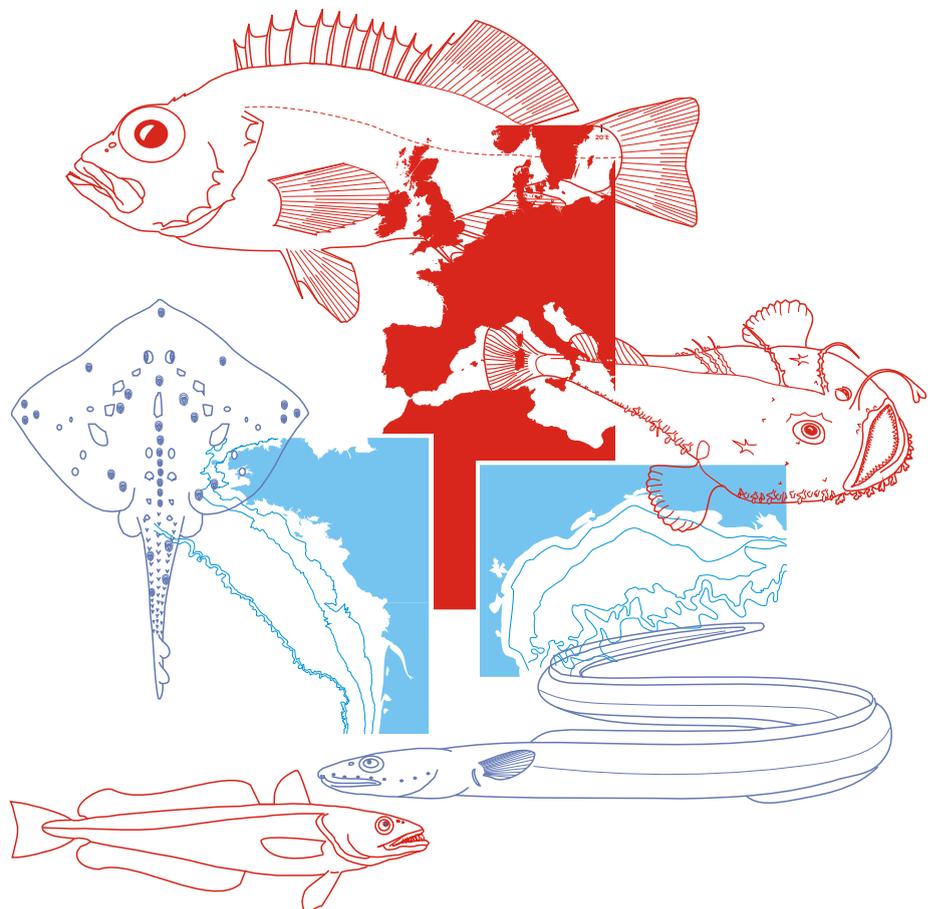


EFFETS DE L'EXPLOITATION PAR LA PECHE SUR LA DYNAMIQUE DE DIVERSITE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS DEMERSAUX

ANALYSE COMPAREE DU ROLE DES INTERACTIONS ENTRE ESPECES
DANS LE GOLFE DE GASCOGNE ET DANS LE GOLFE DU LION



Résumé :

Ce mémoire aborde le problème de l'impact de l'exploitation par la pêche sur la dynamique de diversité des peuplements de poissons démersaux. Les effets de la pêche sur le rôle des interactions biotiques entre espèces dans la dynamique des peuplements sont plus particulièrement analysés à l'aide de descripteurs multispécifiques. Les descripteurs utilisés sont les indices de diversité, la variabilité temporelle de la biomasse totale et de la pente multispécifique du spectre de poids et la pente des droites d'accumulation d'espèces mesurant la ségrégation spatiale. Les valeurs de ces indices sont calculées à partir des données de campagnes annuelles de chalutage de fond EVHOE, CHALIST et MEDITS, menées par l'IFREMER depuis 1983 pour l'évaluation des ressources halieutiques dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion. Les différences de caractéristiques de dynamique entre les deux peuplements révélées par ces descripteurs sont mises en relation avec un indice d'exploitation (valeur moyenne des débarquements annuels, divisée par la surface du plateau de la région concernée). D'autres régions ont été intégrées dans cette analyse lorsque les valeurs des indicateurs étaient disponibles dans la littérature (Mer du Nord, plateau de Nouvelle-Ecosse, Kenya et Guyane Française). Les indices de diversité utilisés permettent de mettre en évidence que le peuplement du golfe du Lion est plus diversifié et moins soumis à perturbations que celui du golfe de Gascogne. Ces caractéristiques semblent dues à l'histoire biogéographique de ces deux régions et non à un effet de la pêche. La variabilité de la biomasse totale et celle de la pente du spectre multispécifique augmentent depuis les régions les moins exploitées vers les plus exploitées. A l'inverse, la ségrégation spatiale diminue. En théorie, les interactions entre espèces diminuent la variabilité temporelle de la biomasse totale et de la pente du spectre multispécifique, à cause de compensations entre espèces, et augmentent la ségrégation spatiale par exclusion compétitive. L'interprétation donnée des résultats obtenus est ainsi une altération des interactions entre les espèces par l'exploitation. En prélevant de la biomasse, l'exploitation augmente la disponibilité des ressources pour les individus non pêchés. En conséquence, l'exclusion compétitive diminue et la coexistence locale des individus est facilitée. A long terme, la diversité est donc menacée, non seulement par raréfaction des espèces prélevées par l'exploitation mais aussi parce que les interactions sont altérées et que le maintien de la diversité en dépend pour partie.

