenne des E_i . L'intervalle de temps est choisit en fonction de la couche de profondeur souhaitée (Simmonds et MacLennan, 2005).

Dans la pratique, plusieurs couches, pouvant être référencées par rapport à la surface, ou par rapport au fond, sont définies. Une unité horizontale d'échantillonnage élémentaire (ESDU, « elementary sampling distance unit ») est également définie. Ainsi, pour chaque couche, une valeur d'énergie acoustique est obtenue par ESDU. Les échosondeurs modernes expriment l'énergie acoustique reçue sous la forme d'un indice de réverbération par mille nautique carré s_A (ou NASC, « nautical area scattering coefficient » MacLennan et al., 2002).

Le s_A est calculé à partir de l'indice de réflexion de la section transversale de la cible σ_{bs} (« *backscattering cross-section* »), mesuré en m², lequel exprime la relation entre l'intensité réfléchie par une cible individuelle et l'intensité incidente qui l'a insonifiée avec un facteur de compensation pour les pertes dues à l'absorption de l'énergie dans le milieu :

$$\sigma_{bs} = \left[r^2 I_{bs}(r) 10^{\alpha r/10} / I_{inc} \right]$$

Dans cette relation, r est la distance du transducteur à la cible, I_{bs} et I_{inc} sont respectivement les intensités réfléchie et incidente, et α est le coefficient d'absorption.

La somme des σ_{bs} de toutes les cibles divisée par le volume (V) occupé par ces cibles est l'indice de réverbération de volume s_v (« volume backscattering coefficient »), exprimé en m⁻¹ :

$$s_v = \sum \sigma_{bs} / V$$

L'intégrale de s_v calculée pour une couche de profondeur délimitée par les profondeurs z_1 et z_2 est dénommé l'indice de réflexion surfacique s_a (« area backscattering coefficient »), mesuré en m²·m⁻² :

$$s_a = \int_{z_1}^{z_2} s_v dz$$

Le s_A est l'expression du s_a par mille nautique au carré (m²·mn.⁻²) :

$$s_A = 4\pi (1852)^2 s_a$$

Les versions logarithmiques du s_v et du σ_{bs} sont également utilisées :

$$S_v = \log_{10}(s_v)$$

Le S_v est défini comme l'indice de réverbération de volume moyen (ou MVBS « Mean Volume backscattering strength »), en dB re 1 m⁻¹

$$TS = 10 \log_{10}(\sigma_{bs})$$

Le TS (« $Target\ Strength$ » : indice de réflexion spécifique) est mesuré en dB re1 m^2

Écho-intégration par banc

La procédure d'écho-intégration par banc (ou EIB) de MOVIES+ repose sur la reconnaissance des bancs acoustiques. Un banc acoustique est défini comme l'ensemble des échantillons dont l'amplitude est supérieure à un certain seuil et qui forme un agrégat sur un échogramme (Weill *et al.*, 1993). Les échantillons doivent être séparés au sein d'une même émission ou entre deux émissions successives par des distances verticales ou horizontales inférieures ou égales à des distances minimales spécifiées

par l'utilisateur pour être considérés partie d'un même banc. Lorsque le sondeur ne reçoit plus d'échantillons contigus, le banc est considéré comme délimité et différents paramètres descripteurs du banc sont alors calculés.

La surface du banc est divisée en pixels dont la largeur est égale à la distance couverte entre émissions consécutives et la hauteur est égale à la distance verticale couverte depuis l'échantillon précédent. Les descripteurs du banc, tels que sa longueur, hauteur, aire, périmètre, profondeur minimale, altitude minimale par rapport au fond, etc. sont alors calculés. Ces descripteurs appartiennent à différentes catégories : descripteurs morphologiques, bathymétriques, énergétiques et spatiaux (Weill *et al.*, 1993). Diner *et al.* (2003) fournissent la liste complète des 40 descripteurs des bancs calculés par MOVIES+.

Correction de la géométrie et de la densité des bancs

L'image acoustique d'un banc est une représentation inexacte du vrai banc, en particulier de sa taille (et par conséquent de sa forme) et sa densité (Johannesson et Losse, 1977; Reid, 2000; Diner, 2001). La taille d'un banc est surestimée et sa densité sous estimée lorsque le banc n'occupe pas tout le faisceau acoustique (Diner, 2001).

Diner (2001) a proposé un algorithme de correction de ces paramètres. Cet algorithme, incorporé dans MOVIES+, calcule l'angle « d'attaque » du faisceau qui est ensuite utilisé pour corriger la longueur du banc. Cet angle est défini comme l'angle entre l'axe du faisceau acoustique et une tangente au bord du banc. La longueur corrigée permet d'estimer la taille du banc en termes de nombre de faisceaux, et de corriger ensuite la densité acoustique du banc.

4.2 Campagnes acoustiques dans le golfe de Gascogne

Depuis plus de 20 ans l'IFREMER réalise des campagnes acoustiques au printemps dans le golfe de Gascogne. Le but principal de ces campagnes est l'étude de la distribution et l'estimation d'indices d'abondance des petits poissons pélagiques par écho-intégration. Les espèces visées sont celles d'intérêt commercial, notamment l'anchois et la sardine, mais des données sur d'autres espèces telles que le chinchard, le maquereau et le sprat sont aussi collectées et traitées. Au fil du temps d'autres objectifs scientifiques ont été progressivement incorporés. Depuis 2000, l'approche écosystémique est privilégiée et de nombreux paramètres ont été récoltés, tels que : la distribution et l'abondance des œufs de sardine et d'anchois afin d'estimer le succès reproductif, des données sur l'environnement biotique et abiotique pour le caractériser et étudier son influence sur les populations de petits pélagiques, la distribution des prédateurs supérieurs tels que les mammifères marins et les oiseaux.

La zone prospectée et la stratégie d'échantillonnage ont évolué au cours du temps. Pendant les années 1980 le réseau de radiales prospectées a été très variable. Dès 1990 (sauf 1993), un ensemble de radiales parallèles espacées de 10 milles nautiques (mn.) et orientées d'est en ouest couvraient partiellement le plateau continental, des latitudes 47–46°N jusqu'à la côte nord espagnole. À partir de 2000, la zone couverte s'est élargie à l'ensemble du plateau et jusqu'au nord du golfe. L'orientation des radiales au sud n'a pas changée. Au nord, les radiales sont orientées perpendiculairement aux isobathes. Sur l'ensemble de la zone, les radiales sont désormais espacées de 12 milles nautiques (Figure 20).

Nous analysons dans cette étude des données en provenance des dix campagnes printanières : DAAG (Distribution et Abondance de l'Anchois dans le golfe de Gascogne, 1990-1992), ERAG (Écologie et Recrutement de l'Anchois du golfe de Gascogne, 1994), PEGASE (PElagique GAScogne Ecologie, 1997-1998) et PELGAS (idem, 2000-2003). Afin de pouvoir analyser l'ensemble des années disponibles, seule la partie située au sud de la latitude 46.5°N, systématiquement prospectée a été prise en considération.

Stratégie d'échantillonnage

Lors des campagnes analysées, les prospections acoustiques ont essentiellement été réalisées de jour, entre 7h00 et 23h00 GMT. Durant la nuit, les poissons pélagiques du golfe de Gascogne se dispersent et se trouvent habituellement proches de la surface dans une couche hors de portée du sondeur (Massé, 1988). La vitesse de prospection du navire a été maintenue entre 9 et 10 nœuds.

Le matériel acoustique disponible a varié au cours des années, néanmoins, des transducteurs d'une fréquence de 38 kHz ont toujours été utilisés (Tableau 1). L'acquisition des données, leurs numérisation et stockage ont été faites à partir des différents sondeurs à l'aide du logiciel MOVIES+ développé par l'IFREMER (Weill *et al.*, 1993 ; Berger *et al.*, 2005).



FIGURE 20 – Campagnes acoustiques printanières d'évaluation de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne réalisées par l'IFREMER pendant la période 1983–2004. Les traits sur le plateau représentent les radiales prospectées. La bathymétrie du golfe est représente par de polygones à partir de l'isobathe de 200 m.

	10	•	-	-
Campagne	Dates	Sondeur	Fréquence	angles du faisceau
DAAG 1990	10 au 26 avril	Simrad EK400	$38 \mathrm{~kHz}$	$8^{\circ} \times 13^{\circ}$
DAAG 1991	6 au 29 avril	Simrad EK400	$38 \mathrm{~kHz}$	$8^{\circ} \times 13^{\circ}$
DAAG 1992	13 au 30 avril	Ossian 1500	$38 \mathrm{~kHz}$	$8^{\circ} \times 8^{\circ}$
ERAG 1994	15 mai au 8 juin	Ossian 1500	$38 \mathrm{~kHz}$	$8^{\circ} \times 8^{\circ}$
PEGASE 1997	6 mai au 3 juin	Ossian 1500	$38 \mathrm{~kHz}$	$5.7^{\circ} \times 5.7^{\circ}$
PEGASE 1998	$20~\mathrm{mai}$ au $21~\mathrm{juin}$	Ossian 1500	$38 \mathrm{~kHz}$	$5.7^{\circ} \times 5.7^{\circ}$
PELGAS 2000	15 mai au 15 juin	Simrad EK500	$38 \mathrm{~kHz}$	$6.7^{\circ} \times 6.9^{\circ}$
PELGAS 2001	26 avril au 6 juin	Simrad EK500	$38 \mathrm{~kHz}$	$6.7^{\circ} \times 6.9^{\circ}$
PELGAS 2002	7 mai au 7 juin	Simrad EK500	$38 \mathrm{~kHz}$	$6.7^{\circ} \times 6.9^{\circ}$
PELGAS 2003	$29~\mathrm{mai}$ au $24~\mathrm{juin}$	Simrad EK500	$38 \mathrm{~kHz}$	$6.7^{\circ} \times 6.9^{\circ}$

TABLEAU 1 – Série des campagnes analysées et matériel acoustique disponible.

Chalutages d'identification

Afin de déterminer la composition spécifique des détections acoustiques, des chalutages ont été effectués selon une stratégie adaptative visant à échantillonner tous les types de détections présentes, tout en essayant de trouver un compromis entre le nombre de traits et le temps disponible pour une campagne donnée. Ainsi, dès que la structure des détections changeait au cours d'une prospection, la radiale était interrompue et un chalutage était effectué. La prospection acoustique reprenait ensuite au point d'interruption. Le long d'une même radiale, si les détections présentaient des structures identiques les traits n'étaient jamais répétés.

Des combinaisons différentes de chaluts et panneaux ont été utilisées selon la couche de profondeur ciblée. Pour pêcher en surface ou par petits fonds, un chalut pélagique d'une taille de maille 57/52 et d'une ouverture verticale de 12 m environ étaient normalement utilisé. Entre deux eaux (traits qualifiés de pélagiques « classiques ») un chalut 76/70, d'une ouverture verticale de l'ordre de 20 m était préféré. Enfin quelques chalutages de fond pouvaient être réalisés à l'aide d'un chalut 36/47 à grande ouverture verticale.

Après chaque opération de pêche, des données biologiques standards ont été collectées pour la totalité de la capture ou pour un échantillon par espèce, selon l'abondance du trait. Pour chaque espèce, un certain nombre de poids et tailles individuels ont été mesurés afin d'établir des relations tailles/poids. Pour certaines espèces, des observations ont été faites concernant leur sexe, maturité sexuelle et état nutritionnel. Pour la sardine et l'anchois, des otolithes ont été prélevés afin d'établir des clés tailles/âges. Pour ces deux dernières espèces, au cours des campagnes récentes, des échantillons ont été congelés en vue d'analyses morphométriques et génétiques (allozymes) et de préciser les caractéristiques des stocks et leur degré éventuel d'hétérogénéité génétique.

Autres travaux réalisés durant les campagnes

Au cours de ces campagnes, d'autres travaux complémentaires ont pu être réalisés dans un but plus méthodologique, en acoustique en particulier. En hydrologie, des profils verticaux (sonde CTD) et des pêches planctoniques au filet WP2 de 200 μ m ont généralement été effectués durant la nuit selon un réseau de stations disposées le long d'une radiale sur deux.

A partir de l'année 2000, un échantillonnage en continu des œufs présents en surface a été effectué à l'aide du système CUFES (*Continuous Underway Fish Egg Sampler*), afin d'établir la distribution des œufs d'anchois et de sardine.

Depuis 2003, des observations sont faites en cours de prospection dans le but d'identifier et de compter les prédateurs supérieurs tels que les cétacés et les oiseaux.

Traitement de la donnée acoustique

Nous ne présenterons ici qu'un bref résumé du traitement de la donnée acoustique visant à l'estimation de l'abondance des différentes espèces de petits pélagiques. La description complète de la méthode est disponible dans Massé (1988). Des informations complémentaires sur l'écho-intégration peuvent être consultées dans la section 4.5.

Les échogrammes numérisés pendant les campagnes scientifiques sont traités avec le logiciel MOVIES+ presque en temps réel, afin d'obtenir des indices d'abondance des petits poissons pélagiques le plus tôt possible à l'issue de la campagne.

Ce traitement consiste dans un premier temps, à corriger manuellement la ligne de fond et à éliminer les échos parasites. Il arrive en effet que le fond ne soit pas bien repéré par l'algorithme de reconnaissance automatique de MOVIES+ (Weill *et al.*, 1993). Dans ce cas, l'écho du fond peut être confondu avec des échos de poissons, donnant lieu à des énergies très fortes. La situation inverse peut aussi se produire, lorsqu'un banc très dense est considéré comme faisant partie de l'écho de fond. Ces deux cas sont faciles à repérer et peuvent être corrigés de façon manuelle. D'autres échos dits « parasites » peuvent être dûs au bruit électronique produit par d'autres équipements du navire ou à l'apparition d'un double écho du fond, doivent être également filtrés.

Une fois les échogrammes validés, l'intégration des échos à l'intérieur de tranches d'eau est effectuée par ESDU le long de chaque radiale prospectée. Verticalement, dix couches parallèles à la surface et quatre suivant le profil du fond sont ainsi prises en compte.

Les résultats des écho-intégrations sont ensuite analysés par un expert chargé de repartir l'énergie acoustique entre différentes catégories d'échos définis selon des critères visuels (voir section 4.4). Par la suite, ces catégories peuvent aussi être affectées à différentes espèces d'après l'appréciation de l'expert et/ou les proportions d'espèces observées lors des chalutages d'identification.

Finalement, l'énergie acoustique de l'espèce ou des espèces considérées est transformé en indice d'abondance (exprimé en poids ou en nombres d'individus) en fonction de TS dont les valeurs sont exprimées en fonction de la taille des individus en appliquant des modèles établis à partir de mesures expérimentales, existant dans la littérature.

Les échogrammes numérisés sont aussi soumis à une analyse par banc dans le but d'obtenir des paramètres descripteurs des agrégations (voir section 4.3). Ces descripteurs sont à la base des analyses présentées dans la section 4.5.

4.3 Analyse des paramètres de bancs individuels

Les bancs des poissons pélagiques sont des structures très dynamiques (Shaw, 1978; Pitcher et Parrish, 1993; Fréon et Misund, 1999). Leur forme, densité et position verticale dépendent de plusieurs facteurs tels que la biologie, la physiologie et le comportement des poissons, les interactions entre espèces et l'environnement (Fréon et Misund, 1999). La variabilité de la structure des bancs a été étudiée au cours d'un cycle diurne (Fréon *et al.*, 1993, 1996), en relation avec la distribution spatiale et temporelle des espèces (Scalabrin et Massé, 1993), ou sous l'influence d'autres espèces (Massé *et al.*, 1996; Massé, 1996; Gerlotto *et al.*, 2004, 2006), et en fonction de leur distribution géographique (Bahri et Fréon, 2000; Muiño *et al.*, 2003*a*).

Ces travaux ont cherché à synthétiser l'hétérogénéité des bancs par des valeurs moyennes ou des plages réduites de valeurs des descripteurs individuels de bancs. Le but de cette section est d'analyser les descripteurs individuels de bancs disponibles dans notre zone d'étude, afin d'évaluer les variations interannuelles de la forme, de la densité et de la position des bancs.

4.3.1 Matériel et Méthodes

Nous avons sélectionné les bancs détectés dans les tronçons de radiale associés aux chalutages d'identification (c.f. section 4.5). Pour cette analyse, seuls les chalutages monospécifiques ont été pris en compte. Un chalutage est considéré comme monospécifique si la capture était dominée à 95% par une seule espèce (Scalabrin *et al.*, 1996).

L'algorithme d'écho-intégration par banc de MOVIES+ a été appliqué à ces chalutages selon la méthode décrite dans la section 4.5.1. Muiño *et al.* (2003*b*) ont montré que les descripteurs de bancs de petits poissons pélagiques étaient généralement fortement corrélés au sein de chacune des catégories de descripteurs (morphologie, position et énergie). Nous avons donc choisi un descripteur par groupe pour classifier les bancs de petits pélagiques du golfe de Gascogne : l'aire du banc (*airebanc*), l'indice moyen de réverbération de volume (S_v) et l'altitude minimale (*amin*).

Chaque descripteur a été moyenné par espèce et par année. Dans le but d'explorer la variabilité annuelle des descripteurs au sein des espèces, nous avons construit des graphiques en boites à moustaches résumant les statistiques descriptives de chacun des descripteurs.

Pour chaque espèce, nous avons testé l'homogénéité des variances annuelles des descripteurs au moyen du test de Fligner-Killeen, qui peut s'appliquer à des données non normalement distribuées (Conover *et al.*, 1981). Enfin, nous avons utilisé des tests de Kruskal-Wallis pour tester les différences interannuelles entre les moyennes des descripteurs.

4.3.2 Résultats

Un total de 53 chalutages monospécifiques a été sélectionné. Parmi eux, 15 chalutages étaient composés d'anchois, 26 de chinchard, 4 de maquereau et 8 de sardine. Le sprat n'a pas été considéré car il n'était majoritaire que dans deux chalutages en 2001. Le nombre total de bancs dans ces chalutages s'élevait à 4767 : 1913 bancs d'anchois, 1969 bancs de chinchard, 131 bancs de maquereau et 754 bancs de sardine.

Les statistiques descriptives annuelles des descripteurs de bancs par espèce sont présentées dans la Figure 21 et le Tableau 2. Dans les trois cas, les variabilités intra et inter espèces des descripteurs sont très fortes.



FIGURE 21 – Variabilité annuelle des descripteurs de bancs par espèce. La colonne de gauche contient les graphiques en boites à moustaches, et la colonne de droite les coefficients de variation (c.v.) correspondants. De haut en bas : aire de bancs (*airebanc*), indice moyen de réverbération de volume (S_v) et altitude minimale des bancs (*amin*).

		Aire des bancs		S_v		Altitude minimum				
Espèce	Année	moy.	e.t.	c.v.	moy.	e.t.	c.v.	moy.	e.t.	c.v.
anchois	1990	6.97	5.52	79.20	-52.08	1.70	3.26	8.53	3.49	40.95
	1991	14.13	8.22	58.14	-51.68	4.15	8.03	15.07	6.74	44.71
	1992	15.72	17.10	108.82	-47.17	3.89	8.25	9.85	5.79	58.81
	1994	26.47	24.62	93.02	-52.25	2.45	4.69	35.61	29.73	83.49
	1998	28.29	41.58	146.99	-52.56	3.12	5.93	15.99	13.36	83.59
	2001	12.46	16.85	135.21	-47.63	3.86	8.11	14.15	10.69	75.53
	2003	23.03	27.23	118.26	-52.80	1.77	3.35	13.98	11.86	84.83
chinchard	1992	59.62	128.60	215.70	-50.73	3.27	6.45	24.53	38.23	155.84
	1994	34.71	39.25	113.06	-50.45	3.09	6.12	18.66	25.43	136.26
	1997	18.04	21.48	119.12	-44.29	4.35	9.82	13.23	13.47	101.82
	1998	19.23	13.37	69.55	-51.87	2.97	5.72	37.58	15.58	41.45
	2000	13.65	10.25	75.09	-50.85	4.19	8.23	8.16	7.89	96.67
	2001	17.63	28.64	162.47	-47.80	4.68	9.78	9.82	15.52	158.08
	2002	30.61	99.28	324.33	-50.81	4.16	8.19	30.60	38.44	125.60
	2003	32.06	59.02	184.09	-48.81	6.32	12.94	18.41	27.31	148.32
maquereau	1990	31.53	58.20	184.62	-53.75	1.09	2.03	14.71	5.03	34.18
	2000	16.90	12.58	74.43	-51.77	2.63	5.07	26.88	50.68	188.51
	2001	58.21	97.55	167.58	-53.04	2.10	3.97	22.74	24.17	106.27
	2002	25.54	51.29	200.81	-50.97	4.57	8.96	12.15	29.07	239.18
sardine	1990	34.74	141.08	406.12	-50.22	3.25	6.47	20.57	14.81	71.98
	1992	77.89	208.91	268.19	-48.46	5.59	11.54	7.13	9.03	126.59
	1997	11.36	17.41	153.26	-37.58	4.07	10.83	2.62	2.94	112.32
	2000	29.97	38.32	127.87	-52.94	4.42	8.35	61.63	75.62	122.70
	2002	24.42	50.58	207.11	-51.23	4.66	9.10	27.62	19.68	71.26
	2003	23.82	33.59	141.00	-48.38	4.26	8.80	4.42	18.08	408.71

TABLEAU 2 – Sommaire des moyennes (moy.), écarts type (e.t.) et coefficients de variation (c.v.) de l'aire (*airebanc*), de l'indice moyen de réverbération de volume (S_v) et de l'altitude minimale des bancs (*amin*) par espèce aux cours des années.
$\operatorname{Espèce}$	Descripteur	X^2	d.l.		P
anchois	airebanc	158.5	6	<	2.2×10^{-16}
	S_v	125.4	6	<	2.2×10^{-16}
	amin	531.4	6	<	2.2×10^{-16}
chinchard	airebanc	187.0	7	<	2.2×10^{-16}
	S_v	48.7	7		2.5×10^{-8}
	amin	179.0	7	<	2.2×10^{-16}
maquereau	airebanc	13.3	3		0.00386
	S_v	12.4	3		0.00612
	amin	19.7	3		0.00019
sardine	airebanc	12.4	5		0.02858
	S_v	22.9	5		0.00034
	amin	207.7	5	<	2.2×10^{-16}

TABLEAU 3 – Tests de Fligner-Killeen d'homogénéité des variances annuelles par espèce.

L'examen des graphes en boites à moustaches ne permet pas de distinguer de tendances dans le comportement des médianes des descripteurs. Il en est de même pour les valeurs moyennes présentées dans le Tableau 2.

À l'exception de la sardine, pour laquelle l'hypothèse d'homogénéité des variances de l'aire de bancs ne peut pas être rejetée ($X^2 = 12.4$, P = 0.02858), les tests de Fligner-Killen montrent des différences interannuelles significatives entre les variances des trois descripteurs analysés (Tableau 3). Les résultats du test de Kruskal-Wallis sur les moyennes des descripteurs sont présentés dans le Tableau 4. Les moyennes des descripteurs des bancs sont significativement différentes entre les années dans tous les cas, à l'exception de l'aire des bancs pour le maquereau ($X^2 = 3.24$, P = 0.3565).

La variabilité du c.v. de l'aire des bancs d'anchois est basse et stable dans le temps par rapport aux autres espèces (Figure 21 colonne de droite). La variabilité des tailles des bancs de chinchard, de sardine et de maquereau montre une tendance à la diminution jusqu'en l'année 2000 et augmente ensuite.

La variabilité du descripteur énergétique (S_v) augmente dans le cas du maquereau et du chinchard, et fluctue au cours des années pour les bancs d'anchois et de sardine. Pour cette dernière espèce, les valeurs du c.v. sont plus élevées.

La variabilité de l'altitude minimum des bancs d'anchois est la plus faible et la plus stable de toutes les espèces. L'altitude des bancs de maquereau augmente d'un facteur compris entre trois et sept, alors que dans le cas de la sardine, le c.v. de l'altitude des bancs est stable jusqu'en 2002 et augmente ensuite d'un facteur quatre. La variabilité de l'altitude des bancs de chinchard a baissé jusqu'en 1998 pour augmenter ensuite.

Espèce	Descripteur	X^2	d.l.		P
anchois	airebanc	272.80	6	<	2.2×10^{-16}
	SV	681.97	6	<	2.2×10^{-16}
	amin	174.78	6	<	2.2×10^{-16}
chinchard	airebanc	123.45	7	<	2.2×10^{-16}
	SV	151.84	7	<	2.2×10^{-16}
	amin	234.13	7	<	2.2×10^{-16}
maquereau	airebanc	3.24	3		0.35650
	SV	13.97	3		0.00294
	amin	23.27	3		$3.5 imes 10^{-5}$
sardine	airebanc	55.59	5		9.8×10^{-11}
	SV	219.78	5	<	2.2×10^{-16}
	amin	228.69	5	<	2.2×10^{-16}

TABLEAU 4 – Tests de Kruskal-Wallis des rangs moyens annuels par espèce.

4.3.3 Discussion

Il n'a pas été possible d'identifier de tendances annuelles dans les valeurs moyennes des trois descripteurs analysés. Leur dispersion est élevée et fluctuante (Figure 21 et Tableau 2). Nous avons tenté de réduire les sources de variabilité en n'analysant que les bancs associés aux chalutages mono-spécifiques. Néanmoins, d'autres facteurs tels que la variabilité spatiale sont toujours présents dans notre analyse. Globalement, la grande majorité (82%) des bancs a une aire $< 30 \text{ m}^2$, mais des bancs ayant une aire allant jusqu'à 1650 m² ont été observés. L'indice moyen de réverbération de volume varie de -59 à -11 dB, mais le S_v de plus de 96% des bancs est < -40 dB. Par rapport à l'altitude minimale des bancs, 89% se trouvent à moins de 40 m du fond, mais nous avons également trouvé des bancs à une altitude supérieure à 200 m.

De nombreuses études ont souligné la variabilité très importante des différents descripteurs de bancs. Smith (1970) a ainsi montré qu'en dépit du fait que la majorité des bancs d'anchois de Californie (*Engraulis mordax*) avaient un diamètre compris entre 10 et 30 m, des bancs bien plus larges (210 m de diamètre) pouvaient être observés. Pour la même espèce, Mais (1974) a défini sept types de bancs en fonction de leur dimensions (hauteur et diamètre horizontal), densité, type d'habitat et saison et seulement deux types de bancs de chinchard gros yeux du Pacifique (*Trachurus symmetricus*). Squire (1978) montre de même, à partir de photographies aériennes la variabilité importante de la forme des bancs d'anchois de Californie. Plus récemment, Muiño *et al.* (2003*b*) ont illustré la variabilité de dix descripteurs sur différentes espèces de petits poissons pélagiques dans six zones de l'Atlantique Nord-Est. Ces auteurs signalent notamment, que la morphologie des bancs des stocks du golfe de Gascogne et de la côte Atlantique

espagnole exhibe la variabilité la plus élevée de tous les stocks analysés par eux.

Les chercheurs s'intéressent généralement à la comparaison des valeurs moyennes des variables d'étude, mais lorsque la variabilité entre catégories diffère les hypothèses des tests statistiques, par exemple le test t, ne sont pas vérifiées (Magnusson et Mourão, 2004). Très souvent les changements en variabilité sont aussi importants (Magnusson et Mourão, 2004). Dans un contexte écologique, Callaghan et Holloway (1999) et Benedetti-Cecchi (2003) ont montré l'importance d'étudier la variance et ses fluctuations. Nous nous sommes intéressés ainsi au suivi des fluctuations de la variance annuelle des descripteurs de bancs.

Le coefficient de variation a été utilisé à la place de la variance pour analyser la variabilité annuelle des descripteurs de bancs, afin de disposer d'une mesure relative de la variabilité, indépendante de la moyenne annuelle des descripteurs. Il est intéressant de noter la relative stabilité du c.v. de l'aire et de l'altitude des bancs d'anchois par rapport aux autres espèces. Deux interprétations sont possibles, la constance de ces descripteurs peut être considérée comme étant une propriété intrinsèque de l'espèce ou elle peut être liée à la faible biomasse actuelle d'anchois dans le golfe de Gascogne. La taille des bancs dépend du taux de rencontre entre individus ou agrégations existantes, elle est donc généralement proportionnelle à la densité de la population (Bakun, 1996; Rangeley et Kramer, 1998). Pour Swartzman (1991), si la pression exercée par les prédateurs est faible, les bancs seront plus gros. Fréon et Misund (1999) présentent différent schémas théoriques d'agrégation en fonction de la densité d'une population de poissons. Pour ces auteurs, les changements d'abondance peuvent être reflétés par des changements dans le nombre de bancs, dans leur taille ou dans les deux. Dans tous les cas ce modèle suppose que, lorsque l'abondance d'un stock diminue, la taille moyenne des bancs diminue également (Fréon, 1991; Fréon et Misund, 1999). Au cours des années 1983-1987, la présence des gros bancs d'anchois en forme de grandes « chandelles » ou « cathédrales » a été signalée dans le golfe de Gascogne (Massé, 1988). Même si les valeurs moyennes de l'aire des bancs dans cette étude sont peu informatives à cause de la dispersion qui leur est associée, nous interprétons les faibles valeurs des coefficients de variation correspondantes et leur stabilité comme une indication d'un faible nombre des gros bancs d'anchois. Fréon et Misund (1999) suggèrent de considérer la variation en taille des bancs lorsque l'abondance d'un stock change parce que la majorité des indices d'abondance utilisés dans les pêcheries pélagiques sont dérivées de captures de traits de chaluts visant à capturer des bancs. Nous suggérons que dans le cas du golfe de Gascogne, où l'anchois est soumis à une forte pression de pêche, le niveau actuel de la population pourrait ne pas permettre la formation des grosses agrégations observées dans le passé (Massé, 1988).

De même, la stabilité interannuelle de la position verticale des bancs d'anchois pourrait être interprétée comme l'expression de la préférence de l'espèce pour un habitat particulier, défini ici par la bathymétrie, ou comme le signe de la diminution de l'étendue spatiale de l'espèce dans le golfe de Gascogne. La diminution de l'abondance d'un stock est souvent accompagnée d'une diminution de son aire de distribution (Rodríguez-Sánchez et al., 2002), probablement vers l'habitat le plus favorable pour l'espèce (MacCall, 1990). Dans le cas de l'anchois du golfe de Gascogne, la réduction progressive de l'aire de capture a été déjà observée (Junquera, 1986). À l'inverse, le haut degré de variabilité des descripteurs de bancs observé pour les autres espèces pourrait traduire un haut niveau d'abondance de ces espèces, concomitant avec une distribution géographique plus ample. Selon le descripteur considéré, cette variabilité importante pourrait traduire une meilleure capacité d'adaptation d'une espèce à l'environnement physique et biologique. La forte variabilité des descripteurs traduirait alors l'adoption de différentes réponses des poissons aux variations de l'habitat. D'après Pitcher et Parrish (1993), la variance dans la taille des agrégations de poissons reflète la stabilité des forces qui agissent sur le banc. Les espèces qui forment des agrégations de taille très variable expérimenteraient des conditions instables dans le temps ou dans l'espace (Pitcher et Parrish, 1993).

4.3.4 Conclusions

Dans le golfe de Gascogne, la variabilité inter- et intra-spécifique des descripteurs de bancs est très importante. Il est alors difficile d'identifier des tendances nettes dans l'évolution annuelle des valeurs moyennes des descripteurs. Néanmoins, les fluctuations interannuelles de la variance apportent d'importants éléments d'analyse.

Par rapport aux autres espèces, les variations dans le temps de la taille et de la position verticale des bancs d'anchois sont faibles. Cette stabilité relative pourrait être lié au faible niveau d'abondance actuel de la population d'anchois dans le golfe de Gascogne.

Lorsque l'on s'intéresse au suivi des caractéristiques des bancs sur plusieurs années, l'accumulation des sources de variabilité limite les conclusions que l'on peut tirer de l'approche basée sur les bancs individuels.

4.4 Analyse des types de déviation

La méthode d'analyse des données acoustiques utilisée par l'IFREMER pour l'estimation d'indices d'abondance des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne, est basée sur l'affectation des densités acoustiques, les s_A , issues de l'écho-intégration par couche à différentes catégories ou « types de déviation », définies principalement en fonction de critères visuels établis par un expert.

Lorsque les échogrammes et les sorties de l'écho-intégrateur étaient représentés exclusivement sur papier, les cumuls des énergies acoustiques reçues par le sondeur étaient visualisés par une ligne, dont la valeur de la pente positive était proportionnelle à l'intensité des échos enregistrés. Les déviations de cette ligne, mesurées en mm par les acousticiens sur les échogrammes papier, permettaient de calculer l'énergie de l'écho intégré. Étant donné que ces déviations était imprimées sur l'échogramme, il était simple d'associer un type d'écho (e.g. un banc, une couche de plancton) à la déviation qui correspondait sur l'échogramme. À cause de ces raisons historiques, les échotraces et leurs énergies respectives sont toujours dénommés « déviations ». Massé (1988) distingue les déviations dues au plancton, aux poissons dispersés et aux poissons présents sous forme des bancs. Au cours des années, cette distinction s'est affinée, et de nos jours six catégories sont utilisées. En fonction de la zone d'étude et des chalutages d'identification, chaque type de déviation peut être associé à une ou plusieurs espèces (Massé, com. pers.) Figure 22 :

- D1. Échotraces diffus près du fond (chinchard)
- D2. Bancs pélagiques bien délimités (sardine, anchois, sprat, $\ldots)$
- D3. Détections en forme de nuage profond à la rupture de pente (merlan bleu, myctophidae)
- D4. Petits bancs en surface (anchois, sardine, maquereau)
- D5. Gros bancs denses et mobiles (chinchard)
- D6. Mélange d'échotraces diffus (D1) et de bancs pélagiques (D2)

Cette classification des énergies acoustiques, réalisée pour chaque ESDU représente une source d'information très importante sur les différents types de bancs observés lors des campagnes à la mer. Cette section présente une analyse de la base de données des déviations, visant à préciser la dynamique spatio-temporelle des bancs acoustiques détectés dans le golfe de Gascogne.

4.4.1 Matériel et Méthodes

Les valeurs de s_A classées par types de déviation sont disponibles pour chaque ESDU. Afin de simplifier l'analyse, nous avons regroupé le s_A dans chacun des rectangles statistiques définis à la section 2.1.4.

Afin d'étudier la représentativité de l'échantillonnage dans chaque rectangle statistique, nous avons déterminé le nombre d'ESDUs dans chaque rectangle h et pour chaque année i (n_{hi}) . Ces quantités ont été sommées sur les années pour obtenir le nombre total d'ESDUs échantillonnés par rectangle dans la série temporelle $(N_h =$



 $\begin{array}{l} \label{eq:FIGURE 22-Exemples d'images issues de la classification empirique des énergies acoustiques en types de déviation. D1 : Échotraces diffus près du fond ; D2 : Bancs pélagiques ; D3 : Détections en forme de nuage profond à la rupture de pente ; D4 : Petits bancs en surface ; D5 : Gros bancs denses et mobiles ; D6 : Mélange d'échotraces diffus (D1) et bancs pélagiques (D2). \end{array}$

 $\sum_{i=1}^{10} n_{hi}$). Nous avons finalement, calculé « l'intensité d'échantillonnage » dans les rectangles à partir des rapports n_{hi}/N_h . Dans chaque rectangle, ces valeurs indiquent la représentativité de l'échantillonnage d'une année donnée par rapport à la série temporelle complète.

De même, nous avons calculé la quantité e_{hij} , qui correspond au s_A affecté au type de déviation j dans le rectangle h pour l'année i et le rapport e_{hij}/n_{hi} , qui représente le s_A moyen par ESDU dans le rectangle concerné. Enfin, les valeurs de s_A relatif moyen er_{hij} ont été calculées dans tous les rectangles :

$$er_{hij} = \frac{e_{hij}/n_{hi}}{\sum_{h=1}^{21} (e_{hij}/n_{hi})}$$

Dans cette relation, er_{hij} est défini comme le s_A moyen par ESDU du type de déviation *j* dans le rectangle *h* et pour l'année *i* relatif à l'ensemble des rectangles statistiques. D'après cette relation, il est évident que :

$$\sum_{h=1}^{21} er_{hij} = 1$$

Cette dernière propriété est importante dans l'interprétation de la figure de la distribution des types de déviation par rectangle statistique et leur évolution au cours du temps. Elle nous permet de détecter, pour chacune des années, dans quels rectangles se concentre un type de détection. La comparaison interannuelle est aussi possible à partir de cet indice de s_A relatif. Cependant, la magnitude du s_A au sein des types de déviation est masquée et la comparaison de la quantité d'énergie entre types de déviations n'est pas directe.

4.4.2 Résultats

La Figure 23 montre la distribution de l'intensité d'échantillonnage dans les rectangles statistiques. Les rectangles centraux (8, 9, 10, 11, 12 et 13) et côtiers (1, 2, 3, 4, 5 et 6) ont été visités pendant toute la série temporelle, mais l'échantillonnage a été plus régulier dans les rectangles côtiers. Les rectangles de l'extrême sud-ouest (18, 19, 20 et 21) n'ont été visités qu'occasionnellement. Les rectangles 15, 16 et 17 ont été échantillonnés surtout après l'année 2000, tandis que ceux au sud-est (7 et 14) l'on été en début des années 1990.

L'énergie attribuée aux bancs de type D2 est généralement la plus élevée. Le pourcentage du s_A total de ce type varie entre 54 et 93% du s_A total, sauf en 2003, où il diminue fortement (21%) du fait de l'apparition du type D6 (41%) (mélange de bancs et de détections diffuses). Les détections diffuses attribuées au chinchard (D1) varient



FIGURE 23 – Séries annuelles de l'intensité d'échantillonnage par rectangle statistique. La hauteur de chaque bâton représente le rapport entre le nombre d'ESDUs échantillonnés dans le rectangle pendant une campagne et le nombre total d'ESDUs échantillonnés dans le rectangle pour l'ensemble des campagnes.



FIGURE 24 – Séries annuelles du s_A moyen par ESDU des différents types de déviation par rectangle statistique. D1 en jaune; D2 en bleu; D3 en rose; D4 en bleu clair; D5 en orange; D6 en noir. Voir le texte pour l'explication des types de déviation.

entre 3.8 et 27.3%. Le s_A des détections aux accores (D3) est plus faible et varie entre 0.1 et 13%. Le s_A des petits bancs en surface (D4) varie entre 1.5 et 14%, alors que celui des gros bancs de chinchard (D5) atteint 22% en 2003.

La Figure 24 montre la distribution de l'énergie acoustique (s_A) par rectangle statistique en fonction des différents types de déviation. Dans les rectangles visités occasionnellement (7, 14, 18, 19, 20 et 21) il y a eu très peu ou pas de détections. Pour les autres rectangles les types de déviation sont généralement distribués comme suit : l'énergie acoustique attribuée aux échotraces diffuses près du fond (type D1, associée au chinchard) est faible et distribuée dans tous les rectangles. Les bancs attribués au type D2 sont présents dans tous les rectangles, mais de manière plus importante dans les rectangles côtiers (1, 2, 3, 4, 5 et 6). Le type D3, associé aux couches diffuses de merlan bleu et de myctophidae, se trouve dans les rectangles proches des accores (10, 11, 12 et 13). Les petits bancs en surface (type D4) sont principalement détectés entre les sondes 100 et 200 m, dans les rectangles 12, 15, 16 et 17. En 2001 ces petits bancs sont aussi présents dans les rectangles plus côtiers (2, 3, 4, 5, 6). Les gros bancs denses de chinchard (type D5) sont aussi localisés dans les rectangles 15 et 16, mais également plus près de la côte dans le rectangle 4 en 2003. Le mélange des couches diffuses et de bancs (type D6) est un cas particulier observé seulement en 2003. Ce type de déviation a été observé dans les rectangles 4, 5, 6, 10, 11, 12, 15, 16 et 17.

À l'exception des nouveaux types de déviation apparus à partir de l'année 2000 (D4, D5) et du type de déviation particulier observé en 2003 (D6), il est difficile de détecter des changements dans la distribution des différents types de déviation. Néanmoins, il semble que, pour les années les plus récentes, la proportion du s_A du type D1 soit un peu plus élevée dans quelques rectangles côtiers (1, 2, 4, 5 et 6). De même, la proportion du type D3, caractéristique des accores, diminue au cours du temps.

4.4.3 Discussion

Massé (1988) a développé la méthode de classification visuelle de l'énergie acoustique entre les différents types. Dans les années 1980 cet auteur avait identifié une déviation due au plancton, une déviation due au poisson distribué dans toute la tranche d'eau et une déviation due au poisson présent sous forme de bancs bien distincts et décollés du fond. Une quatrième déviation, correspondant aux détections en forme de « nuages », de « hachures » ou de « ruban » de consistance relativement floue, détectés près du fond a été définie par la suite. Massé et Rouxel (1991) ont attribué ce dernier type de déviation au chinchard et à différentes espèces démersales sur la base de résultats de chalutages, et les bancs bien séparés moins fréquemment distribués près du fond, à la sardine, l'anchois, le sprat et le maquereau. Au fil des campagnes, la distinction entre les types de déviation s'est affinée, pour aboutir aux six catégories actuelles (Massé, com. pers.) que nous avons analysées dans ce travail. L'allocation visuelle des énergies aux types de détection est subjective et peut entraîner des erreurs, principalement dans le cadre des estimations de biomasse par espèces (Massé, 1988). Cependant, les résultats de la méthode expert sont proches de ceux obtenus avec des méthodes de classification automatiques plus objectives (Petitgas *et al.*, 2003) et la classification visuelle des énergies permet l'analyse d'une grande quantité d'information lors des campagnes d'estimation de l'abondance des petits pélagiques dans le golfe de Gascogne.

L'analyse de la distribution spatio-temporelle des déviations ne s'est cependant pas avérée simple et nous nous sommes limités ici à une description exploratoire de la distribution des déviations. Nous avons essayé d'étudier la distribution des déviations à l'échelle des ESDUs au moyen des Modèles Additifs Généralisés (GAM) sans succès. Les modèles que nous avons essayé d'ajuster incluaient des variables telles que la sonde, la position géographique (longitude et latitude), la distance à la côte et la distance à l'isobathe de 200 m. Cependant, nous n'avons pas abouti à des résultats satisfaisants.

Malgré tout, notre analyse au niveau des rectangles statistiques nous permet de préciser la répartition géographique générale des différents types de déviation. Elle a également permis d'identifier les zones où les nouveaux types de déviation sont récemment apparus.

4.4.4 Conclusions

L'énergie acoustique (s_A) des différents types de déviation est très variable dans le temps. La présence d'échotraces diffuses près du fond (D1) est de plus en plus fréquente dans les rectangles côtiers pour les années les plus récentes (2000, 2001 et 2003). La quantité allouée aux bancs (type D2) est plus régulière au fil du temps, notamment dans les rectangles côtiers. Sauf exceptions, les échotraces typiques des accores (D3) ont diminué fortement après l'année 2000. Les petits bancs en surface (type D4) s'observent principalement entre les isobathes 100 et 200 m.

4.5 Analyse des images acoustiques

Afin d'estimer la variance d'échantillonnage associée à l'identification des espèces dans le processus d'évaluation acoustique de la biomasse de petits poissons pélagiques, Petitgas *et al.* (2003) ont proposé une méthode de classification et d'identification d'images acoustiques (AICASA). Une image acoustique est définie comme l'ensemble des échos (couches planctoniques, bancs, cibles isolées) détectés sur une section de radiale, de longueur donnée. La méthode AICASA est basée sur l'hypothèse de l'existence de populations acoustiques, définies comme des populations d'échos qui peuvent être regroupées sur la base d'un certain nombre de caractéristiques communes (Gerlotto, 1993). Cette méthode suppose ainsi l'existence d'un certain degré de cohérence spatiale et temporelle des groupes d'échotraces détectés sur une image acoustique, ce qui potentiellement peut s'avérer utile pour identifier des assemblages d'espèces (Petitgas *et al.*, 2003). L'originalité de la méthode repose sur l'utilisation conjointe de l'image acoustique qui a justifié la réalisation d'un chalutage d'identification et des résultats du chalutage.

Petitgas *et al.* (2003) ont divisé les radiales acoustiques en unités de 3 mn., représentant chacune une image acoustique, les images les plus proches des chalutages réalisés étant considérées comme ayant été identifiées. Chaque image a ensuite été caractérisée par un vecteur de descripteurs des bancs issus d'une écho-intégration par banc réalisée sur l'image acoustique (Petitgas *et al.*, 2003). Les images acoustiques identifiées par chalutage ont ensuite été classifiées en appliquant une analyse en composantes principales sur les vecteurs des descripteurs de bancs puis une classification ascendante hiérarchique sur les huit premiers vecteurs des composantes principales issues de l'ACP. Enfin les images acoustiques non identifiées ont été attribuées aux groupes d'images identifiées définis précédemment en projetant les images non identifiées dans le premier plan factoriel de l'ACP et en les associant au groupe le plus proche (Petitgas *et al.*, 2003).

Nous avons appliqué cette méthode, afin de classifier les images acoustiques identifiées par chalutage de notre étude et de suivre leur évolution au cours du temps.

4.5.1 Matériel et Méthode

Pré-traitement et préparation de la donnée

Nous avons limité notre classification des images acoustiques aux tronçons de radiales proches des chalutages d'identification. Les images acoustiques sélectionnées ont des longueurs comprises entre 2 et 5 mn.; elles correspondent dans la majorité des cas aux sections qui précèdent les chalutages, et incluent l'ESDU durant laquelle le navire fait demi-tour pour revenir sur les détections. Dans les cas où la seule donnée disponible se trouvait dans des sections après le chalutage ou lorsque le chalutage a eu lieu hors de la radiale prospectée, nous avons sélectionné les images acoustiques correspondant aux sections les plus proches du chalutage. Ces sections ont été incluses dans l'analyse seulement si le temps écoulé entre l'heure de filage du chalut et l'heure de début de l'ESDU la plus proche ne dépassait pas 4 heures.

Par ailleurs, seuls les chalutages pélagiques dits « classiques », c'est à dire effectués

dans la tranche d'eau comprise entre le fond et 50 m au-dessus (zone habituelle de présence des espèces pélagiques, en dehors de la tranche située immédiatement sous la surface) et dont les captures étaient supérieures à 10 kg ont été pris en compte. Le choix de ce seuil est arbitraire, mais permet de conserver la majorité des données disponibles. Nous avons de plus privilégié dans le processus de sélection les chalutages comportant une majorité d'espèces de petits pélagiques, en particulier l'anchois, le chinchard, le maquereau, la sardine et le sprat et les chalutages dominés par une seule espèce. Les chalutages pouvant être considérés comme « monospécifiques » étant cependant rares (une espèce représente 90% ou plus des captures dans moins d'un quart des chaluts) nous avons sélectionné en priorité les traits où au moins 70% du poids de la capture correspondait à une espèce. Dans un deuxième temps, nous avons sélectionné les chalutages comportant des associations de deux ou trois espèces qui représentaient ensemble au moins 80% du poids et dont l'espèce la moins abondante représentait au moins 15% de la capture totale.

Classification des chalutages d'identification en fonction de leur composition

Les chalutages sélectionnés ont ensuite été classés en groupes d'espèces (GE) en se basant sur la composition spécifique de la capture. Nous avons utilisé pour ce faire une procédure de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH, « *hierarchical agglo-merative clustering* ») qui vise à minimiser la variance inter-groupe selon la méthode de la variance minimale de Ward. La méthode de Ward regroupe les individus de façon à minimiser la somme des carrés des distances entre tous les objets et les centroides des groupes (Legendre et Legendre, 1998). La CAH a été appliquée sur les distances euclidiennes entre chalutages, calculées à partir du vecteur des captures exprimé en pourcentages.

Les résultats de la CAH ont été présentés sous la forme d'un arbre de classification sur lequel figure le coefficient de classification qui est une mesure de l'homogénéité des groupes identifiés (R Development Core Team, 2006). Des graphes en boites à moustaches des pourcentages de capture par espèce dans chaque GE ont été construits. Finalement, une figure représentant la distribution annuelle des GE et des cartes de leur localisation géographique ont été produites.

Extraction des descripteurs de bancs par EIB

Après avoir défini les limites des images acoustiques, nous avons calculé les variables caractérisant ces images. Ces variables décrivent deux échelles : l'échelle du banc et l'échelle de l'ensemble de l'image acoustique. Dans le premier cas, les variables sont issues de l'écho-intégration par banc (EIB) ou calculées à partir de paramètres issus de

Paramètre	\mathbf{Seuil}
seuil minima d'EIB (dB)	-58
seuil maxima d'EIB (dB)	0
unité d'échantillonnage (mn.)	1
créneau horizontal (gap) (émissions)	0
créneau vertical (m)	0
seuil queue de comète (dB)	-20
min $\sigma_{ag} (m^2)$	0
$\max \sigma_{ag} (m^2)$	100
hauteur minima (m)	1
hauteur maxima (m)	200
longueur minima (m)	2
longueur maxima (m)	1000
aire minima (m^2)	5
aire maxima (m^2)	100000
densité minima (dB)	-55
densité maxima (dB)	0

TABLEAU 5 – Seuils d'écho-intégration utilisés. Lors des passages très chargés en plancton, les valeurs du seuil minimum d'EIB et de la densité minimale ont été augmentées en 3 dB.

cette procédure. Dans le deuxième cas, nous avons calculé d'autres variables visant à synthétiser ou quantifier l'environnement des bancs au sein de l'image. Nous désignons ces variables comme « variables de contexte ».

Pour cette étude, nous disposons de données d'EIB déjà extraites dans le cadre de divers programmes européens de recherche. Nous avons ainsi utilisé pour la période de 1991 à 1998 les bases de données du programme « CLUSTER ¹ », et celles du programme « SIMFAMI ² » pour les années 2000 à 2002.

Pour compléter la série des années utilisées, des EIB ont été réalisées pour les années 1990 et 2003, ainsi que pour quelques images manquantes dans d'autres années. Les seuils d'EIB que nous avons utilisés sont les mêmes que ceux employés lors du programme SIMFAMI (Tableau 5).

Afin de rassembler et d'exploiter de façon conjointe les données en provenance des différentes bases mentionnées précédemment et les écho-intégrations faites dans cette étude, nous avons uniformisé les variables disponibles dans chaque jeu de données, particulièrement les variables énergétiques. Des versions successives du logiciel MOVIES+ exprimaient en effet l'énergie acoustique des bancs en déviation Qd (m·volts²), puis en énergie En (m²·millivolts²), et enfin en σ_{ag} et en s_A (exprimées respectivement en m²

^{1.} CLUSTER. Aggregation patterns of commercial fish species under different stock situations and their impact on exploitation and assessment. FAIR-CT-96.1799

^{2.} SIMFAMI. Species identification methods from acoustic multi-frequency information. Q5RS-2001-02054

et en m²·mn.⁻²).

Nous avons ensuite éliminé les images avec un nombre de bancs trop faible (< 10). Nous avons également éliminé les bancs dont la longueur était supérieure à 200 m, en considérant qu'il s'agissait de couches de plancton plutôt que de bancs de poissons.

Nous avons ensuite sélectionné la longueur (lbanc) et l'aire (airebanc) des bancs comme variables morphologiques, le facteur de rétrodiffusion agrégée (sag) et le coefficient de variation des énergies acoustiques des pixels à l'intérieur du banc (cv) comme variables énergétiques et l'altitude minimale du banc (amin) comme variable bathymétrique ou de position. Une autre variable morphologique, la circularité des bancs (circu), a été calculée à partir du quotient du périmètre (peribanc) sur l'aire du banc, selon l'équation suivante :

$$circu = \frac{peribanc^2}{4 \pi \ airebanc}$$

La circularité est proche de 1 lorsque la forme du banc est proche de celle d'un cercle et > 1 dans les autres cas (théorème d'isopérimètrie³). Une circularité élevée dénote une irrégularité importante du contour du banc.

Les bancs dont les valeurs de *lbanc*, *airebanc*, *peribanc*, et *sag* pouvaient être corrigées par l'algorithme de Diner (2001) ont été sélectionnés en priorité. Néanmoins, du fait du nombre (parfois important) de « petits » bancs ne pouvant pas être corrigés par cet algorithme et de leur importance pour comprendre le contexte général dans l'image acoustique, nous avons utilisé les valeurs non corrigées de ces « petits » bancs. Nous avons également utilisé les paramètres non corrigés de plus gros bancs lorsque les valeurs corrigées comportaient des valeurs aberrantes.

Vecteur caractérisant l'image acoustique

Les vecteurs caractérisant l'image acoustique ont été définis en appliquant la méthode AICASA (Petitgas *et al.*, 2003). Les quantiles 33% et 66% des descripteurs acoustiques des bancs sélectionnés ont été calculés pour l'ensemble des bancs dans toutes les images acoustiques. Les quantiles ont ensuite été utilisés afin de définir trois classes de valeurs pour chaque descripteur. Le nombre de bancs dans chaque classe a ensuite été calculé pour chaque descripteur dans chaque image acoustique, puis divisé par le nombre total des bancs dans l'image.

Trois nouvelles variables ont ainsi été définies à partir de chaque descripteur de bancs. Par exemple, si X est la variable décrivant les aires des bancs dans une image i, trois nouvelles variables X_1 , X_2 et X_3 ont été définies pour résumer l'information ap-

^{3.} http://www.math.utah.edu/~treiberg/isoperim/isop.pdf

portée par X. Ces variables contiennent les proportions du nombre de bancs de l'image dont la superficie est petite (i.e. comprise entre zéro et le quantile 33%), moyenne (i.e. comprise entre les quantiles 33 et 66%), et grande (i.e. comprise entre les quantiles 66 et 100%), relativement à l'ensemble des bancs de toutes les images. Par conséquent, pour chaque image i et chaque variable originale X,

$$\sum_{j=1}^{3} X_{ij} = 1$$

Pour compléter ces informations, nous avons calculé des variables à l'échelle de l'image acoustique (variables de contexte) : le s_A total dans l'image (sat); le ratio s_A des bancs sur s_A total dans l'image (sabt); la proportion de s_A des petits bancs sur le s_A de tous les bancs (sapg); le ratio de la somme de l'aire des bancs dans l'image sur l'aire approximative de l'image (nombre d'ESDU fois la sonde moyenne) (*ab.aireimg*) et le nombre des bancs par mille nautique (ntb.nm). Ces variables renseignent sur l'occupation de l'espace par les bancs, et sur leur environnement général.

On dispose ainsi pour chaque image acoustique d'un vecteur composé de 23 variables (6^*3 variables de bancs + 5 variables de contexte) qui a été utilisé dans la phase de classification des images acoustiques.