Abstract :

This work deals with the fishing effects on the diversity dynamics of demersal fish communities, focusing on the biotic interactions. Multispecies indices are used in order to characterize the demersal fish community dynamics of the Bay of Biscay and of the Gulf of Lions. These are the diversity indices, the temporal variability of the total biomass and of the slope of the number size spectra and the slope of the species-area curves (spatial segregation). The yearly bottom trawl surveys EVHOE, CHALIST and MEDITS, carried out in these two areas since 1983 by IFREMER for the stocks assessment provide the data. The differences between areas are related to a fishing index (mean value of the annual landings of demersal fish per surface area). Other areas are included in the analysis when the index values are available from the published literature (North Sea, Scotian Shelf, Kenya, French Guyana). It is argued from the diversity indices analysis that the Gulf of Lions community is more diverse and less disturbed than the Bay of Biscay one. This result is not consistent with a fishing effect but with biogeography. The total biomass variability and the slope variability of size spectra are higher in the most harvested areas than in the least ones. On the contrary, the species-area slope is the lowest in the most harvested areas. Theoretically, biotic interactions decrease the total biomass variability and the spectra slope variability because of compensations and increase the species area slope because of competitive exclusion. It is concluded that harvesting alters biotic interactions and favour local coexistence by decreasing competitive exclusion. The species diversity maintenance depends on competitive exclusion. Hence, biodiversity is threatened not only by a direct fishing effect but also by a dynamics alteration.

Mots-clés :

biodiversité, dynamique des peuplements, poissons démersaux, impact de la pêche, golfe de Gascogne, golfe du Lion, interactions biotiques, variabilité de la biomasse, spectre de taille multispécifique, ségrégation spatiale

Keywords :

biodiversity, community dynamics, demersal fishes, fishing effects, Bay of Biscay, Gulf of Lions, biotic interactions, biomass variability, multispecies size spectra, spatial segregation

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité : **OCEANOLOGIE BIOLOGIQUE**

présentée par

Fabian BLANCHARD

**Effets de l'exploitation par la pêche sur la
dynamique de diversité des peuplements de poissons
démersaux**

**Analyse comparée du rôle des interactions entre espèces dans le golfe de
Gascogne et dans le golfe du Lion**

Préparée au Département Ressources Halieutiques de l'IFREMER

Soutenue le 14 septembre 2000 devant la commission d'examen composée de :

M. L. ANTOINE Examineur, IFREMER
M. J. BOUCHER Directeur de thèse, IFREMER
M. G. BOUCHER Rapporteur, CNRS/INSU
M. J. CLAVIER Examineur, IUEM
M. P. CURY Rapporteur, IRD
M. T. DO CHI Co-directeur, Université Montpellier II
M. M. GLEMAREC Examineur, IUEM

RESUME GRAND-PUBLIC

Introduction

Depuis la signature de la convention sur la diversité biologique (CDB) par 159 gouvernements et par l'Union Européenne suite à la conférence des Nations Unies en juin 1992, à Rio de Janeiro, la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses composantes et le partage juste et équitable de ses bénéfices sont devenus des objectifs à atteindre par les Etats. Face à l'exploitation des écosystèmes, la diversité spécifique et les processus qui assurent son maintien doivent donc être pris en compte dans les modes de gestion de l'environnement.

Dans une optique de gestion durable des écosystèmes halieutiques, l'intégrité de leurs propriétés doit être préservée ou restaurée s'il existe des altérations. Les caractéristiques de ces propriétés dépendent de la dynamique des peuplements, soit les processus écologiques de régulation, qu'il est donc nécessaire de connaître ainsi que ses éventuelles modifications sous la pression d'exploitation (Figure I).