Classification des images acoustiques

Les images acoustiques ont été classifiées en deux étapes. Nous avons d'abord réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP), puis une classification basée sur les coordonnées principales obtenues. L'ACP a été appliquée sur la matrice de corrélation des vecteurs des descripteurs des images. L'utilisation de la matrice de corrélation est en effet préférable lorsque les variables utilisées sont mesurées dans des unités différentes (Neff et Marcus, 1980 ; Jackson, 2003). Nous avons sélectionné les 10 premiers axes principaux de l'ACP qui expliquent 88.63% de la variance totale. Les distances euclidiennes entre les images acoustiques calculées à partir des coordonnées principales le long de ces axes ont été ensuite utilisées afin de regrouper les images acoustiques par CAH (c.f. 4.5.1)

Les caractéristiques des images au sein des différents groupes ont été étudiées au moyen de graphes en boites à moustaches et d'un tableau regroupant les moyennes par groupe du nombre de bancs par classe de descripteur ainsi que les moyennes des variables de contexte. Des graphes de la distribution annuelle des groupes d'images (GI) et les cartes de la distribution géographique des GI ont également été produites.

Analyses statistiques

A l'issue des analyses précédentes, chaque image acoustique a été classifiée comme appartenant à un GI, et à un GE, via le chalutage associé à l'image acoustique. Dans la suite des analyses, ces codes ainsi que l'année de l'image acoustique (AN), ont été traités comme des variables factorielles.

Test d'indépendance entre paires de variables factorielles

Nous avons testé les relations entre les variables factorielles AN, GE et GI au moyen de tableaux de contingence à deux variables (Legendre et Legendre, 1998). Nous avons appliqué un test du khi carré à chaque tableau avec comme hypothèse nulle (H_0) l'indépendance entre la paire de variables considérées.

Pour ce faire, nous avons d'abord construit pour chaque paire de variables un tableau des fréquences observées (O), i.e. le nombre des images acoustiques dans chaque combinaison des variables (e.g. le nombre des images dans le groupe d'espèces GE-1 dans l'année 1990, etc.). Les fréquences attendues (E) sous l'hypothèse d'indépendance ont ensuite été calculées comme le produit des totaux marginaux des fréquences observées (O) du tableau (la somme des lignes fois la somme des colonnes), divisé par le nombre total d'observations dans le tableau (Legendre et Legendre, 1998).

Nous avons ensuite calculé la valeur du khi carré de Pearson :

$$X_p^2 = \sum_{ttes.cells.} \frac{(O-E)^2}{E}$$

Le nombre de degrés de liberté (v) peut être déterminé selon la relation v = (r - 1)(c - 1), où r est le nombre de lignes et c est le nombre de colonnes du tableau.

La probabilité P d'accepter H_0 alors que l'hypothèse est fausse peut être déterminée à partir de la valeur de X_p^2 et du nombre de degrés de liberté. Si cette probabilité est supérieure au seuil de confiance α prédéterminé (0.01), l'hypothèse nulle d'indépendance entre les deux variables est rejetée (Legendre et Legendre, 1998). Nous avons calculé la valeur de P par simulation de Monte Carlo avec 5000 réalisations.

Nous avons également calculé pour chaque tableau le coefficient de contingence C, qui mesure le degré d'association entre les deux variables étudiées :

$$C = \sqrt{X_p^2/(n+X_p^2)}$$

Ce coefficient varie de 0 (aucune association) à 1 (association totale). Enfin, nous avons calculé le rapport entre le khi carré et le nombre d'observations, quotient qui représente l'inertie totale du tableau de contingence (Krzanowski et Marriot, 1994), qui est une mesure de la corrélation totale au sein du tableau. Dans le cas particulier de la relation entre les groupes d'espèces et les groupes d'images, une autre mesure de l'inertie, expliquée ci-dessous, a été calculée.

Après avoir vérifié l'indépendance des deux variables dans chaque tableau de contingence, nous avons testé la différence entre les fréquences observées O_{ij} et les fréquences attendues E_{ij} dans chaque cellule des tableaux. Pour ce faire, nous avons calculé l'écart de Freeman-Tukey, donné par la relation :

$$FT = \sqrt{O} + \sqrt{O+1} - \sqrt{4 E+1}$$

et sa valeur critique :

$$\sqrt{v \ X_{[1,\alpha]}^2/(no.cellules)}$$

Lorsque la valeur absolue de la statistique dans une cellule est supérieure à la valeur critique, la fréquence observée est significativement différente de la fréquence attendue. Les différences négatives peuvent traduire un comportement d'« évitement », tandis que les différences positives se traduisent par une « préférence » (Legendre et Legendre, 1998). Il est recommandé, néanmoins, de ne tester que les cellules du tableau où E > 5. Pour toutes les paires de variables, un tableau avec la O, la E et le FT dans chaque cellule a été construit.

Structure spatiale des groupes d'images (GI)

Nous avons estimé la structure spatiale des images acoustiques à l'aide d'une fonction multivariée analogue au variogramme (Petitgas *et al.*, 2003). Le variogramme défini par Matheron (1971) est la moyenne spatiale des différences au carré entre les valeurs des points Z(x) et Z(x + h), séparés par un vecteur de distance h. À la différence de ce variogramme classique, où chaque point x est caractérisé par la valeur Z(x), x est caractérisé dans notre cas par le vecteur $[V_1(x), \ldots, V_{23}(x)]$ qui décrit l'image acoustique détectée en x. Le variogramme expérimental D^2 proposé par Petitgas *et al.* (2003), est la moyenne spatiale des distances euclidiennes multivariées entre les paires d'images acoustiques, dans l'espace des paramètres, calculée en fonction de la distance h qui sépare les images dans l'espace géographique :

$$D_{\gamma}^{2}(h) = \frac{1}{2}E\left(\sum_{k} [V_{k}(x) - V_{k}(x+h)]^{2}\right)$$

Nous avons d'abord calculé un variogramme expérimental D^2 pour toutes les images définies au cours de la série temporelle. Ce variogramme mélange à la fois la variabilité

interannuelle et la variabilité spatiale. Nous avons ensuite calculé un variogramme D^2 par an et un variogramme D^2 interannuel calculé en moyennant les variogrammes D^2 annuels par classes de distance h.

Relations entre les groupes d'espèces (GE) et les groupes d'images (GI)

Les relations entre les GE et les GI ont été étudiées au moyen d'un test d'indépendance de leur tableau de contingence respectif. Des graphes en bâtons représentant la distribution annuelle des GI au sein des groupes d'espèces, et la distribution annuelle des GE au sein des GI ont ensuite été analysés. Les distributions de GI et GE présentées dans les graphiques en bâtons précédents ont été analysées quantitativement en regroupant les fréquences d'occurrence des GE et GI par années, et puis au moyen du calcul de l'inertie de ces fréquences.

L'inertie analysée dans cette section, qui diffère de celle mentionnée précédemment, est une mesure de la dispersion multidimensionnelle des individus (lignes) qui composent un tableau de données. Si l'on considère par exemple un tableau avec n individus et p variables, où y_i représente le vecteur du *i*-ème individu, et $g = (\bar{y}_{\cdot 1} \dots \bar{y}_{\cdot j} \dots \bar{y}_{\cdot p})$ le vecteur moyen de tous les individus, l'équation :

$$||y_i - g||^2 = \sum_{j=1}^p (y_{ij} - \bar{y}_j)^2$$

représente l'originalité de l'individu i, tandis que l'inertie du tableau est donnée par :

$$Inertie = \frac{1}{n} \sum_{i} \|y_i - g\|^2$$

Il est important de noter que l'originalité de l'individu i est égale à la distance euclidienne au carré entre l'individu i et le vecteur moyen g. L'analyse de l'inertie des GE et GI a été abordée selon deux approches :

1. Inertie basée sur la composition de groupes (GE et GI)

Nous avons calculé l'inertie à l'intérieur de chaque GE à partir de sa composition annuelle en images acoustiques. Nous avons également calculé l'inertie à l'intérieur des GI en fonction des GE qui les composent.

Les vecteurs décrivant la composition annuelle en GI et en GE ont d'abord été normalisés, en divisant chaque élément du vecteur par sa longueur ou norme. Cette procédure a permis de contourner le problème de la présence de doubles zéros dans les tableaux (Orlóci, 1967 ; Legendre et Legendre, 1998), due aux années avec très peu d'observations (e.g. 1991), ce qui aurait eu pour effet la diminution de l'inertie.

- 2. Inertie basée sur les proportions d'espèces capturées
 - Une autre approche consiste à analyser l'inertie des images acoustiques à partir des proportions d'espèces dans les chalutages d'identification. Dans ce cas, chaque image acoustique *i* est décrite par un vecteur regroupant les captures de cinq espèces principales (anchois, chinchard, maquereau, sardine, sprat) et une catégorie « espèces diverses ». De même que précédemment, les proportions dans les captures ont été normalisées. Nous avons ensuite calculé l'inertie à différents niveaux :
 - l'inertie totale par rapport au vecteur moyen de toutes les images;
 - l'inertie à l'intérieur de chaque groupe d'images, par rapport au vecteur moyen des captures de chaque GI;
 - l'inertie du k-ème GI au cours de la *j*-ème année;
 - l'inertie à l'intérieur de chaque groupe d'espèces, par rapport au vecteur moyen des captures de chaque GE ;
 - l'inertie du k-ème GE au cours de la *j*-ème année;

Dans les deux approches précédentes, les valeurs d'inertie ont été relativisées par la valeur de l'inertie totale du niveau correspondant.

4.5.2 Résultats

Pour la période analysée, nous avons sélectionné 229 images acoustiques identifiées par chalutage qui regroupent un total de 27 972 bancs acoustiques. Chaque année est représentée par 23 images en moyenne, avec un minimum de 14 images en 1994 et un maximum de 29 images en 2003.

Groupes d'espèces (GE)

A l'issue de l'analyse de la classification basée sur la composition spécifique des chalutages d'identification, cinq groupes d'espèces ont été retenus (Figure 25). D'après l'analyse des distances entre groupes, les groupes GE-2 et GE-5 sont similaires, et se distinguent des autres groupes. Les groupes GE-3 et GE-4 forment ensuite un autre regroupement qui est enfin fusionné avec le GE-1. Les groupes sont fortement corrélés entre eux (Coefficient de classification = 0.99). Les groupes GE-1 et GE-2 ont été observés dans plus du 60% des chalutages (72 et 69 chalutages, respectivement). Les groupes GE-3 (38 chalutages) et GE-4 (31 chalutages) ont été observés dans environ 30% des chalutages. Enfin, le groupe GE-5 a été observé plus rarement (19 chalutages soit moins de 10%).



FIGURE 25 – Arbre de classification des captures des chalutages d'identification en groupes d'espèces (GE). Coefficient de classification = 0.99

Caractéristiques des GE

Dans chaque groupe, on distingue une espèce dominante et des espèces secondaires dont la contribution est variable (Figure 26). Ainsi, le GE-1 correspond au groupe chinchard, le GE-2 au groupe anchois, le GE-3 au groupe sardine, le GE-4 au groupe maquereau et le GE-5 au groupe sprat. Il est intéressant de noter que dans les groupes chinchard, anchois et sardine la contribution des autres espèces est en générale faible. À l'inverse, la contribution du chinchard et de sardine est importante pour le groupe maquereau, de même que celle de l'anchois pour le groupe sprat.

Répartition annuelle des GE

Tous les GE ont été observés chaque année dans la série temporelle étudiée (Figure 27), à l'exception des groupes sardine (GE-3) et sprat (GE-5), qui n'ont pas été observés en 1998 et 1992 respectivement. Les proportions annuelles des GE observés varient en revanche d'une année à l'autre.

Le résultat du test du khi carré entre l'année et le GE suggère une déviation significative de l'hypothèse d'indépendance entre ces deux variables ($X_p^2 = 59.73$, P = 0.0076, n = 229). Néanmoins, leur degré d'association est inférieur au 50% (Coefficient de contingence C = 0.45), et leur dispersion est relativement faible (*Inertie* = 0.26).

Les différences entre les fréquences observées (O) et attendues (E) ont été testées pour chacune des cellules individuelles du tableau de contingence AN/GE. Le Tableau 6 présente les valeurs de O, de E et l'écart de Freeman-Tukey (FT) pour chaque cellule.



FIGURE 26 – Graphes en boites à moustaches de la proportion des espèces dans les chalutages d'identification par groupe d'espèces (GE). Anchois (an); chinchard (ch); maquereau (ma); sardine (sa); sprat (sp) et espèces diverses (div).



FIGURE 27 – Effectifs des groupes d'espèces par années. Groupe chinchard (GE-1); groupe anchois (GE-2); groupe sardine (GE-3); groupe maquereau (GE-4); groupe sprat (GE-5)

Des valeurs de FT supérieures à la valeur limite du test (1.66) sont observées dans le cas du groupe GE-3 en 1997 et 1998, du groupe GE-4 en 1991, 1994 et 2003 et du groupe GE-5 en 1992. Néanmoins, aucune de ces valeurs ne peut être considérée comme significative, car leurs fréquences attendues sont inférieures à 5.

TABLEAU 6 – Résultats du test du χ^2 sur la différence O-E entre l'année et le groupe d'espèces (GE). Les valeurs des écarts de Freeman-Tukey (FT) supérieures au critère d'acceptation (1.66) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

	GE-1	GE-2	GE-3	GE-4	GE-5
1990 O	5.00	9.00	4.00	3.00	1.00
E	(*)6.92	(*)6.63	3.65	2.98	1.83
FT	-0.67	0.92	0.29	0.14	-0.47
1991 O	4.00	4.00	2.00	9.00	4.00
E	(*)7.23	(*)6.93	3.82	3.11	1.91
FT	-1.23	-1.12	-0.89	2.49	1.30
1992 O	10.00	7.00	4.00	1.00	0.00
E	(*)6.92	(*)6.63	3.65	2.98	1.83
FT	1.12	0.23	0.29	-1.18	-1.88
1994 O	6.00	5.00	1.00	0.00	2.00
E	4.40	4.22	2.32	1.90	1.16
FT	0.78	0.46	-0.79	-1.93	0.77
1997 O	4.00	4.00	10.00	2.00	1.00
E	(*)6.60	(*)6.33	3.48	2.84	1.74
FT	-1.00	-0.89	2.61	-0.37	-0.41
1998 O	8.00	8.00	0.00	3.00	1.00
E	(*)6.29	(*)6.03	3.32	2.71	1.66
FT	0.71	0.82	-2.78	0.29	-0.35
2000 O	6.00	7.00	6.00	6.00	1.00
E	(*)8.17	(*)7.83	4.31	3.52	2.16
FT	-0.71	-0.21	0.82	1.21	-0.69
2001 O	6.00	8.00	3.00	4.00	3.00
E	(*)7.55	(*)7.23	3.98	3.25	1.99
FT	-0.49	0.36	-0.38	0.49	0.74
2002 O	9.00	8.00	6.00	2.00	3.00
E	(*)8.80	(*)8.44	4.65	3.79	2.32
FT	0.14	-0.07	0.67	-0.87	0.52
2003 O	14.00	9.00	2.00	1.00	3.00
E	(*)9.12	(*)8.74	4.81	3.93	2.41
FT	1.49	0.17	-1.35	-1.67	0.47

Distribution géographique des GE

La disposition géographique des groupes d'espèces est représentée dans la Figure 28. La majorité des chalutages du groupe chinchard (GE-1) a été réalisée à des profondeurs supérieures à 100 m, de même que pour le groupe maquereau (GE-4). Les groupes dominés par les petits clupéiformes sont plus côtiers, avec une concentration importante entre les isobathes 50 et 100 m. Le groupe sprat (GE-5), nettement côtier, est très localisé dans la zone de la Gironde.



FIGURE 28 – Localisation géographique des groupes d'espèces (GE) dans le golfe de Gascogne, toutes années confondues. Groupe chinchard (GE-1) en jaune, groupe anchois (GE-2) en vert, groupe sardine (GE-3) en bleu, groupe maquereau (GE-4) en rouge et groupe sprat (GE-5) en noir. Les lignes en pointillé correspondent aux isobathes de 50, 100 et 200 m.

Groupes d'images acoustiques (GI)

Nous avons retenu six groupes pour la classification des images acoustiques. D'après la configuration de l'arbre de classification résultant (Figure 29), le GI-1 est associé au GI-4, le GI-2 au GI-5 et le GI-3 au GI-6. Les deux premiers assemblages de groupes sont les plus étroitement liés tandis que le dernier constitue une branche distincte dans l'arbre de classification. Le degré de structuration de ces groupes est élevé (coefficient de classification = 0.93). Les groupes GI-1 et GI-2 concentrent 60% du nombre total d'images acoustiques analysées, avec 69 images chacun. Les groupes GI-6 (28 images), GI-5 (27 images) et GI-3 (26 images), représentent environ 12% de l'effectif total d'images acoustiques. Le groupe GI-4 est le moins fréquent de tous les groupes avec seulement 10 images (4% du total).



FIGURE 29 – Arbre de classification des images acoustiques. Coefficient de classification = 0.93

Caractéristiques des GI

Les valeurs moyennes par groupe d'images des descripteurs de bancs et des variables de contexte sont présentées dans le Tableau 7, et des graphes en boites à moustaches des mêmes variables sont présentés dans la Figure 30. Il faut noter que les variables du même type sont naturellement corrélées (par exemple la longueur du banc est corrélée à son aire). Nous proposons ici une description des GI basée sur le Tableau 7 :

GI-1 : Environ la moitié des bancs de ce groupe est de taille moyenne. Environ 40% des bancs sont caractérisés par une circularité moyenne et ont donc un contour

TABLEAU 7 – Valeurs moyennes par groupe d'images des proportions du nombre des bancs dans chacune des trois catégories définies par les quantiles 33% et 66% des descripteurs des bancs et valeurs moyennes des variables de contexte. *lbanc* : longueur du banc; *airebanc* : aire du banc; *circu* : circularité du banc; *sag* : facteur de rétrodiffusion agrégée; *cv* : coefficient de variation des énergies acoustiques à l'intérieur du banc; *amin* : altitude minimale du banc; *sat* : s_A total dans l'image; *sabt* : ratio s_A des bancs sur s_A total; *sapg* : proportion de s_A des petits bancs sur le s_A de tous les bancs; *ab.aireimg* : ratio de l'aire des bancs sur l'aire de l'image; *ntb.nm* : nombre des bancs par mille nautique.

Descripteur	GI-1	GI-2	GI-3	GI-4	GI-5	GI-6
$lbanc \leq 8$	0.2	0.2	0.6	0.3	0.1	0.6
$8 < lbanc \le 15$	0.5	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2
lbanc > 15	0.3	0.5	0.1	0.3	0.5	0.2
$airebanc \leq 7$	0.2	0.2	0.4	0.4	0.1	0.6
$7 < airebanc \le 17$	0.4	0.3	0.4	0.4	0.3	0.2
airebanc > 17	0.3	0.4	0.2	0.2	0.6	0.2
$circu \le 4$	0.3	0.2	0.7	0.2	0.3	0.5
$4 < circu \le 7.4$	0.4	0.3	0.2	0.4	0.4	0.3
circu > 7.4	0.2	0.5	0.1	0.4	0.3	0.3
$sag \le 5.9 \times 10^{-5}$	0.3	0.4	0.1	0.5	0.1	0.4
$5.9 \times 10^{-5} < sag \le 2.4 \times 10^{-4}$	0.4	0.3	0.3	0.3	0.2	0.3
$sag > 2.4 \times 10^{-4}$	0.4	0.3	0.6	0.2	0.7	0.3
$cv \le 0.31$	0.3	0.4	0.2	0.5	0.2	0.5
$0.31 < cv \le 0.48$	0.4	0.4	0.2	0.2	0.3	0.2
cv > 0.48	0.4	0.3	0.6	0.2	0.5	0.3
$amin \le 4.4$	0.2	0.4	0.5	0.2	0.4	0.5
$4.4 < amin \le 15$	0.3	0.3	0.3	0.2	0.4	0.3
amin > 15	0.4	0.3	0.2	0.6	0.2	0.2
sat	3522	2355	4016	116088	5284	4745
sabt	0.8	0.8	0.9	0.2	0.9	0.9
sapg	0.4	0.2	0.3	0.5	0.4	0.2
ab.aireimg	0.003	0.004	0.004	0.002	0.003	0.009
ntb.nm	21	23	19	19	12	51

moyennement régulier. 40% des bancs sont caractérisés par des valeurs de descripteurs énergétiques moyennes et 40% par des valeurs élevées. Les bancs sont répartis dans les catégories d'altitude faible, moyenne et élevée, selon des proportions respectives de 20%, 30% et 40%. La variabilité du rapport du s_A des bancs sur le s_A total dans l'image (*sabt*), et celle du rapport du s_A des petits bancs sur le s_A de tous les bancs (*sapg*) sont relativement fortes.

GI-2 : Les bancs de grande taille sont proportionnellement plus nombreux dans ce groupe (50%), et ont un contour plus irrégulier. Des proportions plus importantes du nombre des bancs sont observées dans les catégories faible et moyenne des variables énergétiques. Contrairement au groupe précédent, 40% des bancs sont situés en moyenne près du fond, et les 60% restants sont répartis équitablement entre les catégories d'altitude moyenne et élevée.

- GI-3 : Ce groupe contient 60% des bancs de petite taille, 70% des bancs avec un contour très régulier et 60% avec des valeurs d'énergie élevées. 50% des bancs de ce groupe se trouvent près du fond.
- **GI-4**: Les bancs dans ce groupe sont répartis approximativement dans les mêmes proportions dans les trois catégories de taille. Leur contour est en revanche largement irrégulier. Les variables énergétiques sont assez semblables à celles du GI-2, avec une prédominance des bancs des catégories faible et moyenne. 60% des bancs se trouvent à plus de 15 m du fond, dans la catégorie d'altitude élevée. Ce groupe est caractérisé par le s_A total (*sat*) le plus élevé de tous les groupes d'images, ainsi que par le rapport s_A des bancs sur s_A total (*sabt*) le moins élevé.
- GI-5 : Les bancs dans ce groupe ressemblent en taille et en énergie au GI-2. Leur circularité rappelle celle du GI-1. 40% des bancs sont situés près du fond, et 40% dans la catégorie intermédiaire. Ce groupe a le plus faible nombre de bancs par mille nautique.
- GI-6 : Ce groupe est similaire au GI-3, à l'exception des valeurs d'énergie acoustique des bancs qui sont relativement plus faibles. Le nombre de bancs par mille nautique de ce groupe est le plus élevé de tous les groupes d'images.

Répartition annuelle des GI

Le nombre d'images acoustiques classifiées dans chaque groupe d'images est variable dans le temps (Figure 31). Les groupes dont les effectifs sont les plus importants sont présents chaque année (GI-1 et GI-2). Les groupes GI-3 et GI-5, disposent d'effectifs moins élevés mais sont néanmoins bien représentés au fil des années. Les groupes GI-4 et GI-6 sont observés plus fréquemment à partir de l'année 2000.

De la même façon que dans le cas des GE, le test du khi carré indique une déviation significative de l'hypothèse d'indépendance entre l'année et le GI ($X_p^2 = 151.40$, P = 0.0002, n = 229). Le degré d'association entre ces deux variables est supérieur à 60%, d'après la valeur du coefficient de contingence (C = 0.63). Enfin l'inertie associée est égale à 0.66, ce qui indique une hétérogénéité élevée du tableau.

Les résultats du test des cellules individuelles du tableau de contingence AN/GI (Tableau 8) révèlent des valeurs absolues des FT supérieures au critère (1.69) dans de nombreux cas. Le signe des valeurs de FT significatives indique une fréquence d'occurrence relativement plus élevée du groupe GI-1 en 1990 et du groupe GI-2 en



FIGURE 30 – Graphes en boites à moustaches de la proportion du nombre des bancs par groupe d'images (GI) dans les trois catégories définies par les quantiles de 33 et 66%. De haut en bas : longueur du banc (*lbanc*); aire du banc (*airebanc*); circularité du banc (*circ*); indice de réflexion multiple du banc (*sag*); coefficient de variation des amplitudes à l'intérieur du banc (*cv*); altitude minimale du banc (*amin*).



FIGURE 30 – Graphes en boites à moustaches des variables de contexte par groupe d'images (GI). Indice de réverbération par mille nautique carré total (sat); rapport du s_A des bancs sur le s_A total (sabt); rapport du s_A des petits bancs sur le s_A de tous les bancs (sapg); aire totale des bancs sur l'aire de l'image (ab.aireimg); nombre de bancs par mille nautique (ntb.nm).



FIGURE 31 – Effectifs des groupes d'images acoustiques par année.

1991, tandis que ces deux groupes d'images seraient moins bien représentés en 2002 et 1997, respectivement.

Année	GI-1	GI-2	GI-3	GI-4	GI-5	GI-6
1990 O	13.00	5.00	3.00	1.00	0.00	0.00
E	(*)6.63	(*)6.63	2.50	0.96	2.59	2.69
FT	2.10	-0.56	0.42	0.21	-2.37	-2.43
1991 O	5.00	15.00	0.00	0.00	2.00	1.00
E	(*)6.93	(*)6.93	2.61	1.00	2.71	2.81
FT	-0.67	2.51	-2.38	-1.24	-0.30	-1.09
1992 O	11.00	4.00	1.00	0.00	2.00	4.00
E	(*)6.63	(*)6.63	2.50	0.96	2.59	2.69
FT	1.54	-1.01	-0.90	-1.20	-0.23	0.81
1994 O	6.00	1.00	5.00	0.00	2.00	0.00
E	4.22	4.22	1.59	0.61	1.65	1.71
FT	0.87	-1.81	1.97	-0.86	0.39	-1.80
1997 O	5.00	1.00	5.00	0.00	10.00	0.00
E	(*)6.33	(*)6.33	2.38	0.92	2.48	2.57
FT	-0.44	-2.72	1.44	-1.16	3.18	-2.36
1998 O	6.00	8.00	3.00	0.00	3.00	0.00
E	(*)6.03	(*)6.03	2.27	0.87	2.36	2.45
FT	0.08	0.82	0.56	-1.12	0.50	-2.28
2000 O	7.00	10.00	3.00	0.00	2.00	4.00
E	(*)7.83	(*)7.83	2.95	1.14	3.07	3.18
FT	-0.21	0.79	0.15	-1.35	-0.50	0.53
2001 O	5.00	7.00	3.00	3.00	1.00	5.00
E	(*)7.23	(*)7.23	2.72	1.05	2.83	2.93
FT	-0.78	0.00	0.28	1.45	-1.10	1.12
2002 O	2.00	11.00	0.00	0.00	2.00	13.00
E	(*)8.44	(*)8.44	3.18	1.22	3.30	3.42
FT	-2.75	0.89	-2.70	-1.43	-0.62	3.51
2003 O	9.00	7.00	3.00	6.00	3.00	1.00
E	(*)8.74	(*)8.74	3.29	1.27	3.42	3.55
FT	0.17	-0.52	-0.03	2.63	-0.10	-1.48

TABLEAU 8 – Résultat du test du χ^2 sur la différence O - E entre l'année et le groupe d'images (GI). Les valeurs de FT supérieures au critère d'acceptation (1.69) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

Distribution géographique des GI

La Figure 32 est une représentation synthétique de la localisation des GI dans le golfe de Gascogne. En général, le GI-1 est distribué entre les isobathes 50 et 100 m, tandis que le GI-2 semble plus fréquent au delà de 100 m de profondeur. Le GI-3 est rencontré plus fréquemment par petits fonds (< 50 m), il est particulièrement concentré près de l'embouchure de la Gironde. Le GI-4 est le moins fréquent de tous les groupes d'images acoustiques, il est pratiquement toujours observé à des profondeurs supérieures à 100 m au Nord de la latitude 45°N. Le GI-5 se trouve plutôt entre 50 et 100 m, mais aussi en proportion non négligeable au delà de 100 m dans la partie sud de golfe. Le GI-6 est aussi très côtier, mais également observé à plus de 50 m de profondeur dans le sud du golfe.



FIGURE 32 – Localisation géographique des groupes d'images acoustiques (GI) dans le golfe de Gascogne. Les lignes en pointillé correspondent aux isobathes de 50, 100 et 200 m. Voir pages 87–89 pour la définition des GI.



FIGURE 33 – Variogramme D^2 total calculé pour toutes les années confondues (cercles vides) et variogramme D^2 moyen des variogrammes annuels (cercles pleins) des images acoustiques. Le pallier, représenté par le trait en pointillé, est égale au nombre de variables du vecteur caractérisant les images acoustiques.

Structure spatiale des GI

La Figure 33 présente le variogramme D^2 expérimental total toutes années confondues et le variogramme moyen des variogrammes annuels des images acoustiques. Deux structures emboitées sont visibles : une structure à faible échelle spatiale (portée d'environ 2 mn.) et une autre structure à échelle plus large (portée d'environ 50 mn.). La première structure pourrait correspondre au regroupement des bancs en clusters. Petitgas *et al.* (2003) ont ainsi démontré l'existence de tels clusters de bancs de petits pélagiques dans le golfe de Gascogne. La deuxième structure spatiale identifiable sur le variogramme pourrait traduire la présence de populations acoustiques distinctes dans la zone.

Relations entre les groupes d'espèces (GE) et les groupes d'images (GI)

Une déviation significative de l'hypothèse d'indépendance entre les GE et GI a été trouvée ($X_p^2 = 59.61$, P = 0.0002, n = 229). Le degré d'association entre les variables

(C = 0.45) et leur dispersion (*Inertie* = 0.26) sont les mêmes que dans la relation entre l'année et le groupe d'espèces.

Les résultats présentés dans le Tableau 9 montrent que le groupe anchois (GE-2) est associé préférentiellement au groupe d'image GI-1, et le groupe maquereau (GE-4) au groupe d'image GI-2. Des relations d'« évitement » significatives s'observent par contre, entre le groupe anchois (GE-2) et le GI-5; entre le groupe maquereau (GE-4) et le GI-1; entre le groupe sprat (GE-5) et le GI-2; et entre le groupe chinchard (GE-1) et le GI-3 (c.f. Figures 34 et 35).

TABLEAU 9 – Résultats du test du χ^2 sur la différence O - E entre les groupes d'images (GI) et les groupes d'espèces (GE). Les valeurs des FT supérieures au critère d'acceptation (1.60) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

	GE-1	GE-2	GE-3	GE-4	GE-5
GI-1 <i>O</i>	22.00	29.00	10.00	3.00	5.00
E	(*)21.69	(*)20.79	(*)11.45	(*)9.34	(*)5.72
FT	0.12	1.69	-0.36	-2.46	-0.20
GI-2 <i>O</i>	25.00	16.00	10.00	17.00	1.00
E	(*)21.69	(*)20.79	(*)11.45	(*)9.34	(*)5.72
FT	0.73	-1.05	-0.36	2.17	-2.47
GI-3 <i>O</i>	1.00	9.00	9.00	2.00	5.00
E	(*)8.17	(*)7.83	4.31	3.52	2.16
FT	-3.39	0.48	1.89	-0.74	1.58
GI-4 <i>O</i>	6.00	3.00	0.00	1.00	0.00
E	3.14	3.01	1.66	1.35	0.83
FT	1.41	0.12	-1.76	-0.12	-1.08
GI-5 <i>O</i>	13.00	1.00	6.00	5.00	2.00
E	(*)8.49	(*)8.14	4.48	3.66	2.24
FT	1.43	-3.38	0.75	0.73	-0.01
GI-6 <i>O</i>	5.00	11.00	3.00	3.00	6.00
E	(*)8.80	(*)8.44	4.65	3.79	2.32
FT	-1.33	0.89	-0.69	-0.29	1.89

Répartition annuelle des GI par groupe d'espèces

La Figure 34 présente la composition annuelle en groupes d'images de chaque groupe d'espèces. Les groupes d'images sont tous plus ou moins représentés dans les groupes d'espèces. Néanmoins, on constate l'absence presque complète du GI-3 dans le groupe chinchard (GE-1) et dans le groupe maquereau (GE-4). Au sein du groupe anchois (GE-2) le GI-5 n'est pas représenté, à l'exception de 1997. Le GI-4 est complètement absent des groupes sardine (GE-3) et sprat (GE-5), alors que les groupes



FIGURE 34 – Composition de chaque groupe d'espèces en groupes d'images acoustiques par année (nombre d'images en ordonnée).

GI-3 et le GI-6 y sont fréquents. Enfin, le groupe GI-2 est fréquemment observé dans le groupe maquereau (GE-4) notamment en 1991 et 2000.

Répartition annuelle des GE par groupe d'images

La Figure 35 présente la composition annuelle en groupes d'espèces de chaque groupe d'images. Le groupe chinchard (GE-1) et le groupe anchois (GE-2) prédominent en général dans le GI-1. Le groupe maquereau (GE-4) est assez bien représenté dans le GI-2, en particulier en 1991. Le groupe chinchard est aussi présent dans ce type d'image. Le groupe GI-3 est caractérisé par la prédominance des petits clupéiformes et l'absence quasi totale des groupes chinchard et maquereau. Le groupe chinchard est le mieux représenté dans le GI-4. Il semble que le GI-5 contienne plutôt un ensemble chinchard, sardine et maquereau, tandis que le GI-6 est plutôt composé de petits clupéiformes.

Inertie

Les valeurs de l'inertie interannuelle des GI au sein des GE sont présentées dans les trois premières colonnes du Tableau 10. On constate une augmentation de la valeur de l'inertie du GE-1 au GE-5. L'analyse conjointe de la Figure 34 et des valeurs d'inertie, indique que la composition en groupes d'images des groupes chinchard (GE-1, inertie



FIGURE 35 – Composition de chaque groupe d'images acoustiques en groupes d'espèces par année (nombre d'images en ordonnée).

= 0.602) et maquereau (GE-2, inertie = 0.662) est moins variable que dans le groupe sprat (GE-5, inertie = 1.155). La composition en GI de ce dernier groupe est dominée successivement par les groupes GI-1 de 1990 à 1991, GI-3 de 1994 à 1997 et enfin par le groupe GI-6 de 2001 à 2003.

D'après les colonnes 4-6 du Tableau 10, les groupes d'images présentant la plus grande diversité d'espèces d'une année à l'autre sont par ordre décroissant : GI-6 (présence du groupe sprat à partir de 2001), GI-2, GI-4, GI-3, GI-1 et finalement GI-5. Ce dernier groupe ne comprenait ainsi que deux groupes d'espèces dans 60% des années étudiées (Figure 35).

En général, les inerties interannuelles sont du même ordre de grandeur dans le cas des GE et GI, mais la variabilité est en moyenne, plus grande au sein des groupes d'espèces (Tableau 10).

Les inerties basées sur les proportions d'espèces capturées ont également été calculées mais n'ont pas révélé de tendances claires au sein des groupes d'images ou des groupes d'espèces.

Les six groupes d'images acoustiques que nous avons retenus dans notre étude peuvent être rattachés aux différentes zones bathymétriques où ils sont observés le plus fréquemment. Nous pouvons distinguer deux groupes côtiers (GI-3 et GI-6), deux groupes centrés sur le plateau (GI-1 et GI-5) et deux groupes au large (GI-2 et GI-4).

	inertie	inertie rel.		inertie	inertie rel.
totale	0.588	1	totale	0.517	1
GE-1	0.354	0.602	GI-1	0.343	0.662
GE-2	0.389	0.662	GI-2	0.410	0.792
GE-3	0.494	0.841	GI-3	0.381	0.737
GE-4	0.572	0.973	GI-4	0.410	0.792
GE-5	0.679	1.155	GI-5	0.325	0.628
			GI-6	0.457	0.883

TABLEAU 10 – Inertie interannuelle des GI au sein des GE (colonnes 1-3), et des GE au sein des GI (colonnes 4-6).

Concernant la composition spécifique des groupes d'images, nous avons observé que les trois espèces de petits clupéiformes considérés dans cette étude prédominent dans les groupes côtiers, en particulier les individus de petite taille. La longueur totale (LT) moyenne des anchois dans le groupe GI-3 est de 129 mm, celle des sprats de 112 mm et de 183 mm pour les sardines. Dans le groupe GI-6 nous observons des anchois de plus grande taille (142 mm) mais des sprats de la même LT moyenne que dans le groupe GI-3. En ce qui concerne les groupes localisés sur le plateau, les chinchards de LT moyenne 242 mm et les anchois de 143 mm prédominent dans le GI-1 alors qu'on observe essentiellement des chinchards de LT moyenne (221 mm), des sardines de grande taille (196 mm) et des maquereaux (300 mm) dans le GI-5. Dans le groupe GI-2 du large prédominent les maquereaux (320 mm) et les chinchards (224 mm). Enfin, les chinchards les plus grands (253 mm de LT moyenne) ont été observés dans le GI-4, ainsi qu'au large.

Les petits clupéiformes se retrouvent tout au long de la série temporelle dans deux groupes (G-3 et GI-6) aux caractéristiques très similaires en termes de descripteurs de bancs et de localisation géographique. Le GI-3 est plus ou moins bien représenté dans toute la série, alors que le GI-6 semble plus fréquent après 2000, apparemment au détriment du groupe GI-3. De plus, les poissons composant le GI-6 sont distribués de façon plus fragmentaire car le nombre de bancs par mille nautique est le plus élevé de tous les groupes (51 bancs par mn.). À l'inverse, seulement 19 bancs par mn. ont été observés en moyenne dans le GI-3.

Les agrégations de chinchard (GI-4) observées sur des fonds compris entre 100 et 200 m, principalement au nord du 45.5°N, au large de Rochebonne, peuvent être considérées comme un cas spécifique de l'année 2003.
Après avoir analysé la distribution horizontale des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne entre 1990 et 1994, Massé (1996) concluait que des différences interannuelles pouvaient être mises en évidence et que le degré de chevauchement spatial entre espèces variait. En se basant sur les figures proposées par cet auteur ainsi que sur les résultats d'analyses antérieures (Massé, 1988) et notre propre étude, nous sommes en mesure de proposer une description de la distribution moyenne des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne de 1990 à 2003. La distribution horizontale des poissons semble d'une façon générale être très liée à la bathymétrie du golfe de Gascogne. Le sprat est ainsi une espèce côtière (Whitehead, 1985) distribuée le plus souvent au nord du 45°N et en général toujours par petits fonds. La sardine et l'anchois, en particulier les poissons les plus jeunes, peuvent être associés au sprat près des côtes, mais sont également distribués dans la partie sud du golfe. L'anchois adulte est aussi présent au large (Motos et al., 1996). Le maquereau est très souvent observé aux accores, parfois en compagnie de sardines adultes. L'absence de vessie gazeuse chez le maquereau commun (Scomber scombrus) lui permet d'effectuer de rapides déplacements verticaux dans la colonne d'eau (Collete et Nauen, 1983), particularité qui pourrait expliquer en partie la distribution préférentielle de cette espèce dans la zone des accores. Le chinchard est distribué sur tout le plateau avec des densités maximales aux accores, à des profondeurs moyennes comprises entre 150 et 200 m, mais pouvant aller jusqu'à un maximum de 1050 m (Smith-Vaniz, 1986). Une analyse plus localisée dans une zone du golfe Gascogne comprise entre 44 et 45°N réalisée sur deux années (1990–1991), révèle la présence de sardine près des côtes, d'anchois entre 50 et 100 m de sonde et de maquereau et de chinchard au large (Scalabrin et Massé, 1993).

La distribution différentielle des poissons pélagiques en fonction de la distance à la côte et par conséquent de la bathymétrie, est probablement due à la taille et à la capacité de nage des individus (Bakun et Broad, 2002). Ainsi les espèces de petite taille (*Engraulis spp.*, *Sprattus spp.*) ont tendance à se limiter à l'habitat côtier, alors que des espèces plus grandes (*Sardinops spp.*, *Scomber spp.*, *Trachurus spp.*) occupent également un habitat plus hauturier, et sont capables de passer de l'un à l'autre selon leurs besoins physiologiques (reproduction, alimentation) (Bakun et Broad, 2002). La distribution d'une espèce change de plus au cours de son cycle de vie. Les anchois du golfe de Gascogne âgés d'un an se trouvent ainsi près des côtes, alors que les poissons de plus d'un an s'observent aux accores pendant le pic reproductif de cette espèce en avril–juin (Motos *et al.*, 1996). Les habitats des différentes espèces se recouvrant plus fréquemment sur le plateau du golfe de Gascogne, il n'est pas étonnant que les traits au chalut pélagique y soient rarement mono-spécifiques. La présence de plus d'une

espèce dans les traits pourrait aussi être due à l'existence de bancs mixtes (Cury *et al.*, 2000), mais il est également possible que les espèces soient distribuées verticalement dans différentes couches de profondeur. Massé (1996) signale ainsi l'existence d'une séparation verticale entre les bancs pélagiques d'anchois et les agrégations de chinchard situés près du fond.

L'existence de bancs mixtes maquereau-sardine a été signalée (Collete et Nauen, 1983), et l'existence de bancs mixtes anchois-sprat est également possible (Massé, 1996). Maes et Ollevier (2002) ont ainsi observé des bancs mixtes sprat-hareng (*Clupea harengus*) à l'intérieur des estuaires de Mer du Nord. Dans d'autres écosystèmes, des bancs mixtes avec les mêmes espèces ou avec des espèces semblables ont été observés : *E. capensis* et *Sardinops ocellatus* en Afrique du Sud, ainsi que *Sardinella aurita* et *S. maderensis* au Senegal et Côte d'Ivoire (Cury *et al.*, 2000); *Sardinops caeruleus-E. mordax* et *S. caeruleus-Scomber japonicus* en Californie, notamment après l'effondrement de la pêcherie de sardine (Radovich 1979, cité par Bakun et Cury, 1999); *Sardinops sagax-Trachurus murphyi-S. japonicus* et *S. sagax-E. ringens* au Pérou (Jordán et al. 1978, cité par Bakun et Cury, 1999).

Les moyens mis en œuvre lors des campagnes scientifiques réalisées dans le golfe de Gascogne ne permettent pas de déterminer si ce sont des bancs mixtes ou des bancs mono-spécifiques séparés verticalement qui prédominent. Par conséquent, déterminer la composition spécifique absolue d'un banc à partir de ses caractéristiques acoustiques et des chalutages d'identification n'est pas un objectif réaliste. Même en faisant l'hypothèse de bancs en majorité monospécifiques, la variabilité des descripteurs acoustiques reste très élevée (cf section 4.3). Dans ce contexte, les approches basées sur la caractérisation d'un ensemble des bancs, telles que l'existence de populations acoustiques (Gerlotto, 1993) ou la méthode AICASA (Petitgas et al., 2003) s'avèrent très utiles. Les groupes d'images acoustiques retenus dans l'analyse des données de la campagne acoustique PELGAS 2000 réalisée par Petitgas et al. (2003) contiennent des assemblages d'espèces différentes selon le lieu. Dans la majorité des cas, trois groupes sur quatre décrits par ces auteurs coïncident avec les nôtres. Le groupe côtier caractérisé au sud de la latitude 46.5°N, consiste en une combinaison d'anchois, sprat et maquereau, tandis qu'un autre groupe côtier situé au nord de cette latitude, est dominé par la sardine et le chinchard (Petitgas et al., 2003). Le groupe côtier du sud pourrait correspondre à notre groupe GI-3, alors que nous n'avons pas d'équivalent du groupe côtier du nord car notre analyse s'est limitée à la région sud du golfe. Petitgas et al. (2003) distinguent un groupe dominé par la sardine mais avec la présence des autres espèces. Ce groupe qui pourrait correspondre à notre groupe GI-1, serait localisé sur le plateau au sud de 46.5°N. D'après nos résultats, la proportion de sardine dans le groupe GI-1 est en fait importante en 2000 (c.f. Figure 35). Le dernier groupe caractérisé par Petitgas *et al.* (2003) est un assemblage de sardine, maquereau et chinchard localisé aux accores et sur le plateau au nord de 46.5°N. D'après cette composition spécifique, ce groupe du large pourrait correspondre au groupe GI-2 défini dans notre analyse. Des différences significatives des descripteurs des bancs entre zones bathymétriques du golfe de Gascogne ont été également observées auparavant par d'autres méthodes (Scalabrin et Massé, 1993).

4.5.4 Conclusions

La distribution géographique des groupes d'espèces est en accord avec les connaissances biologiques et comportementales sur les espèces concernées. Le sprat est plutôt côtier, à la différence du maquereau, localisé plus au large et de préférence aux accores. L'anchois, la sardine et le chinchard occupent tout le plateau. Cependant, les deux premières espèces ont tendance à se rapprocher de la côte, alors que le chinchard est plus fréquent au large.

La distribution géographique des groupes d'images est associée à la profondeur. Nous pouvons distinguer deux groupes côtiers (GI-3 et GI-6), deux groupes centrés sur le plateau entre les isobathes de 50 et 100 m (GI-1 et GI-5) et deux groupes du large (GI-2 et GI-4).

Les groupes d'images identifiés sur les petits fonds (< 50 m), en particulier dans la zone de la Gironde (GI-3 et GI-6), sont principalement composés de clupéiformes (anchois, sardine et sprat). D'après les similitudes entre ces deux groupes et, étant donné que le GI-6 est le groupe le plus fréquemment observé après 2000, nous pouvons envisager l'hypothèse d'une évolution de la structure des assemblages de clupéiformes se traduisant par une substitution du GI-3 par le GI-6.

Le chinchard est une espèce assez bien représentée dans la majorité des groupes d'images, sauf dans les deux groupes côtiers mentionnés ci-dessus, alors que le maquereau est mieux représenté dans le GI-2, qui est surtout observé à des profondeurs supérieures à 100 m.

L'inertie relativement élevée à l'intérieur des groupes d'espèces est en accord avec le fait qu'une même espèce a été observée dans des agrégations différentes.

Chapitre 5

Distribution, comportement agrégatif et captures de petits poissons pélagiques, en relation avec les conditions environnementales du golfe de Gascogne

5.1 Influence des conditions hydrologiques sur la distribution et le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques

Dans le chapitre 3, nous avons analysé les conditions environnementales du golfe de Gascogne au printemps au moyen d'une méthode qui nous a permis de regrouper les différentes sites du golfe en groupes de paysages hydrologiques, caractérisés par des valeurs voisines en température, salinité et stratification de la colonne d'eau. La localisation géographique moyenne de ces paysages a été représentée sur une carte couvrant la période 1990–2003 (Figure ??). Nous avons ensuite étudié l'occurrence des paysages dans chacune des zones géographiques au fil du temps, afin de déterminer leur stabilité interannuelle (Figure 19). Nous nous baserons dans ce chapitre sur la distribution géographique annuelle des paysages hydrologiques afin d'étudier les relations entre l'hydrologie et la distribution spatiale des groupes d'images acoustiques et les groupes d'espèces associées.

5.1.1 Matériel et Méthode

Nous avons associé qualitativement à chaque image acoustique identifiée lors d'une campagne scientifique un paysage ou zone hydrologique (ZH) en fonction de sa position géographique. Nous avons ensuite étudié quantitativement les rapports entre les paysages et les groupes d'images (GI), les groupes d'espèces (GE) et les années (AN) en testant l'indépendance des paires de variables AN/ZH, GE/ZH et GI/ZH au moyen de tableaux de contingence (c.f. 4.5.1). Nous avons enfin identifié les cellules qui contribuent le plus aux valeurs du khi carré de Pearson (X_p^2) de chaque tableau et utilisé des graphiques en mosaïque améliorés (« enhanced mosaic display » Friendly, 1992) afin d'illustrer simultanément les associations entre toutes les variables factorielles. Dans les graphiques en mosaïque traditionnels (Hartigan et Kleiner, 1981), les cellules d'un tableau de contingence sont représentées par des « carreaux » avec une aire proportionnelle à la fréquence de la cellule correspondante. L'amélioration proposée par Friendly (1992, 1998) consiste à utiliser différentes couleurs pour les carreaux, de façon à représenter visuellement l'ordre de grandeur des différences entre les fréquences observées (O) et les fréquences attendues (E). Les cellules avec une valeur absolue inférieure à 2 sont vides et celles supérieures à 2 sont colorées. La coloration est plus foncée lorsque les résidus sont supérieurs à 4. La coloration rouge des cellules et la ligne pointillée correspondent aux relations d'évitement, tandis que la coloration bleue et la ligne continue traduisent les relations de préférence. Dans cette méthode exploratoire, le critère suggéré pour tester la signification des différences entre les fréquences (i.e. E > 5) n'est pas utilisé pour déterminer la coloration des carreaux.

Les différences entre O et E peuvent être exprimées par les écarts de Freeman-Tukey, par les composantes du rapport de vraisemblance ou par les composantes du khi carré de Pearson (Friendly, 1992, 1998). L'ordre de grandeur des différences obtenues avec chaque statistique n'est pas nécessairement le même (Legendre et Legendre, 1998). Nous avons choisi de représenter les composantes du khi carré de Pearson, obtenues au moyen de la relation :

composante de
$$X_p^2 = (O - E)/\sqrt{E}$$

Enfin, dans le but d'explorer les relations multivariées entre nos variables factorielles, nous avons réalisé une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). L'AFC est une ACP visant à classifier des objets caractérisés par un tableau de contingence (Legendre et Legendre, 1998). Le but de la méthode est de produire des poids (« *loadings* ») des variables et des individus sur des échelles équivalentes, afin d'identifier les associations entre les colonnes et les lignes du tableau dans un même graphique (Neff et Marcus, 1980).

L'AFC consiste à convertir les fréquences du tableau de contingence en probabilités, qui sont ensuite mises à l'échelle par une normalisation simultanée des lignes et des colonnes. La matrice résultante est utilisée pour produire des matrices d'association, lesquelles sont par la suite analysées au moyen d'une ACP standard. Les vecteurs propres issus de l'ACP sont enfin standardisés afin de permettre la représentation des corrélations entre les objets et les variables qui les décrivent sur le même graphique (Neff et Marcus, 1980).

Afin d'étudier les relations entre l'année, le groupe d'images et la zone hydrologique nous avons appliqué une version multivariée de l'AFC : l'analyse multiple des correspondances (Neff et Marcus, 1980 ; Venables et Ripley, 2002) sur le tableau de contingence formé à partir des combinaisons de ces 3 variables. L'avantage de l'AFC sur les tableaux de contingence à deux variables est qu'elle permet de prendre en compte les possibles interactions entre variables (Legendre et Legendre, 1998). Les groupes d'espèces n'ont pas été considérés dans l'analyse car leur inclusion entrainait une diminution importante du pourcentage de variance expliqué par le modèle (c.f. Tableau 11).

5.1.2 Résultats

Nous présentons dans la Figure 36 les groupes d'images (GI) superposés sur les paysages hydrologiques pour chaque année de la série des campagnes analysées. À l'exception de paysages estuariens et côtier, l'étendue spatiale des autres paysages, notamment le panache de la Gironde, varie considérablement d'une année à l'autre. Les paysages estuariens (ZH-1 et ZH-2) ne sont plus considérés dans ces analyses car l'échantillonnage acoustique ayant abouti à la définition des GI et GE a été réalisé en dehors des estuaires. Les groupes GI-3 et GI-6 sont associés au panache de la Gironde (ZH-4) et à la zone côtière (ZH-3). Les groupes GI-1 et GI-2 se localisent principalement dans la zone du plateau large (ZH-7). Enfin, en 2003 on peut constater la coïncidence entre le GI-4 et la zone du plateau nord-ouest (ZH-8), paysage qui présente sa plus large extension cette année là.



FIGURE 36 – Cartes de la distribution géographique annuelle des paysages hydrologiques (ZH) avec les groupes d'images acoustiques (GI) superposés. Les numéros dans chaque carte correspondent aux GI, à l'exception des ceux à l'intérieur de cercles dans la carte de 1998 qui représentent les groupes hydrologiques : 3. Côtier ; 4. Panache ; 5. Côtier proche ; 6. Plateau central ; 7. Plateau large ; 8. Plateau Nord-Ouest.

Relation entre paires de variables factorielles

Les trois premières lignes du Tableau 11 récapitulent les tests d'indépendance entre les années, les groupes d'espèces et les groupes d'images présentés dans le chapitre précédent (c.f. section 4.5.2). Les lignes 4–6 du même tableau contiennent les tests d'indépendance entre ces variables et les paysages hydrologiques printaniers du golfe de Gascogne.

TABLEAU 11 – Résultats des tests d'indépendance entre paires de variables factorielles. Khicarré de Pearson avec valeur de P issue de simulations (5000 réalisations). Nombre d'observations totales : 229

Analyse	X_p^2	P	Coef. C	Inertie
1. An/GE	59.73	0.0076	0.45	0.26
$2. \mathrm{An/GI}$	151.40	0.0002	0.63	0.66
3. GI/GE	59.61	0.0002	0.45	0.26
4. An/ZH	167.00	0.0002	0.65	0.73
5. GE/ZH	61.35	0.0002	0.46	0.27
6. GI/ZH	136.90	0.0002	0.61	0.60

Les faibles valeurs de P suggèrent l'existence de corrélations significatives entre toutes les paires de variables testées. Les relations entre les variables années/groupes d'images, années/zones hydrologiques et groupes d'images/zones hydrologiques semblent plus fortes (coefficient de contingence C > 0.6; Inertie ≥ 0.6). A l'inverse, les groupes d'espèces apparaissent moins corrélés avec les autres variables et présentent une inertie plus faible (coefficient de contingence C < 0.5; Inertie ≤ 0.27).

Les tableaux 12, 13 et 14, contiennent les résultats des tests de différence entre la valeur de la fréquence observée (O) et la fréquence attendue (E) des zones hydrologiques par rapport aux autres variables (lignes 4 à 6 du Tableau 11). Cette analyse permet d'étudier pour chaque année l'influence de la position des GE et GI au sein des zones hydrologiques.

De fortes fluctuations annuelles de la distribution géographique des zones hydrologiques sont mises en évidence dans cette analyse. Ainsi, l'année 2000 est d'une part caractérisée par une présence importante d'images acoustiques dans la zone du plateau central (ZH-6), et d'autre part, par l'absence d'images associées à la zone côtière proche (ZH-5) (Tableau 12). Ce résultat s'explique par le fait que le paysage du plateau central était géographiquement très étendu en 2000, tandis que le paysage côtier proche était presque complètement absent. À l'inverse, on constate en 2003 l'absence d'images associées au paysage du plateau central (ZH-6), du fait de l'étendue spatiale très réduite de ce paysage cette année là.

En ce qui concerne les relations entre les groupes d'espèces et les paysages hydro-

	ZH-3	ZH-4	ZH-5	ZH-6	ZH-7	ZH-8
1990 O	1.00	0.00	7.00	3.00	11.00	0.00
E	0.67	2.21	4.61	4.61	(*)7.30	2.59
FT	0.49	-2.14	1.06	-0.68	1.28	-2.37
1991 O	0.00	0.00	7.00	0.00	11.00	5.00
E	0.70	2.31	4.82	4.82	(*)7.63	2.71
FT	-0.95	-2.20	0.97	-3.50	1.17	1.24
1992 O	0.00	0.00	7.00	6.00	9.00	0.00
E	0.67	2.21	4.61	4.61	(*)7.30	2.59
FT	-0.92	-2.14	1.06	0.69	0.67	-2.37
1994 O	1.00	5.00	0.00	8.00	0.00	0.00
E	0.43	1.41	2.93	2.93	4.65	1.65
FT	0.77	2.11	-2.57	2.26	-3.43	-1.76
1997 O	0.00	3.00	3.00	3.00	12.00	0.00
E	0.64	2.11	4.40	4.40	(*)6.97	2.48
FT	-0.89	0.66	-0.58	-0.58	1.70	-2.30
1998 O	0.00	2.00	7.00	4.00	5.00	2.00
E	0.61	2.01	4.19	4.19	(*)6.64	2.36
FT	-0.86	0.14	1.26	0.02	-0.56	-0.08
2000 O	1.00	5.00	1.00	12.00	7.00	0.00
E	0.79	2.61	(*)5.45	(*)5.45	(*)8.63	3.07
FT	0.37	1.30	-2.36	2.29	-0.49	-2.64
2001 O	0.00	7.00	2.00	7.00	4.00	4.00
E	0.73	2.41	(*)5.03	(*)5.03	(*)7.97	2.83
FT	-0.98	2.21	-1.45	0.88	-1.50	0.73
2002 O	2.00	0.00	10.00	4.00	12.00	0.00
E	0.86	2.81	(*)5.87	(*)5.87	(*)9.29	3.30
FT	1.04	-2.50	1.53	-0.71	0.89	-2.77
2003 O	2.00	1.00	4.00	1.00	5.00	16.00
E	0.89	2.91	(*)6.08	(*)6.08	(*)9.62	3.42
FT	1.01	-1.14	-0.80	-2.62	-1.60	4.29

TABLEAU 12 – Résultats du test du χ^2 sur la différence O - E entre l'année et la zone hydrologique (ZH). Les valeurs des écarts de Freeman-Tukey (FT) supérieures au critère d'acceptation (1.69) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

logiques, les résultats du Tableau 13 suggèrent l'association entre le groupe anchois (GE-2) et le paysage du panache (ZH-4). Le groupe sardine (GE-3) est associé à la zone côtière proche (ZH-5). Le groupe chinchard (GE-1) par contre, semble « éviter » les deux paysages mentionnés précédemment. Le groupe sprat (GE-5) enfin, est absent du plateau large (ZH-7).

Des relations de « préférence » se dessinent d'une part entre le groupe GI-3 et la

	superiou	i a o some	marquees a	vee un abter	indae ().	
	ZH-3	ZH-4	ZH-5	ZH-6	ZH-7	ZH-8
GE-1 <i>O</i>	1.00	1.00	6.00	19.00	32.00	13.00
E	2.20	(*)7.23	(*)15.09	(*)15.09	(*)23.90	(*)8.49
FT	-0.72	-3.06	-2.74	1.00	1.57	1.43
GE-2 <i>O</i>	3.00	12.00	12.00	16.00	17.00	9.00
E	2.11	(*)6.93	(*)14.46	(*)14.46	(*)22.90	(*)8.14
FT	0.66	1.71	-0.60	0.45	-1.26	0.37
GE-3 O	1.00	4.00	13.00	7.00	12.00	1.00
E	1.16	3.82	(*)7.97	(*)7.97	(*)12.61	4.48
FT	0.04	0.20	1.61	-0.26	-0.10	-1.94
GE-4 O	0.00	0.00	9.00	4.00	14.00	4.00
E	0.95	3.11	(*)6.50	(*)6.50	(*)10.29	3.66
FT	-1.19	-2.67	0.97	-0.96	1.12	0.28
GE-5 <i>O</i>	2.00	6.00	8.00	2.00	1.00	0.00
E	0.58	1.91	3.98	3.98	(*)6.31	2.24
FT	1.32	2.16	1.71	-0.97	-2.71	-2.16

TABLEAU 13 – Résultats du test du χ^2 sur la différence O-E entre le GE et la zone hydrologique (ZH). Les valeurs des FT supérieures au critère d'acceptation (1.60) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

zone côtière proche (ZH-5), et d'autre part, entre le groupe GI-2 et la zone du plateau large (ZH-7) (Tableau 14).

Cette dernière relation est la seule qui coïncide avec celles identifiées visuellement dans la Figure 36. Des relations d'évitement des groupes GI-1 et GI-2 avec la zone du panache (ZH-4) sont également observées. De même, le groupe GI-2 est absent de la zone côtière proche (ZH-5), tandis que le groupe GI-3 est absent de la zone du plateau central (ZH-6) et du plateau large (ZH-7).

Les relations entre les groupes d'images (GI), les groupes d'espèces (GE), la zone hydrologique (ZH) et les années (AN) sont représentées graphiquement Figure 37. Afin de faciliter l'interprétation des mosaïques, nous avons synthétisé dans le Tableau 15 les relations de préférence et d'évitement mises en évidence. Nous n'avons pas observé de relations significatives entre les groupes d'espèces et les années (c.f. Tableau 6). Dans le cas des relations entre les groupes d'images et les années, les rapports significatifs mis en évidence sur les mosaïques ont aussi été identifiés au moyen des écarts de Freeman-Tukey (c.f. Tableau 8). La présence importante des groupes GI-1 et GI-2 a été observée respectivement en 1990 et en 1991, alors que les groupes GI-1 et GI-2 sont absents respectivement en 2002 et en 1997.

Concernant les groupes d'espèces et les groupes d'images, nous avons observé que le groupe chinchard (GE-1) n'est pas représenté dans le groupe d'images GI-3, le groupe

$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	les ou <i>L</i> es	es ou <i>E</i> est superieur a 5 sont marquees avec un asterisque (*).					
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$		ZH-3	ZH-4	ZH-5	ZH-6	ZH-7	ZH-8
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-1 <i>O</i>	1.00	1.00	13.00	21.00	25.00	8.00
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	E	2.11	(*)6.93	(*)14.46	(*)14.46	(*)22.90	(*)8.14
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	FT	-0.66	-2.94	-0.32	1.60	0.48	0.04
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-2 <i>O</i>	0.00	2.00	7.00	16.00	35.00	9.00
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	E	2.11	(*)6.93	(*)14.46	(*)14.46	(*)22.90	(*)8.14
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	FT	-2.07	-2.21	-2.20	0.45	2.29	0.37
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-3 <i>O</i>	3.00	13.00	10.00	0.00	0.00	0.00
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	E	0.79	2.61	(*)5.45	(*)5.45	(*)8.63	3.07
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	FT	1.69	3.96	1.70	-3.77	-4.96	-2.64
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-4 <i>O</i>	0.00	0.00	1.00	2.00	1.00	6.00
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	E	0.31	1.00	2.10	2.10	3.32	1.18
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	FT	-0.49	-1.24	-0.65	0.08	-1.36	2.70
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-5 <i>O</i>	0.00	1.00	7.00	6.00	9.00	4.00
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	E	0.83	2.71	(*)5.66	(*)5.66	(*)8.96	3.18
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	FT	-1.07	-1.03	0.61	0.23	0.09	0.53
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	GI-6 <i>O</i>	3.00	6.00	10.00	3.00	6.00	0.00
FT 1.63 1.60 1.53 -1.22 -1.08 -2.77	E	0.86	2.81	(*)5.87	(*)5.87	(*)9.29	3.30
	$_{-}$ FT	1.63	1.60	1.53	-1.22	-1.08	-2.77

TABLEAU 14 – Résultats du test du χ^2 sur la différence O-E entre le GI et la zone hydrologique (ZH). Les valeurs des FT supérieures au critère d'acceptation (1.63) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*).

anchois (GE-2) est absent du groupe GI-5 et le groupe maquereau est absent du groupe GI-1. À l'inverse, le groupe maquereau (GE-4) est bien représenté dans le groupe GI-2. Ces résultats sont confirmés par les écarts de Freeman-Tukey (c.f. Tableau 9).

L'analyse des relations entre les zones hydrologiques et les années, révèle une occurrence élevée d'images acoustiques en 2000 dans la zone du plateau central (ZH-6), et leur absence en 2003 de cette même zone, tendances confirmées par les résultats du Tableau 12.

En ce qui concerne les groupes d'espèces et les zones hydrologiques, les mosaïques ont mis en évidence uniquement des relations d'évitement identifiées au moyen des écarts de Freeman-Tukey (Tableau 13), c'est à dire, l'absence du groupe chinchard (GE-1) du panache (ZH-4) et de la zone côtière proche (ZH-5), ainsi que l'absence du groupe sprat (GE-5) du paysage du plateau large (ZH-7).

Enfin, les graphes en mosaïque permettent de confirmer l'association entre le groupe GI-2 et la zone du plateau large (ZH-7), ainsi que l'absence du groupe GI-3 du plateau central (ZH-6) et du plateau large (ZH-7) et du groupe GI-1 de la zone du panache (ZH-4).

Les résultats de l'ordination dans le premier plan factoriel de l'AFC sont présentés



FIGURE 37 – Graphiques en mosaïque reliant les années (AN), les groupes d'images (GI), les groupes d'espèces (GE) et les zones hydrologiques (ZH). Chaque mosaïque exprime la relation entre la paire de variables indiquée. Les cellules colorées en bleu dénotent une corrélation positive entre les variables et les cellules colorées en rouge dénotent une corrélation négative.

	Préférence	Évitement
GE/An	GE-3 / 1997	
	GE-4 / 1991	
GI/An	(*)GI-1 / 1990	(*)GI-1 / 2002
	(*)GI-2 / 1991	(*)GI-2 / 1997
	GI-3 / 1994	
	GI-4 / 2003	
	GI-5 / 1997	
	GI-6 / 2002	
ZH/An	ZH-4 / 1994	ZH-6 / 1991
	ZH-4 / 2001	(*)ZH-6 / 2003
	ZH-6 / 1994	ZH-7 / 1994
	(*)ZH-6 / 2000	
	ZH-8 / 2003	
GI/GE	(*)GI-2 / GE-4	(*)GI-1 / GE-4
	GI-3 / GE-3	(*)GI-3 / GE-1
	GI-6 / GE-5	(*)GI-5 / GE-2
ZH/GE	ZH-4 / GE-5	(*)ZH-4 / GE-1
	ZH-5 / GE-5	(*)ZH-5 / GE-1
		(*)ZH-7 / GE-5
$\rm ZH/GI$	ZH-3 / GI-3	(*)ZH-4 / GI-1
	ZH-3 / GI-6	(*)ZH-6 / GI-3
	ZH-4 / GI-3	(*)ZH-7 / GI-3
	(*)ZH-7 / GI-2	
	ZH-8 / GI-4	

TABLEAU 15 – Relations de préférence et d'évitement entre les variables factorielles représentées Figure 37. Les associations marquées avec un astérisque (*) représentent les cellules où E > 5.

dans la Figure 38. Les 2 premiers axes factoriels expliquent 78% de la variance totale. Les associations mises en évidence dans le graphique de l'AFC (ellipses) viennent corroborer les résultats précédents : le GI-4, composée majoritairement par le groupe chinchard, est corrélé au paysage hydrologique du plateau nord-ouest (ZH-8), qui est particulièrement étendu en 2003. Le groupe d'images composé de petits clupéiformes (GI-3) est corrélé aux paysages hydrologiques côtier (ZH-3) et panache (ZH-4), spécialement en 1994. On peut aussi distinguer la corrélation entre le GI-2 (composé des groupes maquereau et chinchard) et le paysage hydrologique du plateau large (ZH-7). Les autres relations identifiées par les écarts de Freeman-Tukey et les mosaïques n'apparaissent pas dans l'AFC.



FIGURE 38 – Analyse factorielle de correspondance entre les variables : Année, Zone Hydrologique et Groupe d'Images acoustiques. Les pourcentages cumulés de la variance expliquée sont notés dans l'axe correspondant. Les ellipses ont été dessinées à la main.

Synthèse des relations entre environnement, composition et comportement agrégatif des petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne

Nous synthétisons ici les relations entre les groupes d'images, les groupes d'espèces et l'environnement hydrologique. Les groupes d'âge des anchois, sprats et chinchards mentionnés ci-dessous sont tirés de Froese et Pauly (2004); ceux des sardines de Laurent *et al.* (2006) et ceux des maquereaux de Collete et Nauen (1983).

GI-1. Ce groupe d'images acoustiques est associé aux groupes d'espèces chinchard (GE-1) et anchois (GE-2). Il est localisé dans les paysages hydrologiques du plateau central (ZH-6) et du plateau large (ZH-7), de préférence à des profondeurs comprises entre 50 et 100 m. Ces images ont également été observées à des profondeurs supérieures à 100 m au sud de 45°N, mais sont absentes des zones de panaches de fleuves (ZH-4). L'hydrologie des zones où ces images acoustiques ont été observées se caractérise par une faible influence des apports des rivières sur la salinité de surface, une température de fond stable et une stratification thermique croissante en cours de saison. Cette association chinchard-anchois fréquente de 1990 à 1994 est de nouveau observée en 2003. Les bancs observés dans ce type d'images sont majoritairement de taille moyenne (entre 7 et 17 m 2 d'aire), leurs contours sont moyennement réguliers (circularité entre 4 et 7) et leur densité importante avec une énergie acoustique moyenne élevée ($\sigma_{aq} >$ 5.9×10^{-5}). Ces bancs se rencontrent dans les trois classes d'altitude, mais 40% ont été observés à plus de 15 m du fond. Les rapports du s_A des bancs sur le s_A total dans l'image et du s_A des petits bancs sur le s_A des tous les bancs sont élevés, ce qui indique qu'une grande proportion des cibles acoustiques est structurée en bancs. Les chalutages associés à ce type d'image révèlent la présence de poissons adultes, des anchois de 2 ans (143 mm de longueur totale, LT) et des chinchards d'environ 4 ans (242 mm de LT).

GI-2. Les images de ce groupe sont associées aux groupes maquereau (GE-4) et chinchard (GE-1) et au paysage hydrologique du plateau large (ZH-7). Ces images prédominent à des profondeurs comprises entre 100 et 200 m, mais quelques unes ont été observées à des profondeurs inférieures à 100 m. Ce type d'images est absent des paysages du panache (ZH-4) et de la zone côtière proche (ZH-5). Le GI-2 a été observé tout au long de la série temporelle. Il était particulièrement fréquent en 1991 et absent en 1997. Ce groupe se caractérise par de gros bancs (aire > 17 m²), de contour irrégulier (circularité > 7) et énergie acoustique faible ($\sigma_{ag} < 5.9 \times 10^{-5}$). Verticalement, une grande proportion des bancs se concentre à proximité du fond (40% sont à moins de 4.4 m d'altitude minimale). Les poissons dans ce groupe d'images sont aussi des adultes qui ont une LT moyenne de 320 mm chez les maquereaux (2 ans environ) et de 224 mm chez les chinchards (3 ans). **GI-3.** Ce groupe d'image est associé avec les petits clupéiformes (groupes anchois (GE-2), petite sardine (GE-3) et sprat (GE-5)). Ces espèces, en particulier les jeunes poissons (LT moyennes : sprats 112 mm (1 an), anchois 129 mm (1–1.5 ans) et sardines 183 mm (1–1.5 ans)), ont été observées au sein des images associées aux petits fonds (sondes < 50 m), notamment dans les paysages hydrologiques du panache (ZH-4), et des zones côtières (ZH-3) et côtières proches (ZH-5). L'influence des décharges des eaux continentales est la plus forte dans ces paysages. La salinité de surface varie de 32–33 dans le panache à 34 dans les zones côtières. L'absence du groupe GI-3 dans les paysages du plateau central (ZH-6) et large (ZH-7) est à noter. Ce type d'images a été observé pendant pratiquement toute la série temporelle. Dans ces images acoustiques les bancs sont en majorité de petite taille (aire < 7 m²) avec un contour régulier (circularité < 4). L'énergie acoustique à l'intérieur des bancs sont observés à moins de 4.4 m du fond.

GI-4. Ce type d'images acoustiques a été observé presque exclusivement en 2003 dans le paysage hydrologique du plateau nord-ouest (ZH-8), qui atteignait alors le maximum de son extension spatiale pour la période 1990-2003. Ce groupe d'images est associé au chinchard adulte de 4 ans environ (253 mm de LT moyenne). L'hydrologie de la ZH-8 est caractérisée par de faibles variations de la salinité de surface et de la température de fond. L'établissement de la stratification thermique se produit dans les 40 premiers jours de la saison dans ce paysage. Les bancs dans ce groupe d'image sont repartis équitablement dans les trois classes de taille, mais présentent des contours plutôt irréguliers (circularité > 7). Plus de 60% des bancs de ce groupe ont été observés à plus de 15 m du fond. Les bancs homogènes de faible énergie acoustique prédominent dans ce groupe, alors que le s_A total dans l'image est le plus élevé de tous les groupes. Le rapport du s_A des bancs sur le s_A total est faible, ce qui indique qu'une proportion importante de l'énergie acoustique n'est pas structurée en bancs.

GI-5. Ce type d'images acoustique est associé à un mélange de chinchard, de sardine et de maquereau. Ce type d'images a été trouvé principalement sur des fonds de 50 et 100 m dans presque tous les paysages hydrologiques, les zones côtières (ZH-3) et les panaches des fleuves (ZH-4) exceptés. L'absence des groupes anchois (GE-2) et sprat (GE-5) dans ce type d'images est remarquable. L'aire de la majorité des bancs dans ce groupe est supérieure à 17 m² et leur énergie acoustique est faible, comme dans le cas du groupe d'images maquereau-chinchard (GI-2). Par contre, la régularité du contour des bancs (circularité entre 4 et 7) est similaire à celle des images chinchard-anchois (GI-1). 40% des bancs ont été observés collés au fond et 40% entre 4 et 15 m du fond, ce qui pourrait indiquer l'existence de deux groupes de bancs séparés verticalement. Le nombre de bancs par mille nautique dans ce groupe est le plus faible

de tous les groupes. La taille moyenne des chinchards dans ce groupe est de 221 mm de LT (environ 3 ans), des sardines de 196 mm (1.5–2 ans) et des maquereaux de 300 mm (1.5–2 ans).

GI-6. Ce type d'images est associé aux petits clupéiformes, principalement les groupes sprat (GE-5) et anchois (GE-2). Ces images sont assez semblables à celles du GI-3 et ont été observées dans les mêmes paysages hydrologiques que ces dernières (zones côtière (ZH-3) et panache (ZH-4)). En revanche, ce groupe d'image a été observé plus fréquemment à partir de l'année 2000, avec un maximum d'occurrence en 2002. Ce groupe d'image n'est que très rarement observé sur le plateau large (ZH-7) à des profondeurs supérieures à 50 m. Par rapport au GI-3, l'énergie acoustique des bancs dans le GI-6 est moins élevée ($\sigma_{ag} < 5.9 \times 10^{-5}$) et moins variable (cv < 0.31). Le nombre de bancs par mille nautique dans ce type d'image est le plus élevé de tous les groupes, ce qui suggère une fragmentation importante des agrégations. La LT moyenne des sprats est de 112 mm (1 an), celle des anchois : 142 mm (2 ans).

5.1.3 Discussion

L'hydrologie du golfe de Gascogne est en plein bouleversement au printemps, du fait de la présence importante et variable selon les années d'eaux froides et dessalées en provenance de la Loire, de la Gironde et de l'Adour (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996) qui contribuent à l'établissement d'un gradient halin de la côte vers le large (Puillat et al., 2004). D'autre part, le rayonnement solaire réchauffe les eaux superficielles et contribue à son tour à l'établissement de la thermocline et par conséquent à la stratification thermique qui a lieu pendant les premiers 20 à 40 jours de la saison. Malgré cette évolution saisonnière et la variabilité interannuelle, notre analyse des conditions hydrologiques a montré que des paysages avec des caractéristiques bien définies peuvent être identifiés. Chacun de ces paysages correspond à une entité géographique cohérente. Les fortes variations spatiales entre les paysages sont relativement plus importantes en comparaison à la variabilité interannuelle. On peut donc s'attendre à ce que l'espace géographique et hydrologique, c'est à dire l'habitat, soit structurant pour la biologie dans le golfe de Gascogne.

Le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques, qui s'exprime à travers les groupes d'images acoustiques dans notre étude, se traduit au niveau spécifique par une préférence des clupéiformes (groupes GI-3 et GI-6), notamment les jeunes anchois, sardines et sprats, pour les habitats côtiers et l'embouchure des rivières, principalement la Gironde où la salinité est faible et les variations en température plus marquées. Les petits clupéiformes sont en effet des espèces physiologiquement aptes à exploiter ces habitats. Leur tolérance aux variations de salinité est remarquable (Blaxter et Hunter, 1982). Le sprat et l'anchois sont en effet considérés comme des espèces euryhalines et tolèrent de faibles salinités allant jusqu'à 4 à 5 respectivement, et peuvent rentrer dans les estuaires (Whitehead, 1985; Whitehead *et al.*, 1988).

Les eaux de la Gironde sont riches en nutriments et favorables à l'augmentation de la productivité primaire sur le plateau (Plounevez et Champalbert, 1999). La forte abondance de producteurs primaires, telles que les diatomées, permet le développement de zooplancton herbivore et de ses prédateurs (Jumars, 1993), créant des conditions favorables aux poissons zooplanctonophages. Les trois espèces de petits clupéiformes que nous avons analysées consomment principalement du zooplancton (Whitehead, 1985; Whitehead et al., 1988). Plounevez et Champalbert (1999) signalent que l'anchois du golfe de Gascogne se nourrit spécialement de copépodes, mais d'autres proies ont également été reportées pour cette espèce, tels que les cirripédes, les larves de mollusques, les œufs et les larves de poisson (Whitehead *et al.*, 1988). La sardine et le sprat sont tous les deux considérés comme des espèces prédatrices de crustacés planctoniques (Whitehead, 1985). D'après leur analyse de la chaine alimentaire de la sardine dans la côte Nord de l'Espagne au moven d'isotopes, Bode et al. (2004) signalent que les sources principales de carbone et d'azote pour cette espèce proviennent du zooplancton, principalement des copépodes. De même, les copépodes calanoidés constituent la proie principale du sprat (Maes et Ollevier, 2002).

Les trois espèces de clupéiformes se reproduisent au printemps, et selon Blaxter et Hunter (1982), sélectionnent pour frayer les zones riches en nourriture pour les adultes et proches des fronts thermiques. D'après Somarakis et al. (2004), la ponte de l'anchois du golfe de Gascogne est déclenchée par le début de la formation de la thermocline suite à la diminution du vent et au réchauffement de l'eau au printemps. Le pic de l'activité reproductrice de l'anchois survient en mai-juin (Motos et al., 1996), alors que la sardine se reproduit majoritairement au printemps (avril à juin) et en fin d'automne (octobre à décembre) (Stratoudakis et al., 2007; Coombs et al., 2006). Le sprat se reproduit toute l'année, mais deux périodes principales ont été identifiées, l'une au printemps et l'autre en été (Whitehead, 1985). Les zones de ponte principales de l'anchois sont les eaux productives des zones côtières sous l'influence des panaches de la Gironde et de l'Adour et les fronts thermiques aux accores. Cependant, les œufs d'anchois étaient répartis dans tout le golfe lors des années de forte abondance du stock (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996; Motos et al., 1996; Somarakis et al., 2004; Bellier et al., 2007). Bellier et al. (2007) signalent que l'habitat favorable à la ponte des sardines est spatialement discontinu, et localisé dans les zones côtières et aux accores lors des années de faible activité reproductrice de cette espèce. En étudiant l'effet des paramètres hydrologiques sur la distribution des frayères d'anchois et de la sardine du

golfe de Gascogne, Planque *et al.* (2007) suggèrent que la température et dans une moindre mesure la salinité jouent un rôle important dans le processus de sélection des frayères de l'anchois. Dans le cas de la sardine, ces auteurs signalent que l'influence des facteurs hydrologiques sur l'habitat de ponte est moins évidente.

L'existence de conditions trophiques favorables aux adultes semble être le facteur prédominant pour expliquer la présence de ces espèces associée au panache de la Gironde et aux zones côtières, tel que suggéré par Blaxter et Hunter (1982). Malgré une plus grande concentration de zooplancton dans le panache de la Gironde par rapport aux eaux plus hauturières, Plounevez et Champalbert (1999) ont trouvé que le niveau de remplissage de l'estomac des anchois du panache était plus faible. Cependant, les risques de biais associés aux analyses de contenus stomacaux peuvent être importants (James, 1988).

Abaunza *et al.* (2003) ont compilé des documents divers sur la croissance et la reproduction du chinchard et signalent que dans le golfe de Gascogne la ponte a lieu essentiellement au printemps, avec un pic en mai-juin. Les informations sur les sites de ponte de cette espèce sont peu nombreuses. Les chinchards semblent préférer les eaux dont la salinité est supérieure à 35.2 (Abaunza *et al.*, 2003). Ils se nourrissent essentiellement de crustacés (euphausiacées), mais les individus de petite taille échantillonnés au Portugal se nourrissent également de copépodes et de larves de décapodes (Cabral et Murta, 2002).

Le maquereau commun de l'Atlantique Nord-Est passe l'hiver dans les zones hauturières et se rapproche des côtes européennes au printemps (Collete et Nauen, 1983). Les sites de ponte principaux sont localisés le long des accores, du Nord-Ouest de l'Espagne au Nord-Ouest de l'Irlande (Borja *et al.*, 2002), et jamais dans les estuaires de faible salinité (Collete et Nauen, 1983). La saison de ponte varie selon la latitude, en fonction de l'augmentation des températures printanières, avec un pic entre avril et juillet aux latitudes moyennes. Borja *et al.* (2002) considèrent que le maquereau migre vers la côte afin de trouver des conditions environnementales stables, plus propices à la survie des œufs et des larves. L'analyse des contenus stomacaux des maquereaux des côtes portugaises a révélé que, bien que cette espèce consomme également du zooplancton et des décapodes, le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*), espèce commune aux accores à 300–400 m de profondeur (Froese et Pauly, 2004), constitue sa proie principale (Cabral et Murta, 2002).

Les informations sur la reproduction, l'alimentation et la tolérance aux conditions hydrologiques des différentes espèces présentées ci-dessus nous aident à comprendre leur distribution. Nous ne pouvons cependant pas évaluer l'importance relative des différents facteurs sur les types d'agrégations que nous avons observés dans les zones côtières, les panaches et les zones hauturières du golfe de Gascogne. Fréon et Misund (1999) reconnaissent que les facteurs influençant la forme, la densité et la position verticale des bancs sont multiples; ainsi sont généralement cités : le cycle journalier, la physiologie des individus, les interactions interspécifiques, les perturbations externes et les conditions environnementales (Bahri et Fréon, 2000). Un effet important de l'espèce sur le comportement agrégatif des poissons est aussi supposé (Shaw, 1978; Scalabrin *et al.*, 1996), hypothèse qui est à la base des efforts entrepris pour caractériser puis classifier les bancs en espèces en fonction des descripteurs des agrégations obtenus au moyen des échosondeurs (e.g. Weill *et al.*, 1993; Haralabous et Georgakarakos, 1996; Coetzee, 2000).

Tout au long de la série temporelle analysée dans cette étude, nous avons observé que des espèces différentes peuvent former les mêmes types d'agrégation associés à des habitats particuliers. Nous avons également observé la même espèce dans des types d'agrégation différents. Nous pouvons donc supposer que l'habitat exerce une influence prépondérante sur la structure des agrégations de poissons dans le golfe de Gascogne. Petitgas et al. (2003), à partir de l'analyse des données d'une campagne (PELGAS2000), ont émis l'hypothèse que l'occurrence des types de bancs de petits poissons pélagiques serait davantage liée aux conditions environnementales qu'à l'espèce formant les bancs. Nos résultats issus de l'analyse des images acoustiques sur la période de 1990–2003 sont en accord avec cette hypothèse. Nous ne pouvons que spéculer sur la nature des processus biologiques qui aboutissent au façonnage des structures agrégatives de petits poissons pélagiques par leur environnement. On peut ainsi supposer que les types d'assemblages de bancs identifiés dans chacun des habitats peuvent être issus de l'activité reproductrice ou alimentaire des espèces ou être directement liés à la taille des poissons, qui suit elle-même un gradient croissant de la côte vers le large pour beaucoup d'espèces.

5.1.4 Conclusions

Dans le golfe de Gascogne, le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques est défini en grande partie par l'habitat. Une espèce ou plus précisément, un assemblage d'espèces, forme des agrégations différentes (i.e. images acoustiques) en fonction de l'habitat, défini par la bathymétrie et les conditions hydrologiques.

Les petits clupéiformes, en particulier les jeunes individus, forment des agrégations associées aux paysages hydrologiques côtiers et du panache de la Gironde, principalement sur les fonds inférieurs à 50 m sous l'influence des apports de rivières. Le chinchard commun est une espèce capable d'exploiter une grande diversité d'habitats, mais il est normalement absent des habitats côtiers dominés par les clupéiformes. Le maquereau commun, espèce avec une grande capacité de nage, a une préférence pour les habitats plus océaniques, où sa capacité de déplacement vertical peut lui apporter un avantage supplémentaire.

Au niveau de l'évolution des types d'agrégation, le principal changement observé au cours du temps est le passage du groupe GI-3 vers le groupe GI-6. Ce changement implique un changement de la structure agrégative des petits clupéiformes, qui dans les années récentes présentent le nombre le plus élevé de bancs par mille nautique.

5.2 Influence du type d'agrégation sur la pêche des petits pélagiques

Les types d'images acoustiques ne peuvent pas être mis directement en relation avec les captures des pêcheurs professionnels, car les statistiques de pêche sont collectées à l'échelle spatiale large du carré statistique (1° de longitude $\times 0.5°$ de latitude). Il existe d'autre part un décalage temporel entre les campagnes scientifiques et l'activité des pêcheurs. Les campagnes d'évaluation des petits pélagiques ont eu lieu au printemps, en avril au début des années 1990, puis en mai–juin à partir de 1994. A l'inverse, l'activité des flottilles, principalement les chalutiers pélagiques, est très réduite sinon inexistante du 20 mars au 31 mai depuis la mise en place de l'accord d'Arcachon en 1992.

5.2.1 Matériel et Méthode

Afin de comparer les deux sources de données, nous avons sélectionné les statistiques de pêche des bimestres mars-avril et juin-juillet, les deux périodes les plus proches des campagnes scientifiques. Nous avons regroupé les chalutiers pélagiques en bœufs, les pélagiques en solo et les senneurs dans le but d'obtenir une mesure combinée du nombre des navires et de la capture par navire. De même, seules les années des campagnes scientifiques ont été considérées. Nous avons analysé dans un premier temps l'effort et la capture par bateau et par rectangle statistique pour ces deux périodes. Ces valeurs ont été représentées au moyen de graphiques en bâtons, afin d'analyser visuellement leur distribution géographique.

Le nombre d'images acoustiques n'étant pas assez important pour permettre une comparaison annuelle directe entre l'occurrence des types de GI et les captures dans tous les carrés statistiques, nous avons sélectionné, afin d'étudier dans le détail les relations GI/pêche professionnelle, deux secteurs particuliers du golfe de Gascogne. Ces secteurs ont été choisis en fonction de deux critères : (1) la relative constance du nombre d'images acoustiques au cours des années, et (2) des compositions en groupes d'images contrastées. Le premier secteur choisi, dénommé par la suite secteur « large Rochebonne » s'étend entre les latitudes 45.5°N et 46.5°N et entre les longitudes 4°W et 2°W. Le deuxième secteur s'étend entre les latitudes 45°N et 46°N et entre les longitudes 2°W et 1°W (secteur « Gironde »). Dans chacun de ces secteurs et pour les deux périodes bimestrielles mentionnés auparavant, nous avons établi la composition annuelle en groupes d'images, ainsi que le nombre de navires et la capture par bateau de chacune des espèces. Le secteur « large Rochebonne » concentre la quasi totalité des images du GI-4, et ne comprend pratiquement aucune image des groupes GI-3 et GI-6. À l'inverse, les groupes GI-3 et GI-6 sont majoritaires et le groupe GI-4 absent du secteur « Gironde ».

Dans les deux secteurs, les années ont été classifiées en fonction des espèces capturées à chaque bimestre au moyen de la méthode du positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS). Utilisé dans des études d'écologie (Sprules, 1980), le NMDS est une méthode d'ordination en espace réduit capable de traiter de façon adéquate les relations non linéaires entre variables (Legendre et Legendre, 1998 ; Oksanen *et al.*, 2007), indépendamment d'hypothèses biologiques préalables (Neff et Marcus, 1980). Les vecteurs de la composition en groupes d'images correspondants ont été ajustés sur les ordinations précédentes, de façon à obtenir la corrélation maximale avec la configuration de l'ordination (Oksanen *et al.*, 2007). Les vecteurs ajustés indiquent les directions dans l'espace d'ordination où les GI changent le plus rapidement (Oksanen *et al.*, 2007). Nous avons réalisé le NMDS à l'aide de la fonction *metaMDS* du package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007), ainsi que la fonction *vectorfit* du même package pour l'ajustement des GI.

5.2.2 Résultats

Évolution de l'effort de pêche dans le sud du golfe de Gascogne

La Figure 39 représente l'évolution annuelle de l'effort de pêche dans les secteurs considérés pour la période mars-avril. On constate une diminution du nombre de navires dans le sud-est du golfe (rectangles 4 à 7) à partir de 1997, vraisemblablement suite à la mise en application de l'accord d'Arcachon. À l'inverse, l'effort augmente dans les rectangles 2, 3 et 8 après l'année 2000, principalement du fait de l'activité des senneurs espagnols.

L'effort de pêche augmente globalement dans tous les rectangles au cours du bimestre juin-juillet (Figure 40). L'effort est de plus généralement plus élevé et s'exerce dans une zone spatialement plus étendue par rapport au bimestre mars-avril (Figure 39).



FIGURE 39 – Évolution annuelle du nombre de bateaux par rectangle statistique. Bimestre mars-avril.



FIGURE 40 – Évolution annuelle du nombre de bateaux par rectangle statistique. Bimestre juin-juillet.



FIGURE 41 – Évolution annuelle de la capture par navire par rectangle statistique. Bimestre mars-avril. Anchois en vert, chinchard en jaune, sardine en bleu et maquereau en rouge.



FIGURE 42 – Évolution annuelle de la capture par navire par rectangle statistique. Bimestre juin-juillet. Anchois en vert, chinchard en jaune, sardine en bleu et maquereau en rouge.

Évolution de la capture par navire dans le sud du golfe de Gascogne

Au cours de la période mars-avril, le maquereau est l'espèce la mieux représentée dans les captures (Figure 41), notamment dans les rectangles 4, 5 et 6. De faibles captures composées quasi-exclusivement d'anchois ont été observées dans ces rectangles entre 1990 et 1994. À partir de 1997, des prises de maquereau de 40 à plus de 100 tonnes sont observées, suite à la réduction de l'effort de pêche sur l'anchois induite par l'accord d'Arcachon. Il semblerait donc qu'un changement d'espèce cible se soit produit à partir de 1997, sans que des conclusions sur la disponibilité des espèces pélagiques dans le golfe puissent être tirées. Les captures dans les autres rectangles sont très faibles et sporadiques.

A l'inverse de la période précédente, les captures de maquereau sont pratiquement inexistantes pendant le bimestre juin-juillet (Figure 42). L'anchois et le chinchard semblent dominer les captures, même si la capture par bateau est faible. La capture de sardine est importante dans le rectangle nord-est (rectangle 1). Le chinchard est capturé plus au large, en particulier dans les rectangles de l'extrême nord-ouest (15 et 16) de la zone étudiée après l'année 2000.

En conclusion, les différences observées à l'échelle du golfe de Gascogne dans les espèces capturés et l'effort de pêche exercé au cours des deux bimestres analysés reflètent essentiellement la mise en application de l'accord d'Arcachon. Il est donc peu probable que les captures analysées reflètent le niveau d'abondance des espèces présentes dans le golfe de Gascogne à cette époque.

Activité halieutique et occurrence des groupes d'images acoustiques dans les secteurs « large Rochebonne » et « Gironde »

Le secteur « large Rochebonne » se distingue par l'absence quasi totale d'images acoustiques associées aux petits clupéiformes (groupes GI-3 et GI-6) (Figure 43). Les images appartenant au groupe GI-2 (maquereau et chinchard) sont les plus nombreuses dans ce secteur, notamment après l'année 2000. L'année 2003 se distingue par une prédominance des images du groupe GI-4 (chinchard adulte). Les captures des professionnels dans ce secteur se composent d'une majorité de chinchard et d'anchois avec un peu de maquereau en mars–avril. La présence de sardine est aussi observée durant la même période, mais elle est plutôt rare dans les captures. On y observe aussi l'absence des anchois en 2002 et 2003. En juin–juillet, les captures sont composées principalement par le chinchard et l'anchois. On y trouve quelques sardines, par contre le maquereau n'y est plus représenté.

Dans le secteur « Gironde », on observe une prédominance des groupes d'images acoustiques associés aux petits clupéiformes (groupes GI-3 et GI-6), notamment à partir de 1994. Le remplacement successif du groupe GI-1 (chinchard et anchois) par le groupe GI-3, puis par le groupe GI-6, semble se produire dans ce secteur. Les captures des professionnels sont dominées en mars-avril par le maquereau, la sardine et l'anchois. Les captures de sardine et maquereau sont particulièrement importantes en 1997 et 2001 et de bonnes captures d'anchois ont été obtenues en 2000 et 2002. Les captures de maquereaux n'ont été faibles qu'en 2003. Au cours de la période juin-juillet, les captures ressemblent à celles du secteur « large Rochebonne », avec une prédominance de chinchard et d'anchois et un peu de sardine.

Les résultats des ordinations par NMDS des années en fonction des espèces capturées, ainsi que les vecteurs de la composition en groupes d'images ajustés, sont présentés dans la Figure 44.

Dans le secteur « large Rochebonne », nous pouvons distinguer deux périodes : la décennie 1990 (sauf 1997) caractérisée par une présence importante d'anchois et de chinchard dans les captures, et les années 2000 durant lesquelles la proportion de sardine et de maquereau dans les captures est supérieure aux années précédentes. L'anchois a été capturé de façon importante dans ce secteur en 1998, et la corrélation de cette espèce avec le groupe GI-1 est la seule significative ($r^2=0.69$, P=0.006). Pendant le bimestre juin-juillet, les tendances temporelles des captures dans ce secteur sont plus complexes et aucune corrélation significative avec les groupes d'images détectés n'a été trouvée.

Dans le secteur « Gironde », le groupe GI-6 est corrélé aux captures d'anchois $(r^2=0.65, P=0.036)$ en mars-avril, en particulier en 2000 et 2002. Le groupe GI-1 semble être associé à la capture de chinchards en 1991, 1992 et 1998, et le groupe GI-5 est associé aux captures de maquereau et de sardine en 1997, 2001 et 2003. En 1997 et 2001 les captures sont composées exclusivement de maquereau et de sardine. De même que dans le secteur « large Rochebonne » en la période juin-juillet, nous n'avons pas trouvé de corrélation significative entre les groupes d'images et la capture commerciale.

5.2.3 Discussion

Les statistiques de pêche représentent une importante source d'information dans l'étude des populations de poissons. Elles fournissent les (longues) séries temporelles nécessaires à l'évaluation des populations exploitées (Gulland, 1983). La capture commerciale par exemple, est reconnue comme une mesure brute de l'abondance des stocks (Lluch-Belda *et al.*, 1989) et elle a été utilisée afin d'étudier les fluctuations à long terme des populations de petits poissons pélagiques (Lluch-Belda *et al.*, 1992 ; Klyashtorin, 2001). Notre objectif était ici d'étudier la distribution spatio-temporelle des flottilles et de chercher des correspondances entre les captures réalisées par les pêcheurs profession-



FIGURE 43 – Composition annuelle en groupes d'images et captures par bateau par espèce en mars-avril et juin-juillet dans les secteurs « large Rochebonne » et « Gironde ». L'évolution du nombre de navires est montrée par les lignes superposées aux captures.



FIGURE 44 – Positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) des captures des professionnels (anchois (an), chinchard (ch), maquereau (ma) et sardine (sa)) et ses corrélations avec les GI dans deux secteurs du golfe de Gascogne et deux périodes bimestrielles. Les chiffres des vecteurs correspondent aux groupes d'images.

nels et les types d'agrégations des petits poissons pélagiques observés par acoustique au cours des campagnes scientifiques réalisées au printemps dans le golfe de Gascogne. Toutefois, les différences d'échelles spatiales entre les deux sources de données ainsi que la discordance temporelle entre l'activité des chalutiers pélagiques et les campagnes scientifiques signalée précédemment se sont avérées comme des contraintes importantes pour atteindre notre objectif. Faute de données d'effort adéquates dans les statistiques de pêche, nous n'avons pas pu aborder l'étude de l'influence du comportement agrégatif des petites poissons pélagiques sur la capturabilité des espèces. Nos conclusions sont donc limitées par ces contraintes et nos résultats doivent être interprétés avec précaution.

L'effet de l'interdiction de la pêche à l'anchois du 20 mars au 31 mai, suite à l'accord d'Arcachon de 1992, est évident sur l'effort et la composition spécifique des captures des chalutiers pélagiques au cours des deux bimestres analysés. L'activité des chalutiers pélagiques durant la période mars-avril est inférieure à celle de la période juin-juillet, avec une majorité de maquereau dans les captures en mars-avril, et une prédominance de l'anchois et du chinchard en juin-juillet. L'influence des mesures de régulation de la pêcherie est ici manifeste et rend difficile la comparaison avec les types d'agrégation observés par acoustique lors des campagnes scientifiques.

Deux cas de corrélations significatives entre capture et type d'agrégation ont été observés. Le premier concerne la capture d'anchois dans le secteur « large Rochebonne » en mars-avril 1990 et le groupe d'images acoustiques GI-1, caractérisé par des bancs de taille moyenne, réguliers, denses et répartis verticalement. Le deuxième cas a été obtenu dans le secteur « Gironde » où la capture d'anchois du début des années 2000 en mars-avril était corrélée au groupe GI-6, caractérisé par des bancs nombreux, de petite taille, réguliers et de densité moyenne. La pêche au chalut pélagique sur ces types d'agrégations est possible. Fréon et Misund (1999) signalent que les traits au moyen de cet engin sont réalisés principalement sur des agrégations plus ou moins compactes ou bien sur des couches, mais cela n'exclu pas la pêche sur une ressource dispersée en plusieurs bancs, telle que les agrégations du groupe GI-6, car pendant un trait, l'ouverture du chalut, la distance entre panneaux et la profondeur de pêche du chalut, ainsi que la présence des poissons par rapport au chalut peuvent être contrôlés (Fréon et Misund, 1999). La position verticale du chalut et la durée du trait peuvent être ajustées en fonction des résultats souhaités. Contrairement à ce qui est le cas pour les senneurs, la présence de bancs denses de grande taille et proches de la surface n'est pas indispensable pour qu'une opération de pêche soit rentable pour les chalutiers pélagiques (Hilborn et Walters, 1992).

5.2.4 Conclusions

L'effort de pêche exercé sur les petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne est en grande partie régulé par les accords internationaux interdisant l'activité des chalutiers pélagiques au printemps. Les espèces capturées par les professionnels français à cette saison ne sont donc pas représentatives des assemblages d'espèces existants. Dans ces conditions, la mise en relation des types d'agrégations avec les captures commerciales n'est pas simple. Néanmoins, une corrélation entre la capture d'anchois du bimestre mars-avril et la présence des bancs de taille moyenne, réguliers, denses et répartis verticalement (GI-1) a été observée dans le secteur « large Rochebonne » en 1990. Dans le secteur « Gironde », la capture d'anchois du début des années 2000 a été réalisée sur une ressource plus fragmentée (GI-6) : des bancs nombreux, de petite taille, réguliers et de densité moyenne.

Synthèse

Les campagnes acoustiques printanières réalisées par l'IFREMER depuis 2 décennies ont montré que les schémas agrégatifs des petits poissons pélagiques variaient d'années en années dans le golfe de Gascogne. Par exemple, dans les années 1980, des agrégations d'anchois de grande taille étaient observées (Massé, 1988). Cette espèce a été par la suite plus souvent observée sous forme de petits bancs à environ 15 m au dessus du fond (Massé *et al.*, 1996 ; Massé, 1996). En 1992 des agrégations inhabituelles d'anchois en forme de couches denses près du fond ont été observées (Massé *et al.*, 1994). La présence de petits bancs d'anchois, de sardine et de maquereau en surface, ainsi que de gros bancs denses de chinchard a été détectée récemment (Massé, com. pers.).

L'objectif premier de notre étude était de caractériser qualitativement les variations du comportement agrégatif de ces espèces au printemps. Nous avons ensuite examiné les conditions hydrologiques du golfe de Gascogne à cette saison, afin d'évaluer l'influence de l'hydroclimat sur les agrégations de poissons. Nous nous sommes enfin intéressés à la pêcherie commerciale ciblant les petits poissons pélagiques, car cette activité est susceptible d'influencer l'abondance des stocks et le comportement agrégatif des poissons, et d'être affectée à la fois par les conditions environnementales et le comportement des poissons (Fréon et Misund, 1999).

Dans le golfe de Gascogne la variabilité des paramètres descripteurs de bancs est élevée (Muiño *et al.*, 2003*b*), même au sein de courtes sections de radiales associées à des chalutages d'identification, qui révèlent souvent la présence d'un mélange d'espèces (Petitgas *et al.*, 2003). Du fait de la combinaison de facteurs pouvant être à l'origine de cette variabilité (Fréon et Misund, 1999 ; Bahri et Fréon, 2000), les descripteurs des bancs s'avèrent peu utiles pour l'identification des espèces de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne (Weill *et al.*, 1993 ; Scalabrin *et al.*, 1996) et par conséquent pour le suivi du comportement agrégatif de ces espèces. La méthode visant à caractériser des images acoustiques en considérant l'ensemble des bancs présents dans l'image (Petitgas *et al.*, 2003), représente alors une approche alternative dans un écosystème comme le golfe de Gascogne, caractérisé par ces mélanges d'espèces. À partir de l'analyse des caractéristiques des images acoustiques nous avons identifié six groupes d'images, dont la distribution spatiale peut être reliée à la bathymétrie du golfe de Gascogne. Trois de ces groupes correspondent à ceux identifiés par Petitgas et al. (2003) lors de la campagne PELGAS 2000. Un quatrième groupe avait été identifié par ces auteurs au nord de la latitude 46.5°N, en dehors de la zone que nous avons étudiée. La distribution géographique des groupes d'images est cohérente avec les connaissances biologiques et comportementales disponibles sur les espèces observées dans les groupes d'images. Des différences significatives entre les agrégations de zones bathymétriques différentes en relation avec la distribution des espèces dans le golfe ont été déjà reportées (Scalabrin et Massé, 1993). Le sprat, les petites sardines et les petits anchois se trouvent par petits fonds près des côtes, alors que le chinchard et le maquereau ainsi que les anchois et les sardines adultes se distribuent à des profondeurs plus importantes et parfois aux accores (Whitehead, 1985; Motos et al., 1996; Collete et Nauen, 1983; Smith-Vaniz, 1986; Scalabrin et Massé, 1993). Au cours de la série temporelle analysée, le changement le plus évident concerne le comportement agrégatif des petits clupéiformes, qui a manifestement évolué vers une plus grande fragmentation des agrégations à partir de 2000 (passage du GI-3 au GI-6), lorsque le nombre des bancs par mille nautique est devenu le plus élevé de tous les groupes d'images. La présence de nombreux bancs dans le golfe de Gascogne a été associée à de mauvaises conditions environnementales (Scalabrin et Massé, 1993) avec des eaux froides et de faible salinité (Patty et al., 1995).

Notre analyse des conditions hydrologiques du golfe de Gascogne confirme l'existence d'une structuration marquée du biotope des petits poissons pélagiques. Nous avons ainsi identifié des paysages avec des caractéristiques hydrologiques bien définies qui correspondent à des entités géographiques cohérentes. Une certaine variabilité interannuelle des paysages existe. Cette variabilité est notamment induite par la variabilité des apports en eaux douces (Planque et al., 2004) mais les variations spatiales entre les différents paysages sont cependant relativement plus fortes. Les conditions environnementales ou au sens large l'habitat, sont responsables de la distribution des espèces (voir par exemple Parrish et al., 1989, pour la distribution globale des sardines des genres Sardinops et Sardina). À l'échelle d'un écosystème, Bertrand et al. (2004a) ont analysé la distribution et l'abondance de l'anchois et de la sardine du courant de Humboldt au Pérou, en relation avec l'étendue spatiale de leurs habitats respectifs, étendue affectée par des épisodes climatiques chauds et froids (El Niño et La Niña). Notre étude des corrélations entre la distribution des groupes d'images acoustiques et celle des paysages hydrologiques entre 1990 et 2003 suggère un fort effet de l'habitat sur le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques, ce qui confirme
l'hypothèse de Petitgas *et al.* (2003) basée sur l'analyse d'une seule campagne. Le comportement agrégatif des espèces étudiées est caractérisé par une grande plasticité : une même espèce est ainsi capable de former des agrégations différentes en fonction des conditions hydrologiques. De plus, les différentes espèces étudiées semblent adapter leur comportement agrégatif en fonction des variations d'habitat de façon similaire : le même type d'agrégation, associé à un habitat particulier, peut ainsi être produit par des espèces différentes. Ces similitudes dans l'ajustement du comportement agrégatif des différentes espèces de petits pélagiques en réponse aux variations du biotope peuvent s'expliquer par le fait que toutes ces espèces sont très proches d'un point de vue écologique (Hunter et Alheit, 1995). Les mécanismes à l'origine de ces adaptations du comportement agrégatif aux conditions du biotope restent cependant à élucider.

Le comportement agrégatif des poissons et les réponses des individus aux conditions environnementales ont des effets sur la capturabilité (q) (Pitcher, 1995) qui est un des paramètres clés pour l'estimation de l'abondance des stocks halieutiques exploités au moyen de modèles analytiques (Arreguín-Sánchez, 1996). Ce paramètre « q » mesure l'interaction entre l'abondance d'un stock et l'effort de pêche exercé sur lui. Il est souvent considéré comme constant alors que la capturabilité peut être très variable (Arreguín-Sánchez, 1996). L'estimation de q requiert notamment une quantification adéquate de l'effort de pêche nominal (Arreguín-Sánchez, 1996). La recherche du poisson représente souvent la phase la plus longue et la plus critique d'une sortie de pêche (Bertrand, 2005). Le temps de recherche des bancs est ainsi considéré comme l'unité d'effort de pêche nominal le plus approprié pour les pêcheries exploitant des espèces grégaires (en l'absence de Dispositifs de Concentration de Poissons) (Quinn et Deriso, 1999). Même lorsque l'on dispose de données d'effort de bonne qualité (ce qui n'est pas notre cas), le risque d'introduction de biais dans l'estimation de la capturabilité est particulièrement important dans le cas des clupéiformes du fait que les individus ne sont pas répartis de façon homogène sur leur aire de distribution et que les flottilles n'ont pas accès à toute la population (Arreguín-Sánchez, 1996). Face à la pêche moderne, le comportement agrégatif de ces espèces pélagiques est un désavantage, car les bancs de poissons peuvent être facilement localisés à l'aide des sonars (Hart et Revnolds, 2002). Le grégarisme des poissons peut également avoir pour effet de maintenir constamment une portion importante du stock sous forme de bancs très vulnérables à la pêche. D'autre part, la diminution de l'abondance d'un stock est souvent accompagnée par une diminution de l'aire de distribution du poisson (Rodríguez-Sánchez et al., 2002), alors qu'une augmentation des densités locales dans les zones de présence du stock peut se produire, entraînant une augmentation importante de la capturabilité (hyper-agrégation, Rose et Kulka, 1999). L'existence d'un nombre relativement stable

de bancs concentrés sur certaines zones permet à la pêcherie de maintenir des prises par unité d'effort (PUEs) élevées jusqu'à l'effondrement du stock (Quinn et Deriso, 1999). Un exemple de cette situation, mentionné par Bertrand (2005), s'est produit lors de l'effondrement de la pêcherie d'anchois du Pérou en 1972–1973. Des captures journalières de 170 000 tonnes était réalisées juste avant cet épisode. L'estimation du niveau d'exploitation d'un stock est dans ces cas totalement biaisée (Hutchings, 1996).

À partir de notre analyse des données de pêche, nous avons montré que la saisonnalité de l'effort —exprimé par un nombre de navires, à défaut de disposer d'une mesure plus appropriée— exercé sur les petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne est en grande partie régulée par les accords internationaux interdisant l'activité des chalutiers pélagiques au printemps (Uriarte et al., 1996). Par conséquent, les espèces capturées par les professionnels français à cette saison ne sont pas représentatives des assemblages d'espèces existants. Les effets de ces accords sur l'activité de la pêcherie, ainsi que la résolution spatiale trop sommaire des statistiques de pêche disponibles ne permettent pas de déduire la distribution spatiale des petits pélagiques de la localisation géographique des captures. Ceci limite par conséquent les possibilités de comparaison avec les types d'agrégations observés par acoustique. Toutefois, nous avons pu remarquer une corrélation positive entre la capture d'anchois dans le secteur « large Rochebonne » et la présence de bancs de taille moyenne, réguliers, denses et répartis verticalement (GI-1) en mars-avril de 1990. De même, dans le secteur « Gironde », la capture d'anchois au début des années 2000 était également corrélée avec la présence du groupe GI-6, caractérisé par des bancs nombreux, de petite taille, réguliers et de densité moyenne. L'absence d'autres corrélations entre les captures commerciales et les types d'agrégations ne signifie pas qu'il n'existe aucune relation entre la structure agrégative des petits poissons pélagiques et la décision du pêcheur de mettre en pêche. De même, le type d'agrégation de petits pélagiques peut affecter le temps de recherche du poisson, mais de façon différente pour les chalutiers pélagiques et les senneurs, ces derniers requérant des bancs denses de grande taille et proches de la surface (Hilborn et Walters, 1992). En analysant le comportement des pêcheurs et celui de l'anchois du Pérou, Bertrand (2005) a constaté que la présence des bancs denses d'anchois est favorable à la performance de pêche des senneurs. Par ailleurs, à travers des indices développés par cet auteur pour caractériser les modes d'agrégation du poisson à différentes échelles, il a été montré que plus le poisson est agrégé à l'échelle de la zone de pêche, plus la probabilité de ne pas détecter une agrégation capturable augmente, ce qui a pour effet d'augmenter le temps de recherche du poisson. Ne disposant pas de données de temps de recherche dans nos bases de données, nous ne pouvons pas évaluer l'effet du type d'agrégation sur cette variable. Il faut noter cependant, que le groupe d'images le plus fragmenté (GI-6), composé essentiellement de petits clupéiformes, a été observé en dehors de la zone de pêche de la flottille de senneurs rattachés à S^{t.} Jean de Luz. L'absence d'autres corrélations significatives entre les captures et les groupes d'images doit plutôt être attribuée à la discordance spatiale et temporelle entre les données acoustiques et les déclarations de captures commerciales. En considérant une nouvelle fois le cas de l'anchois du Pérou, le fait que les traits des senneurs n'aient pas toujours lieu sur les principales concentrations de poisson observées par acoustique à seulement quelques jours de différence, a été expliqué par la mobilité des bancs d'anchois (Bertrand *et al.*, 2004*b*).

La durée assez courte de la série temporelle analysée dans cette étude peut aussi être invoquée pour expliquer l'absence de corrélations plus nombreuses entre pêche et acoustique. Si l'on suppose que les captures commerciales de petits poissons pélagiques peuvent être utilisées comme un indice grossier d'abondance des stocks (Lluch-Belda et al., 1989; Klyashtorin, 1998), les donnés FAO des captures internationales dans le golfe de Gascogne suggèrent qu'à l'exception du chinchard, les autres espèces considérées dans cette étude étaient plus abondantes avant 1990. À l'inverse, les captures globales de chinchard, dominées durant plusieurs années par la forte classe d'âge 1982 (Reid et al., 2001; Abaunza et al., 2003) ont augmenté jusqu'à atteindre un maximum en 2001. Dans le même ordre d'idées, la tendance à long terme de la variabilité de l'hydroclimat du golfe de Gascogne (conditions de températures plus chaudes, des vents plus forts et des apports des rivières légèrement plus faibles) (Planque et al., 2003) n'étant pas sensible à l'échelle de la série temporelle que nous avons analysée, nous n'avons pas pu étudier l'influence de cet éventuel forçage environnemental à long terme sur le comportement agrégatif des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne. A l'échelle mondiale, la série de campagnes acoustiques réalisées par l'IFREMER dans le golfe de Gascogne est l'une des plus longues et des plus complètes. Les données acoustiques collectées en 1989 et après 2003 devraient pouvoir être ajoutées à la série temporelle analysée dans ce travail en vue d'études ultérieures. Il est possible que ces données apportent des informations complémentaires intéressantes, notamment sur les grandes agrégations d'anchois observées avant 1990 (Massé, 1988).

Afin d'améliorer notre compréhension du comportement agrégatif des petits poissons pélagiques du Golfe de Gascogne en relation avec les fluctuations de leur environnement et de l'activité halieutique, il serait souhaitable de réaliser des observations acoustiques à une autre période que le printemps. Ceci permettrait de coupler les observations acoustiques avec la pêche des professionnels et d'étudier le comportement agrégatif des petits pélagiques dans un environnement hydrologique moins changeant qu'au printemps. Les conditions hydrologiques dans le Golfe sont en effet beaucoup plus « stables » en fin d'hiver ou en été (Koutsikopoulos *et al.*, 1998). Une campagne hivernale permettrait de cibler les géniteurs dans les frayères, et une campagne estivale d'étudier les individus du groupe d'âge 0 dans les zones d'alimentation et croissance.

Depuis 2003, des campagnes ont été mises en place à l'automne afin d'étudier l'abondance et la distribution des juvéniles d'anchois et d'essayer de mieux comprendre les mécanismes de comportement et de mortalité de cette espèce dans cette phase critique qui détermine très certainement le recrutement (ICES, 2006). Ces campagnes sont basées essentiellement sur de l'acquisition acoustique et ces nouvelles données devraient pouvoir également être mises en relation avec la pêcherie quand celle-ci sera ré-ouverte puisqu'elle est fermée depuis 2005.

Il serait également intéressant de mettre en place un programme d'acquisition de données acoustiques à bord de navires professionnels opérant dans le Golfe de Gascogne, couplé avec un échantillonnage des captures et de l'effort par des observateurs embarqués. Cette méthode est la plus directe et la plus fiable pour collecter des données des captures commerciales (Hilborn et Walters, 1992). Les données issues de ce programme permettraient d'analyser finement les types d'agrégations ciblées par les pêcheurs, ainsi que la distribution géographique des espèces et des informations sur les conditions de mer au moment de la pêche. Ceci permettrait également d'étudier *in situ* la capturabilité des différentes espèces de petits poissons pélagiques, en relation avec les types d'agrégations observées. Les travaux cités ci-dessus sur le comportement des pêcheurs et de l'anchois du Pérou (Bertrand *et al.*, 2004*b*; Bertrand, 2005), constituent un bon exemple d'utilisation conjointe des données issues des programmes d'observateurs embarqués et de campagnes acoustiques.

Le golfe de Gascogne est un écosystème complexe et instable (Planque *et al.*, 2003), en comparaison avec les grands systèmes de courants du Benguela, de Humboldt, du Kuroshio ou de Californie, qui présentent des upwellings saisonniers et des processus d'advection très intenses (Bakun, 1996 ; Cole et McGlade, 1998). À part la bathymétrie, il n'existe pas de paramètre physique structurant durablement le biotope pélagique du golfe de Gascogne. Celui-ci est en effet composé de compartiments plus ou moins continus, tels que les panaches, gyres, courants de pente etc. (Koutsikopoulos et Le Cann, 1996), qui peuvent tous fournir des conditions favorables à la concentration de petits poissons pélagiques. Il faudrait ainsi approfondir la compréhension du rôle de ces structures hydrologiques, persistantes ou fugaces, sur la concentration de ces espèces et sur leur comportement agrégatif.

L'objectif final de cette caractérisation fine du biotope des petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne serait de déterminer l'étendue et la variabilité des habitats favorables à chacun des stades de développement des espèces (frayères et nourriceries) en fonction des paramètres hydrologiques disponibles. L'évolution de ces surfaces d'habitats favorables pourrait être suivie à l'échelle de quelques mois, à l'échelle de la longévité des espèces (2-4 ans) et à plus long terme (à l'échelle des tendances climatiques), afin de pouvoir anticiper les fluctuations des stocks. La mutualisation des moyens de recherche disponibles en France et en Espagne laisse ainsi envisager la mise en place d'un système de gestion écosystémique des pêcheries (FAO, 2003) de petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne.

Conclusion générale

Suite à l'analyse des données disponibles dans le cadre de cette thèse, nous avons constaté l'existence au printemps de différents types d'agrégation de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne, ainsi que des changements au cours des années.

Dans un premier temps, la grande variabilité des paramètres des bancs a été confirmée, de même que le haut degré de mélange d'espèces, ce qui de manière conjointe empêche d'une part l'identification des espèces par des moyens acoustiques, et d'autre part complique le suivi de l'évolution au cours du temps des caractéristiques des bancs. Le cas de l'anchois est remarquable, car la variabilité interannuelle de l'aire des bancs de cette espèce, ainsi que de l'altitude des bancs par rapport au fond sont faibles et stables dans la période étudiée. Nous supposons que ceci peut être dû au faible niveau actuel de la biomasse de cette espèce dans le golfe de Gascogne, dont la pêcherie est en crise depuis quelques années.

Dans le contexte précédent, la méthode de classification d'images acoustiques basée sur l'ensemble des bancs dans l'image s'est avérée plus utile pour identifier les différents types d'agrégations. De même, il a été possible de faire le suivi au cours des années des types d'agrégation ainsi identifiés. Le changement le plus évident concerne les détections des petits clupéiformes (substitution du GI-3 par le GI-6), dont la structure des assemblages a évolué vers une plus grande fragmentation des détections (des petits bancs plus nombreux depuis 2000).

La période analysée dans cette étude n'a pas permis de détecter les très gros bancs d'anchois détectés avant 1990. Par ailleurs, notre méthode n'est pas sensible à la présence des petits bancs en surface, détectés plus fréquemment depuis 2000. Cependant, le nombre de bancs avec une altitude relative (altitude minimale du banc sur la sonde) supérieure à 70% montre une tendance croissante dans le temps (observations non publiées).

Les différents paramètres hydrologiques issus des profils générés au moyen du modèle hydrodynamique MARS3D, ont servi à identifier et caractériser les différents paysages hydrologiques printaniers du golfe de Gascogne. La méthode que nous avons utilisée offre l'avantage de résumer un grand volume de données hydrologiques, lesquelles sont par ailleurs difficilement disponibles par d'autres méthodologies. La caractérisation des paysages hydrologiques permet en plus de prendre en compte leur évolution saisonnière. Ces paysages associés aux zones bathymétriques du golfe définissent des habitats pélagiques particuliers. Nous savons que l'habitat détermine la distribution des espèces, ce qui est particulièrement important dans le cas des organismes marins, du fait des changements des conditions hydrologiques pouvant se produire à court terme. Dans cette étude, nous avons observé que l'habitat influence aussi les poissons à la plus petite échelle du type d'agrégation. Une espèce est ainsi capable de former des agrégations différentes en fonction de l'habitat, et inversement, le même type d'agrégation, associé à un habitat particulier, peut être produit par des espèces différentes.

Les agrégations de petits clupéiformes (anchois, sardine et sprat), en particulier les jeunes individus, s'associent aux paysages hydrologiques côtiers et du panache de la Gironde, notamment sur les fonds inférieurs à 50 m sous l'influence des apports de rivières. Le chinchard est capable d'exploiter une grande diversité d'habitats, mais il est en général absent des habitats côtiers où les clupéiformes dominent. Le maquereau a une préférence pour les habitats plus océaniques, où sa capacité de déplacement vertical peut lui apporter un avantage supplémentaire.

Quant aux captures de petits poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne, cellesci sont réalisées principalement par deux métiers : les chalutiers pélagiques (en bœufs et simples) et les senneurs. Chaque flottille cible une espèce particulière et réalise ses captures dans des zones spécifiques. Les chalutiers pélagiques en bœufs recherchent ainsi en priorité l'anchois essentiellement dans la zone côtière ; les chalutiers pélagiques simples capturent le chinchard et le maquereau au large ; les senneurs recherchent principalement la sardine, bien que dans la partie sud-est du golfe cette flottille capture un mélange d'espèces, notamment le chinchard.

Il n'y a pas de doute que le mode d'agrégation du poisson affecte l'activité de pêche, cependant nous n'avons observé que peu de corrélations entre les captures des pêcheurs professionnels et les types d'agrégation établis à partir de données issues des campagnes scientifiques de printemps. À ce propos, il est important de mentionner que la restriction imposée aux chalutiers pélagiques suite à l'application de l'accord d'Arcachon, a eu comme conséquence de limiter la représentativité des espèces capturées par les pêcheurs professionnels pendant la période du 20 mars au 31 mai, où les campagnes scientifiques ont lieu. Ainsi, l'étude des assemblages d'espèces présents dans le golfe durant cette période de l'année à partir des statistiques de pêche n'est pas possible. De même, la résolution spatiale trop sommaire des données de pêche limite

énormément la mise en relation des captures commerciales avec les types d'agrégations observés par acoustique à échelle plus fine.

L'expérience montre qu'après l'effondrement d'une pêcherie de petits poissons pélagiques, la reprise de l'activité de pêche est possible, bien que les volumes des captures soient souvent inférieurs à ceux réalisés avant. La poursuite des recherches sur les mécanismes responsables des fluctuations de biomasse de ces espèces devrait contribuer à amortir les effets négatifs de ce processus si commun, et dans le meilleur des cas, à anticiper leur occurrence de façon à diminuer l'effet de leur exploitation. Cette activité amplifie la magnitude des fluctuations naturelles des populations de poissons, rendant plus difficile leur récupération ultérieure. À cette fin, il est impératif de définir un protocole d'échantillonnage assurant l'obtention de données comparables dans le temps et dans l'espace des différents systèmes impliqués, c'est à dire la distribution spatiale des poissons, les conditions environnementales dans lesquelles ils vivent et la stratégie de pêche pour les exploiter.

Bibliographie

- Abaunza, P., L. Gordo, C. Karlou-Riga, A. Murta, A. T. G. W. Eltink, M. T. García Santamaría, C. Zimmermann, C. Hammer, P. Lucio, S. A. Iversen, J. Molloy, et E. Gallo. 2003. Growth and reproduction of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Carangidae). Reviews in Fish Biology and Fisheries 13 :27–61. URL http://dx.doi.org/10.1023/A:1026334532390.
- Abbes, R., J. Bertrand, J.-L. Durand, J. Gueguen, P. Lorance, J. Massé, L. Han-Ching, et C. Knockaert, 1990. Ressources halieutiques d'intérêt potentiel pour la pêche industrielle et la grande pêche françaises. Rapport technique, IFREMER.
- Allain, G., 2004. 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. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes (France), Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé.
- Allain, G., P. Petitgas, et P. Lazure. 2001. The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic mode. Fisheries Oceanography 10 :151–163.
- Anginot, P., et O. Barbaroux. 2002. La sardine, de la mer à la boîte. Collection Artisans de la mer, Libris et ALT.
- Arreguín-Sánchez, F. 1996. Catchability : a key parameter for fish stock assessment. Reviews in Fish Biology and Fisheries 6 :221–242.
- Bahri, T., et P. Fréon. 2000. Spatial structure of coastal pelagic schools descriptors in the Mediterranean Sea. Fisheries Research 48 :157–166.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant/CIBNOR.

- Bakun, A., et K. Broad, (Eds.), 2002. Climate and Fisheries Interacting Paradigms, Scales, and Policy Approaches. The IRI-IPRC Pacific Climate-Fisheries Workshop. IRI Publication IRI-CW/02/1, Published by the International Research Institute for Climate Prediction (IRI). Columbia Earth Institute. Palisades, New York, 10964, USA, Honolulu.
- Bakun, A., et P. Cury. 1999. The "school trap" : a mechanism promoting largeamplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. Ecology Letters 2 :349–351.
- Baumgartner, T. R., A. Soutar, et V. Ferreira-Bartrina. 1992. Reconstruction of the history of pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin, California. CalCOFI Reports 33:24–40.
- Beaugé, L., G. Belloc, M. Boury, J. Cochin, P. Desbrosses, L. Fage, J. L. Gall, L. Lambert, D. Rémy, et J. Schvinte, 1935a. Manuel des Pêches Maritimes françaises -Fascicule I. Rapport Interne 9, Office Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, 3, avenue Octave-Gréard, Paris.
- Beaugé, L., G. Belloc, M. Boury, J. Cochin, P. Desbrosses, L. Fage, J. L. Gall, L. Lambert, D. Rémy, et J. Schvinte, 1935b. Manuel des Pêches Maritimes françaises -Fascicule II. Rapport Interne 10, Office Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, 3, avenue Octave-Gréard, Paris.
- Bellier, E., B. Planque, et P. Petitgas. 2007. Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. Fisheries Oceanography 16:1-15. URL http: //www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2419.2006.00410.x.
- Benedetti-Cecchi, L. 2003. The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. Ecology 84 :2335–2346.
- Berger, L., C. Durand, C. Marchalot, et N. Diner, 2005. MOVIES+ User Manual version 4.3. Rapport Technique DNIS/ESI/DLE/DTI/00-051, IFREMER.
- Berthou, P., F. Daurès, O. Guyader, E. Leblond, C. Merrien, S. Demaneche, et M. Jezequel, 2003. Typologies des flottes de pêche : Méthodes IFREMER-SIH. Direction des ressources vivantes, système d'informations halieutiques. département ressources halieutiques, service d'economie maritime. rapport interne drv/sih/n°4/082003, IFRE-MER.

- Bertrand, A., M. Segura, M. Gutiérrez, et L. Vásquez. 2004a. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles : a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. Fish and Fisheries 5 :296–316.
- Bertrand, S., 2005. Analyse comparée des dynamiques spatiales des poissons et des pécheurs : Mouvements et distributions dans la pêcherie d'anchois (*Engraulis ringens*) du Pérou. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes (France).
- Bertrand, S., E. Diaz, et M. Niquen. 2004b. Interactions between fish and fisher's spatial distribution and behaviour : an empirical study of the anchovy (Engraulis ringens) fishery of Peru. ICES J. Mar. Sci. 61 :1127-1136. URL http://icesjms. oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/61/7/1127.
- Binet, D., 1986. French sardine and herring fisheries : A tentative description of their fluctuations since the eighteenth century. Pages 253–272 In : T. Wyatt et M. G. Larrañeta, (Eds.). Long Term Changes in Marine Fish Populations (Proc. Int. Symp.). Vigo, Spain, 18-21 November 1986.
- Blaxter, J. H. S., et J. R. Hunter. 1982. The Biology of the Clupeoid Fishes. Academic Press, London and New York.
- Bode, A., M. T. Alvarez-Ossorio, P. Carrera, et J. Lorenzo. 2004. Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (Sardina pilchardus) using stable isotopes. Scientia Marina 68 :165–178.
- Borja, A., A. Uriarte, et J. Egaña. 2002. Environmental factors and recruitment of mackerel, *Scomber scombrus* L. 1758, along the north-east Atlantic coasts of Europe. Fisheries Oceanography 11 :116–127.
- Burczynski, J., 1982. Introducción al uso de sistemas sonar para la estimación de la biomasa de peces. Documentos Técnicos de Pesca 191, Revisión 1, FAO, Roma.
- Cabral, H. N., et A. G. Murta. 2002. The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel o Portugal. Journal of Applied Ichthyology 18 :14-23. URL www.blackwell.de/synergy.
- Callaghan, A., et G. J. Holloway. 1999. The relationship between environmental stress and variance. Ecological Applications **9**:456–462.
- Coetzee, J. 2000. Use of a shoal analysis and patch estimation system (SHAPES) to caracterise sardine schools. Aquatic Living Resources 13 :1–10.

- Cole, J., et J. McGlade. 1998. Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. Reviews in Fish Biology and Fisheries 8 :445–471.
- Collete, B. B., et C. E. Nauen. 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fisheries Synopsis, (125).
- Commission OSPAR. 2000. Quality Status Report 2000 : Region IV Bay of Biscay and Iberian Coast. OSPAR Commission, London, U.K.
- Conover, W. J., M. E. Johnson, et M. M. Johnson. 1981. A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. Technometrics 23 :351–361.
- Coombs, S., T. Smyth, D. Conway, N. Halliday, M. Bernal, Y. Stratoudakis, et P. Alvarez. 2006. Spawning season and temperature relationships for sardine (*Sardina pilchardus*) in the eastern North Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the UK 86 :1245–1252.
- Crespi, V., 2001. Fishing technology equipment. Fishing technology series, FAO. URL http://www.fao.org/fi/website/FIRetrieveAction.do?dom= equipment&xml=powerblock.xml.
- Cunningham, J. T. 1895. The migration of the anchovy. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **3**:300–303.
- Cury, P., A. Bakun, R. J. M. Crawford, A. Jarre, R. A. Quinones, L. J. Shannon, et H. M. Verheye. 2000. Small pelagics in upwelling systems : patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. ICES Journal of Marine Science 57 :603-618. URL http://icesjms.oxfordjournals.org/cgi/content/ abstract/57/3/603.
- Diner, N. 2001. Correction on school geometry and density : approach based on acoustic image simulation. Aquatic Living Resources 14 :211–222.
- Diner, N., C. Marchalot, et L. Berger, 2003. Echo-Integration by shoal using MOVIES+ software. Document Technique DITI/DSI/DTI/98-243, IFREMER.
- Désaunay, Y., D. Guérault, O. le Pape, et J.-C. Poulard. 2006. Changes in ocurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nuersery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. Scientia Marina 70 :193–200.

- FAO. 2003. The ecosystem approach to marine capture fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries Management and Ecology page 112 pp.
- Fischer-Piette, E. 1955. Répartition le long des côtes septentrionales de l'Espagne des principales espèces peuplant les rochers intercotidaux. Ann. Inst. Ocean. **31**:37–124.
- Foote, K. G. 1983. Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. Journal of the Acoustical Society of America **73** :1932–1940.
- Friendly, M., 1992. Mosaic displays for loglinear models. Pages 61–68 In : ASA, Proceedings of the Statistical Graphics Section, volume 5, 6. Alexandria, VA.
- Friendly, M., 1998. Extending Mosaic Displays : Marginal, Partial, and Conditional Views of Categorical Data. Page 24 p In : Data Visualization in Statistics. Drew University.
- Froese, R., et D. Pauly, (Eds.). 2004. 'FishBase'. Disponible en http://www.fishbase.org.
- Fréon, P., 1991. Variations saisonnières et interannuelles de la prise moyenne par calée dans la pêcheries sardinière dakaroise et possibilité d'utilisation comme indice d'abondance. Pages 259–268 In : P. Cury et C. Roy, (Eds.). Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. Editions de l'ORSTOM.
- Fréon, P., F. Gerlotto, et M. Soria. 1996. Diel variability of school structure with special reference to transition periods. ICES Journal of Marine Science **53**:459–464.
- Fréon, P., et O. A. Misund. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour : effects on fisheries and stock assessment. Oxford : Fishing News.
- Fréon, P., M. Soria, C. Mullon, et F. Gerlotto. 1993. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. Aquatic Living Resources 6 :221–234.
- Gerlotto, F. 1993. Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. Aquatic Living Resources 6 :243–254.
- Gerlotto, F., S. Bertrand, N. Bez, et M. Gutierrez. 2006. Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar : a way to transmit information in response to predation. ICES Journal of Marine Science **63** :1405–1417.
- Gerlotto, F., J. Castillo, A. Saavedra, M. A. Barbieri, M. Espejo, et P. Cotel. 2004. Three-dimensional structure and avoidance behaviour of anchovy and common sardine schools in central southern Chile. ICES Journal of Marine Science 61 :1120– 1126.

- Gulland, J. 1983. El porque de la evaluación de poblaciones. FAO, Circulares de pesca No 759 page 20 p.
- Haralabous, J., et S. Georgakarakos. 1996. Artificial neural networks as a tool for species identification of fish schools. ICES Journal of Marine Science 53 :173–180.
- Hart, P. J. B., et J. D. Reynolds, 2002. Banishing Ignorance : underpinning fisheries with basic biology. Pages 1–11 *In* : P. J. B. Hart et J. D. Reynolds, (Eds.). Handbook of fish biology and fisheries, volume 1 : Fish Biology. Blackwell Publishing.
- Hartigan, J. A., et B. Kleiner, 1981. Mosaics for contingency tables. Pages 268–273 In : W. F. Eddy, (Ed.). Computer Science and Statistics : Proceedings of the 3th Symposium on the Interface. Springer-Verlag, New York.
- Hilborn, R., et C. J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Chapman and Hall, New York.
- Horne, J. K. 2000. Acoustic approaches to remote species identification : a review. Fisheries Oceanography **9** :356–371.
- Hunter, J. R., et J. Alheit, (Eds.), 1995. International GLOBEC Small Pelagic Fishes and Climate Change program. Report of the First Planning Meeting. Globec Report No. 8, La Paz, Mexico.
- Hutchings, J. A. 1996. Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53** :943 – 962.
- ICES, 2004. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management and Advisory Committee on Ecosystems. Ices advice. volume 1, number 2. 1544 pp, International Council for the Exploration of the Sea.
- ICES, 2006. Report of the Working Group on Acoustics and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES areas VIII and IX. Rapport technique, International Council for the Exploration of the Sea, Vigo, Spain.
- IFREMER, 1999. Manuel Utilisateur Statistiques de Pêche, version 2.0. RH Lorient, DITI/IDT/ISI Nantes. 57 p.
- Jackson, E. J. 2003. A user guide to principal components. Wiley Series in Probability and Statistics, Wiley-Interscience.

- James, A. G. 1988. Are clupeid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. South African Journal of Marine Sciences 7 :161–177.
- Jégou, A.-M., F. Dumas, et P. Lazure, 2001. Modelling the Adour plume with a 3D hydrodynamic model. Pages 49–54 *In* : J. d'Elbée et P.Prouzet, (Eds.). Actes du VII^e Colloque Internationale d'Océanographie du golfe de Gascogne, volume 31. Editions IFREMER.
- Jégou, A.-M., et P. Lazure, 1995. Quelques aspects de la circulation sur le plateau Atlantique. Pages 96–106 In : Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya.
- Johannesson, K. A., et G. F. Losse. 1977. Methodology of acoustic estimations of fish abundance in some UNDP/FAO resource survey projects. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 170 :296–318.
- JPOTS. 1981. The Practical Salinity Scale 1978 and the international equation of state of seawater 1980. The Joint Panel on Oceanographic Tables and Standards, UNESCO, Paris.
- Jumars, P. A. 1993. Concepts in biological oceanography. An interdisciplinary primer. Oxford University Press, New York.
- Junquera, S. 1986. Pêche de l'anchois (*Engraulis encrasicholus*) dans le golfe de Gascogne et sur le littoral Atlantique de Galice depuis 1920. Variations quantitatives. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 48 :133–142.
- Klyashtorin, L. B. 1998. Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. Fisheries Research 37 :115–125.
- Klyashtorin, L. B., 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches : the possibility of forecasting. Rapport technique, FAO, Rome.
- Koutsikopoulos, C., P. Beillois, C. Leroy, et F. Taillefer. 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. Oceanologica Acta 21 :335-344. URL http://www.ingentaconnect.com/content/els/ 03991784/1998/00000021/0000002/art80020.
- Koutsikopoulos, C., et B. Le Cann. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. Scientia Marina **60** :9–19.

- Krzanowski, W. J., et F. H. C. Marriot. 1994. Multivariate Analysis. Part I. Distributions, ordination and inference. Kendall's Library of Statistics I, Edward Arnold, London.
- Lasker, R. E., (Ed.). 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish : application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA Technical Report NMFS.
- Laurent, V., M. Voisin, et S. Planes. 2006. Genetic Clines in the Bay of Biscay Provide Estimates of Migration for Sardina pilchardus. Journal of Heredity 97 :81-88. URL http://jhered.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/97/1/81.
- Lazure, P., et A.-M. Jégou. 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. Oceanologica Acta **21** :165–177.
- Le Cann, B., 1982. Evolution annuelle de la structure hydrologique du plateau continental au sud de la Bretagne : Modélisation numérique. Thèse 3e cycle en océanographie physique, Université de Bretagne Occidentale (France).
- Le Cann, B., et R. Pingree, 1995. Circulation dans le golfe de Gascogne : une revue de travaux recentes. Pages 217–234 *In* : O. Cendrero et I. Olaso, (Eds.). Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Viscaya.
- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- Lluch-Belda, D., R. J. M. Crawford, T. Kawasaki, A. D. MacCall, R. H. Parrish, R. A. Schwartzlose, et P. E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks : The regime problem. South African Journal of Marine Science 8 :195–205.
- Lluch-Belda, D., R. A. Schwartzlose, R. Serra, R. H. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock, et R. J. M. Crawford. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the World oceans : A workshop report. Fisheries Oceanography 1 :339–347.
- MacCall, A. D. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. University of Washington Press, Seattle.
- MacLennan, D. N. 1990. Acoustical measurement of fish abundance. The Journal of the Acoustical Society of America 87 :1-15. URL http://link.aip.org/link/ ?JAS/87/1/1.

- MacLennan, D. N., P. G. Fernandes, et J. Dalen. 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. ICES Journal of Marine Science **59**:365–369.
- MacLennan, D. N., F. Gerlotto, et J. Massé. 2003. Acoustics in fisheries and Aquatic Ecology. Part 1. Introduction. ICES Journal of Marine Science 60 :435–436.
- MacLennan, D. N., et D. V. Holliday. 1996. Fisheries and plankton acoustics : past, present, and future. ICES Journal of Marine Science 53 :513–516.
- Maes, J., et F. Ollevier. 2002. Size structure and feeding dynamics in estuarine clupeoid fish schools : field evidence for the school trap hypothesis. Aquatic Living Ressources 15 :211–216.
- Magnusson, W. E., et G. Mourão. 2004. Statistics without Math. Editora Planta in association with Sinauer Associates Inc.
- Mais, K. F. 1974. Pelagic fish surveys in the California Current. California Department of Fish and Game, Fish Bulletin (162) pages 1–79.
- Massé, J., 1988. Utilisation de l'écho-intégration en recherche halieutique. (Analyse de 5 campagnes effectuées dans le Golfe de Gascogne de 1983 à 1987. Rapport technique, IFREMER. Direction des Ressources Vivantes.
- Massé, J. 1996. Acoustic observations in the bay of Biscay : Schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. Scientia Marina **60** :227–234.
- Massé, J., C. Koutsikopoulos, et W. Patty. 1996. The structure and spatial distribution of pelagic fish schools in multispecies clusters : an acoustic study. ICES Journal of Marine Science 53 :155–160.
- Massé, J., C. Leroy, D. Halgand, et P. Beillois, 1994. Anchovy (*Engraulis encrasicholus, L.*) adult and egg distribution in the Bay of Biscay, in relation to environmental conditions, as observed during acoustic surveys (1990, 1991, 1992). Page 5 p. *In :* Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya. Santander, España.
- Massé, J., et C. Rouxel. 1991. Improvement in acoustic assessments by discrimination of pelagic shoals with Ines/Movies system. ICES CM **1991/B** :26 :8 p.
- Matheron, G., 1971. The theory of regionalised variables and their applications. Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique, Fascicule 5. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, Paris. 212 pp.

- Motos, L., A. Uriarte, P. Prouzet, M. Santos, P. Alvarez, et Y. Sagarminaga, 2005. Assessing the Bay of Biscay anchovy population by DEPM : a review 1989–2001. Pages 88–90 In : L. Castro, P. Fréon, C. van der Lingen, et A. Uriarte, (Eds.). Report of the SPACC Meeting on Small Pelagic Fish Spawning Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). GLOBEC Report No. 20.
- Motos, L., A. Uriarte, et V. Valencia. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). Scientia Marina 60 :117–140.
- Muiño, R., P. Carrera, et M. Iglesias. 2003a. The characterization of sardine (Sardina pilchardus Walbaum) schools off the Spanish-Atlantic coast. ICES Journal of Marine Science 60 :1361–1372.
- Muiño, R., P. Carrera, P. Petitgas, D. J. Beare, S. Georgakarakos, J. Haralambous, M. Iglesias, B. Liorzou, J. Massé, et D. Reid. 2003b. Consistency in the correlation of school parameters across years and stocks. ICES Journal of Marine Science 60 :164– 175.
- Neff, N., et L. Marcus. 1980. A Survey of Multivariate Methods for Systematics. printed at the American Museum of Natural History, New York.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, et R. B. O'Hara, 2007. vegan : Community Ecology Package. URL http://cran.r-project.org/.
- Orlóci, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. Journal of Ecology 55 :193–205.
- Parrish, R. H., R. Serra, et W. S. Grant. 1989. The monotypic sardines, Sardina and Sardinops : their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46 :2019–2036.
- Patty, W., J. Massé, et P. Fréon, 1995. Structure and distribution of pelagic schools and their relationships to environmental factors in the bay of Biscay. Page 8 p. In : ICES Symposium on "Fisheries and Plankton Acoustics". Aberdeen, Scotland, UK. 12-16 July 1995.
- Petitgas, P. 2003. A method for the identification and characterization of clusters of schools along the transect lines of fisheries-acoustic surveys. ICES Journal of Marine Science 60 :872–884.
- Petitgas, P., J. Massé, P. Beillois, E. Lebarbier, et A. Le Cann. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries-acoustic surveys based on automated

procedures associating acoustic images and trawl hauls. ICES Journal of Marine Science **60** :437–445.

- Petitgas, P., J. Masse, P. Bourriau, P. Beillois, J.-P. Bergeron, D. Delmas, A. Herbland, N. Koueta, J.-M.Froidefond, et M. Santos. 2006. Hydro-plankton characteristics and their relationship with sardine and anchovy distributions on the French shelf of the Bay of Biscay. Scientia Marina 70 :161–172.
- Pitcher, T. J. 1995. The impact of pelagic fish behaviour on fisheries. Scientia Marina **59**:295–306.
- Pitcher, T. J., 2001. Fish schooling. Pages 975–987 In : J. Steele, S. Thorpe, et K. Turekian, (Eds.). Encyclopedia of Ocean Sciences. Academic Press.
- Pitcher, T. J., et J. K. Parrish, 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. Pages 363–439 In : T. J. Pitcher, (Ed.). Behaviour of teleost fishes. Chapman & Hall, London, UK, 2nd edition.
- Planque, B., P. Beillois, A.-M. Jégou, P. Lazure, P. Petitgas, et I. Puillat. 2003. Largescale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay : the 1990s in the context of interdecadal changes. ICES Marine Science Symposia 219 :61–70.
- Planque, B., E. Bellier, et P. Lazure. 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (Sardina pilchardus) and anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Bay of Biscay. Fisheries Oceanography 16:16-30. URL http://www.blackwell-synergy. com/doi/abs/10.1111/j.1365-2419.2006.00411.x.
- Planque, B., P. Lazure, et A.-M. Jégou. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. Climate Research 28 :41–52.
- Planque, B., P. Lazure, et A.-M. Jégou. 2006. Typology of hydrological structures modelled and observed over the Bay of Biscay shelf. Scientia Marina 70S1 :43–50.
- Plounevez, S., et G. Champalbert. 1999. Feeding Behaviour and Trophic Environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. Estuarine, Coastal and Shelf Science 49 :177-191. URL http://www.sciencedirect.com/science/article/ B6WDV-45GWF1C-1B/2/267bdad0ba7a59253e1e4302b663bfd6.
- Puillat, I., P. Lazure, A. Jégou, L. Lampert, et P. Miller. 2004. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. Continental Shelf Research 24 :1143–1163.

- Puillat, I., P. Lazure, A.-M. Jégou, L. Lampert, et P. Miller. 2006. Mesoscale hydrological variability induced by northwesterly wind on the French continental shelf of the Bay of Biscay. Scientia Marina 70 :15 – 26.
- Quinn, T. J., et R. B. Deriso. 1999. Quantitative Fish Dynamics. Biological Resource Management Series, Oxford Unviversity Press, New York. Oxford.
- R Development Core Team, 2006. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http: //www.R-project.org.
- Rangeley, R. W., et D. L. Kramer. 1998. Density-dependent antipredator tactics and habitat selection in juvenile pollock. Ecology 79 :943–952.
- Reid, D. G., 2000. Report on Echo Trace Classification. ICES Cooperative Research Report 238, ICES, Copenhagen, Denmark.
- Reid, P. C., M. d. F. Borges, et E. Svendsen. 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. Fisheries Research 50 :163–171.
- Rodríguez-Sánchez, R., D. Lluch-Belda, H. Villalobos, et S. Ortega-García. 2002. Dynamic geography of small pelagic fish populations in the California Current System on the regime time scale (1931-1997). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59 :1980–1988.
- Rose, G. A., et D. W. Kulka. 1999. Hyperaggregation of fish and fisheries : how catchper-unit-effort increased as the northern cod (Gadus morhua) declined. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56 :118–127.
- Scalabrin, C., N. Diner, A. Weill, A. Hillion, et M.-C. Mouchot. 1996. Narrowband acoustic identification of monospecific fish shoals. ICES Journal of Marine Science 53 :181–188.
- Scalabrin, C., et J. Massé. 1993. Acoustic detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the Bay of Biscay. Aquatic Living Resources 6 :269– 283.
- Shaw, E. 1978. Schooling Fishes. American Scientist 66 :166-175.
- Simmonds, J., et D. MacLennan. 2005. Fisheries acoustics : theory and practice. 2nd edition. Oxford, Ames, Iowa : Blackwell Science.

- Smith, P. E., 1970. The horizontal dimensions and abundance of fish schools in the upper mixed layer as measured by sonar. Pages 563–600 In : G. B. Farquhar, (Ed.). Proceedings of an international symposium on biological sound scattering in the ocean, volume MC Report 005. Maury Center for Ocean Science. Departament of the Navy, Airlie House Conference Center. Warrenton, Virginia, USA.
- Smith-Vaniz, W., 1986. Carangidae. Pages 815–844 In : P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, et E. Tortonese, (Eds.). Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean, volume 2. UNESCO, Paris.
- Somarakis, S., I. Palomera, A. Garcia, L. Quintanilla, C. Koutsikopoulos, A. Uriarte, et L. Motos. 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. ICES Journal of Marine Science 61 :944–958.
- Soutar, A., et J. D. Isaacs. 1969. History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California. CalCOFI Reports **13** :63–70.
- Sprules, W. G. 1980. Nonmetric multidimensional scaling analyses of temporal variation in the structure of limnetic zooplankton communities. Hydrobiologia 69 :139– 146.
- Squire, J. L. 1978. Northern anchovy school shapes as related to problems in school size estimation. Fishery Bulletin 76 :443–448.
- Stewart, R. H. 2003. Introduction to Physical Oceanography. Open source textbook. Texas A & M University. URL http://oceanworld.tamu.edu/resources/ocng_ textbook/contents.html.
- Stratoudakis, Y., S. Coombs, A. Lago de Lanzós, N. Halliday, G. Costas, B. Caneco, C. Franco, D. Conway, M. B. Santos, A. Silva, et M. Bernal. 2007. Sardine (*Sardina pilchardus*) spawning seasonality in European waters of the northeast Atlantic. Marine Biology 152:201–212. URL http://dx.doi.org/10.1007/ s00227-007-0674-4.
- Swartzman, G. 1991. Fish school formation and maintenance : a random encounter model. Ecological Modelling 56 :63–80.
- Uriarte, A., P. Prouzet, et B. Villamor. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. Scientia Marina **60** :237–255.
- Venables, W. N., et B. D. Ripley. 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth edition. Springer, New York. URL http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4.

- Vincent, A., et G. Kurc. 1969. Hydrologie, variations saisonières de la situation thérmique du golfe de Gascogne en 1967. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 33 :79–76.
- Weill, A., C. Scalabrin, et N. Diner. 1993. Movies-B : an acoustic detection description software. Application to shoal species' classification. Aquatic Living Resources 6 :255–267.
- Whitehead, P. J. P. 1985. FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part I- Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fisheries Synopsis 7 Pt. 1 :303 pp.
- Whitehead, P. J. P., G. J. Nelson, et T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings.Part 2. Engraulididae. FAO Fisheries Synopsis, (125).
- Woodruff, S. D., S. J. Lubker, K. Wolter, S. J. Worley, et J. D. Elms, 1993. Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) Release 1a : 1980-1992. Earth System Monitor - NOAA, 4.

Liste des figures

1	Aires principales du plateau continental (gauche) et circulation schéma- tique du Golfe de Gascogne (droite). Source : OSPAR (2000), d'après Koutsikopoulos et Le Cann (1996). Voir le texte pour l'explication de la numérotation.	7
2	Rythme saisonnier des apports journaliers de la Loire et la Gironde moyennés sur la période 1959–1990. D'après Koutsikopoulos et Le Cann (1996)	8
3	Tendances des captures de sardine à partir d'information qualitative (a) et débarquements entre 1865 et 1984 (b). D'après Binet, 1986	14
4	Secteurs du littoral Cantabrique et de la côte Atlantique de la Galice définis par Junquera (1986). L'embouchure de La Bidassoa et le site de Estaca de Bares, indiqués dans la figure, représentent les limites Est et Ouest de la Mer Cantabrique. La position approximative des ports de pêche s'indiquent par des cercles remplis (D'après Junquera, 1986)	15
5	Séries reconstruites des débarquements d'anchois dans trois secteurs du littoral cantabrique (est : A, centre : B et ouest : C) et dans le littoral Atlantique de la Galice : D (a), et représentation schématique des chan- gements des zones de pêche d'anchois (b). Re-dessiné d'après Junquera, 1986.	17
6	Divisions statistiques de pêche du CIEM.	18
7	Captures internationales annuelles des principales espèces de petits pé- lagiques dans la sous-zone VIII du CIEM. Source des données : base de données des captures du CIEM 1973–2005.	19
8	Captures internationales annuelles par division pour la sardine, l'an- chois, le chinchard et le maquereau dans la sous-zone statistique VIII du CIEM. Source des données : base de données des captures du CIEM	
	1973–2005	19

9	Division du golfe de Gascogne en rectangles statistiques $(1^{\circ} \times 0.5^{\circ})$. Les rectangles numérotés correspondent à la zone choisie pour l'analyse de la distribution spatiale de la capture et de l'effort.	25
10	Capture annuelle par espèce et nombre de navires par engin de pêche exploitant annuellement ces espèces. Les captures ont été réalisées dans l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM et ont été débarquées en France au cours de la période de 1983–2003	27
11	Captures annuelles (tonnes) par engin de pêche des espèces sélection- nées. Valeurs de l'ensemble de la sous-zone VIII du CIEM débarquées en France dans la période de 1983–2003.	28
12	Diagramme du nombre de bateaux opérant dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans cette figure, deux divisions CIEM et trois types d'en- gins de pêche sont représentés. Les panneaux situées en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du golfe. Le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs est représenté dans les panneaux de la colonne de gauche, le nombre de senneurs dans la colonne centrale et les chalutiers simples dans la colonne de droite	29
13	Diagrammes des captures mensuelles centrées-réduites de petits pois- sons pélagiques dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans chaque figure, deux divisions CIEM et trois types d'engins de pêche sont repré- sentés. Les panneaux situés en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du Golfe. Les captures des chalutiers pélagiques en bœufs sont représen- tées dans les panneaux de la colonne de gauche, les captures des senneurs dans la colonne centrale et les captures des chalutiers pélagiques simples dans la colonne de droite.	31
13	Diagrammes des captures mensuelles centrées-réduites de petits pois- sons pélagiques dans le golfe de Gascogne (1985–2003). Dans chaque figure, deux divisions CIEM et trois types d'engins de pêche sont repré- sentés. Les panneaux situés en haut et en bas de la figure représentent respectivement les secteurs Nord (division VIIIa) et Sud (division VIIIb) du Golfe. Les captures des chalutiers pélagiques en bœufs sont représen- tées dans les panneaux de la colonne de gauche, les captures des senneurs dans la colonne centrale et les captures des chalutiers pélagiques simples dans la colonne de droite (suite).	32

1	5	9
---	---	---

14	Captures mensuelles (tonnes) par espèce des trois types d'engins de pêche confondus dans la division VIIIb du CIEM, au cours de la période 1985–2003. De haut en bas : anchois, sardine, chinchard et maquereau	33
15	Nombre de bateaux par an dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne (latitudes en ordonnées et longitudes en abscisses). Le nombre de chalutiers pélagiques en bœufs est représenté en gris, le nombre de senneurs en violet et le nombre de chalutiers pélagiques simples en noir.	35
16	Évolution annuelle des captures (tonnes) des chalutiers pélagiques en bœufs dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les captures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont représentées respectivement en vert, jaune, bleu et rouge	36
16	Évolution annuelle des captures (tonnes) des chalutiers pélagiques simples dans les rectangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les cap- tures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont repré- sentées respectivement en vert, jaune, bleu et rouge (suite)	37
16	Évolution annuelle des captures (tonnes) des senneurs dans les rec- tangles statistiques du Sud du golfe de Gascogne. Les captures d'anchois, de chinchard, de sardine et de maquereau sont représentées respective- ment en vert, jaune, bleu et rouge (suite)	38
17	 Carte de synthèse de la distribution géographique des paysages hydrologiques printaniers du golfe de Gascogne. Dans chaque site, le groupe le plus fréquent de la période 1990–2003 a été retenu. 1. Haut estuaire; 2. Bas estuaire; 3. Côtier; 4. Panache; 5. Côtier proche; 6. Plateau central; 7. Plateau large; 8. Plateau Nord-Ouest	43
18	Séries temporelles par groupe hydrologique de la salinité de surface (SS sans unités), de la température au fond (TF en °C), de la profondeur de la couche de mélange (PCM en m) et du déficit d'énergie potentielle (DEP en J). Le temps, en abscisses, est exprimé en jours. Voir légende Figure 17 pour dénomination des paysages hydrologiques	44
19	Cartes de stabilité interannuelle des paysages hydrologiques. L'échelle de couleur représente le nombre d'années où chaque site a été attribué à un groupe donné.	46

20	Campagnes acoustiques printanières d'évaluation de petits poissons pé- lagiques dans le golfe de Gascogne réalisées par l'IFREMER pendant la période 1983–2004. Les traits sur le plateau représentent les radiales prospectées. La bathymétrie du golfe est représente par de polygones à partir de l'isobathe de 200 m.	56
21	Variabilité annuelle des descripteurs de bancs par espèce. La colonne de gauche contient les graphiques en boites à moustaches, et la colonne de droite les coefficients de variation (c.v.) correspondants. De haut en bas : aire de bancs (<i>airebanc</i>), indice moyen de réverbération de volume (S_v) et altitude minimale des bancs (<i>amin</i>)	61
22	Exemples d'images issues de la classification empirique des énergies acoustiques en types de déviation. D1 : Échotraces diffus près du fond ; D2 : Bancs pélagiques; D3 : Détections en forme de nuage profond à la rupture de pente; D4 : Petits bancs en surface; D5 : Gros bancs denses et mobiles; D6 : Mélange d'échotraces diffus (D1) et bancs pélagiques (D2)	68
23	Séries annuelles de l'intensité d'échantillonnage par rectangle statis- tique. La hauteur de chaque bâton représente le rapport entre le nombre d'ESDUs échantillonnés dans le rectangle pendant une campagne et le nombre total d'ESDUs échantillonnés dans le rectangle pour l'ensemble des campagnes	70
24	Séries annuelles du s_A moyen par ESDU des différents types de déviation par rectangle statistique. D1 en jaune; D2 en bleu; D3 en rose; D4 en bleu clair; D5 en orange; D6 en noir. Voir le texte pour l'explication des types de déviation	71
25	Arbre de classification des captures des chalutages d'identification en groupes d'espèces (GE). Coefficient de classification $= 0.99 \dots \dots$	83
26	Graphes en boites à moustaches de la proportion des espèces dans les chalutages d'identification par groupe d'espèces (GE). Anchois (an); chinchard (ch); maquereau (ma); sardine (sa); sprat (sp) et espèces diverses (div)	84
27	Effectifs des groupes d'espèces par années. Groupe chinchard (GE-1); groupe anchois (GE-2); groupe sardine (GE-3); groupe maquereau (GE-4); groupe sprat (GE-5)	84

28	Localisation géographique des groupes d'espèces (GE) dans le golfe de Gascogne, toutes années confondues. Groupe chinchard (GE-1) en jaune, groupe anchois (GE-2) en vert, groupe sardine (GE-3) en bleu, groupe maquereau (GE-4) en rouge et groupe sprat (GE-5) en noir. Les lignes en pointillé correspondent aux isobathes de 50, 100 et 200 m	86
29	Arbre de classification des images acoustiques. Coefficient de classification = 0.93	87
30	Graphes en boites à moustaches de la proportion du nombre des bancs par groupe d'images (GI) dans les trois catégories définies par les quan- tiles de 33 et 66%. De haut en bas : longueur du banc (<i>lbanc</i>); aire du banc (<i>airebanc</i>); circularité du banc (<i>circ</i>); indice de réflexion multiple du banc (<i>sag</i>); coefficient de variation des amplitudes à l'intérieur du banc (<i>cv</i>); altitude minimale du banc (<i>amin</i>)	90
30	Graphes en boites à moustaches des variables de contexte par groupe d'images (GI). Indice de réverbération par mille nautique carré total (sat) ; rapport du s_A des bancs sur le s_A total $(sabt)$; rapport du s_A des petits bancs sur le s_A de tous les bancs $(sapg)$; aire totale des bancs sur l'aire de l'image $(ab.aireimg)$; nombre de bancs par mille nautique (ntb.nm).	91
31	Effectifs des groupes d'images acoustiques par année	91
32	Localisation géographique des groupes d'images acoustiques (GI) dans le golfe de Gascogne. Les lignes en pointillé correspondent aux isobathes de 50, 100 et 200 m. Voir pages 87–89 pour la définition des GI	93
33	Variogramme D^2 total calculé pour toutes les années confondues (cercles vides) et variogramme D^2 moyen des variogrammes annuels (cercles pleins) des images acoustiques. Le pallier, représenté par le trait en pointillé, est égale au nombre de variables du vecteur caractérisant les images acoustiques.	94
34	Composition de chaque groupe d'espèces en groupes d'images acous- tiques par année (nombre d'images en ordonnée)	96
35	Composition de chaque groupe d'images acoustiques en groupes d'es- pèces par année (nombre d'images en ordonnée).	97

36	Cartes de la distribution géographique annuelle des paysages hydrolo-
	giques (ZH) avec les groupes d'images acoustiques (GI) superposés. Les
	numéros dans chaque carte correspondent aux GI, à l'exception des ceux
	à l'intérieur de cercles dans la carte de 1998 qui représentent les groupes
	hydrologiques : 3. Côtier ; 4. Panache ; 5. Côtier proche ; 6. Plateau cen-
	tral; 7. Plateau large; 8. Plateau Nord-Ouest
37	Graphiques en mosaïque reliant les années (AN), les groupes d'images
	(GI), les groupes d'espèces (GE) et les zones hydrologiques (ZH). Chaque
	mosaïque exprime la relation entre la paire de variables indiquée. Les
	cellules colorées en bleu dénotent une corrélation positive entre les va-
	riables et les cellules colorées en rouge dénotent une corrélation négative. 111
38	Analyse factorielle de correspondance entre les variables : Année, Zone
	Hydrologique et Groupe d'Images acoustiques. Les pourcentages cumu-
	lés de la variance expliquée sont notés dans l'axe correspondant. Les
	ellipses ont été dessinées à la main
39	Évolution annuelle du nombre de bateaux par rectangle statistique. Bi-
	mestre mars-avril
40	Évolution annuelle du nombre de bateaux par rectangle statistique. Bi-
	mestre juin-juillet
41	Évolution annuelle de la capture par navire par rectangle statistique.
	Bimestre mars-avril. Anchois en vert, chinchard en jaune, sardine en
	bleu et maquereau en rouge
42	Évolution annuelle de la capture par navire par rectangle statistique.
	Bimestre juin-juillet. Anchois en vert, chinchard en jaune, sardine en
	bleu et maquereau en rouge
43	Composition annuelle en groupes d'images et captures par bateau par es-
	pèce en mars–avril et juin–juillet dans les secteurs « large Rochebonne »
	et « Gironde ». L'évolution du nombre de navires est montrée par les
	lignes superposées aux captures
44	Positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) des captures
	des professionnels (anchois (an), chinchard (ch), maquereau (ma) et sar-
	dine (sa)) et ses corrélations avec les GI dans deux secteurs du golfe de
	Gascogne et deux périodes bimestrielles. Les chiffres des vecteurs cor-
	respondent aux groupes d'images

Liste des tableaux

1	Série des campagnes analysées et matériel acoustique disponible	57
2	Sommaire des moyennes (moy.), écarts type (e.t.) et coefficients de va-	
	riation (c.v.) de l'aire (<i>airebanc</i>), de l'indice moyen de réverbération de	
	volume (S_v) et de l'altitude minimale des bancs $(amin)$ par espèce aux	
	cours des années.	62
3	Tests de Fligner-Killeen d'homogénéité des variances annuelles par espèce.	63
4	Tests de Kruskal-Wallis des rangs moyens annuels par espèce	64
5	Seuils d'écho-intégration utilisés. Lors des passages très chargés en planc-	
	ton, les valeurs du seuil minimum d'EIB et de la densité minimale ont	
	été augmentées en 3 dB	76
6	Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre l'année et le	
	groupe d'espèces (GE). Les valeurs des écarts de Freeman-Tukey (FT)	
	supérieures au critère d'acceptation (1.66) sont en rouge, tandis que les	
	cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*)	85
7	Valeurs moyennes par groupe d'images des proportions du nombre des	
	bancs dans chacune des trois catégories définies par les quantiles 33%	
	et 66% des descripteurs des bancs et valeurs moyennes des variables de	
	contexte. $lbanc$: longueur du banc; $airebanc$: aire du banc; $circu$:	
	circularité du banc ; sag : facteur de rétro diffusion agrégée ; cv : coeffi	
	cient de variation des énergies acoustiques à l'intérieur du banc ; $amin$:	
	altitude minimale du banc; $sat: s_A$ total dans l'image; $sabt:$ ratio s_A	
	des bancs sur s_A total; $sapg$: proportion de s_A des petits bancs sur le	
	s_A de tous les bancs; $ab.aireimg$: ratio de l'aire des bancs sur l'aire de	
	l'image; $ntb.nm$: nombre des bancs par mille nautique	88
8	Résultat du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre l'année et le groupe	
	d'images (GI). Les valeurs de FT supérieures au critère d'acceptation	
	(1.69) sont en rouge, tandis que les cellules où ${\cal E}$ est supérieur à 5 sont	
	marquées avec un astérisque (*).	92

Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre les groupes d'images	
(GI) et les groupes d'espèces (GE). Les valeurs des FT supérieures au	
critère d'acceptation (1.60) sont en rouge, tandis que les cellules où ${\cal E}$	
est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*)	95
Inertie interannuelle des GI au sein des GE (colonnes 1-3), et des GE	
au sein des GI (colonnes 4-6).	98
Résultats des tests d'indépendance entre paires de variables factorielles.	
Khi-carré de Pearson avec valeur de P issue de simulations (5000 réali-	
sations). Nombre d'observations totales : 229	107
Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre l'année et la	
zone hydrologique (ZH). Les valeurs des écarts de Freeman-Tukey (FT)	
supérieures au critère d'acceptation (1.69) sont en rouge, tandis que les	
cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*). $\ .$.	108
Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre le GE et la zone	
hydrologique (ZH). Les valeurs des FT supérieures au critère d'accep-	
tation (1.60) sont en rouge, tandis que les cellules où ${\cal E}$ est supérieur à	
5 sont marquées avec un astérisque (*). \ldots \ldots \ldots \ldots	109
Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre le GI et la zone	
hydrologique (ZH). Les valeurs des FT supérieures au critère d'accep-	
tation (1.63) sont en rouge, tandis que les cellules où ${\cal E}$ est supérieur à	
5 sont marquées avec un astérisque (*).	110
Relations de préférence et d'évitement entre les variables factorielles	
représentées Figure 37. Les associations marquées avec un astérisque	
(*) représentent les cellules où $E > 5$	112
	Résultats du test du χ^2 sur la différence $O-E$ entre les groupes d'images (GI) et les groupes d'espèces (GE). Les valeurs des FT supérieures au critère d'acceptation (1.60) sont en rouge, tandis que les cellules où E est supérieur à 5 sont marquées avec un astérisque (*) Inertie interannuelle des GI au sein des GE (colonnes 1-3), et des GE au sein des GI (colonnes 4-6)