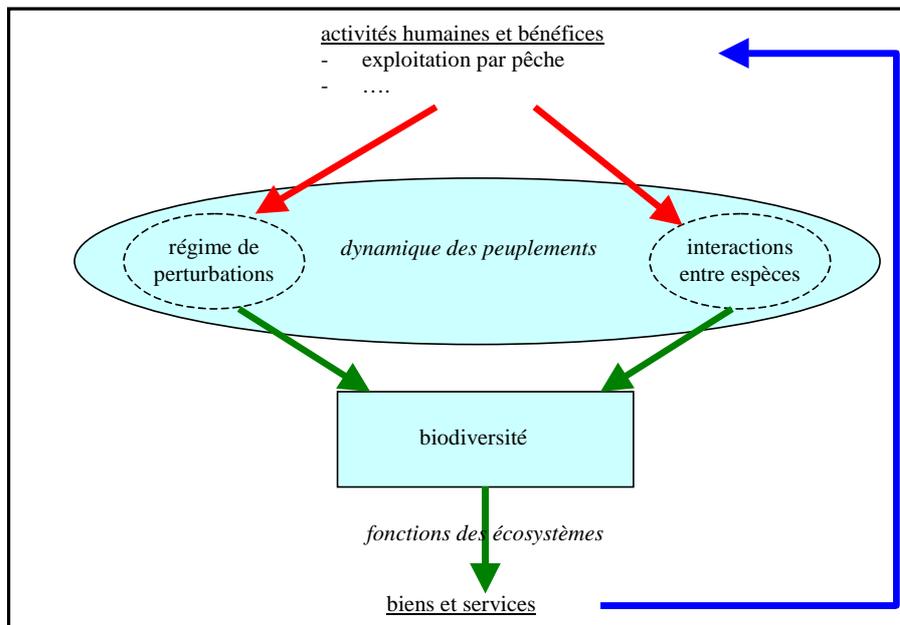


Figure I.- Mécanismes par lesquels l'activité humaine, dont l'exploitation par la pêche, modifie la capacité des écosystèmes à produire des biens et services et les bénéfices qui en sont tirés. L'exploitation modifie la dynamique des peuplements (flèches rouges). La dynamique des peuplements assure le maintien de la biodiversité qui assure des fonctions conduisant aux biens et services (flèches vertes). Les sociétés humaines tirent profit de ces biens et services (flèche bleue).

L'importance du régime de perturbations comme processus de régulation des populations marines est connue. Dans ce travail, les interactions biotiques entre espèces sont aussi identifiées comme un processus de régulation important à l'échelle des peuplements.

Matériels et méthodes

Les effets de la pêche sur le rôle des interactions biotiques entre espèces dans la dynamique des peuplements sont analysés à l'aide de descripteurs multispécifiques : indices de diversité, variabilité temporelle de la biomasse totale, variabilité temporelle de la pente multispécifique du spectre de poids et la pente des droites d'accumulation d'espèces mesurant la ségrégation spatiale. Les valeurs de ces indices sont calculées à partir des données de campagnes annuelles de chalutage de fond EVHOE, CHALIST et MEDITS, menées par l'IFREMER depuis 1983 pour l'évaluation des ressources halieutiques dans le golfe de

Gascogne et dans le golfe du Lion. Les différences de caractéristiques de dynamique entre les deux peuplements révélées par ces descripteurs sont mises en relation avec un indice d'exploitation

Résultats

Les indices de diversité utilisés permettent de mettre en évidence que le peuplement du golfe du Lion est plus diversifié et moins soumis à perturbations que celui du golfe de Gascogne. Ces caractéristiques semblent dues à l'histoire biogéographique de ces deux régions et non à un effet de la pêche. La variabilité de la biomasse totale et celle de la pente du spectre multispécifique augmentent depuis les régions les moins exploitées vers les plus exploitées. A l'inverse, la ségrégation spatiale diminue. En théorie, les interactions entre espèces diminuent la variabilité temporelle de la biomasse totale et de la pente du spectre multispécifique, à cause de compensations entre espèces, et augmentent la ségrégation spatiale par exclusion compétitive. L'interprétation donnée des résultats obtenus est ainsi une altération des interactions entre les espèces par l'exploitation. En prélevant de la biomasse, l'exploitation augmente la disponibilité des ressources pour les individus non pêchés. En conséquence, l'exclusion compétitive diminue et la coexistence locale des individus est facilitée. A long terme, la diversité est donc menacée (Figure II), non seulement par raréfaction des espèces prélevées par l'exploitation mais aussi parce que les interactions sont altérées et que le maintien de la diversité en dépend pour partie.

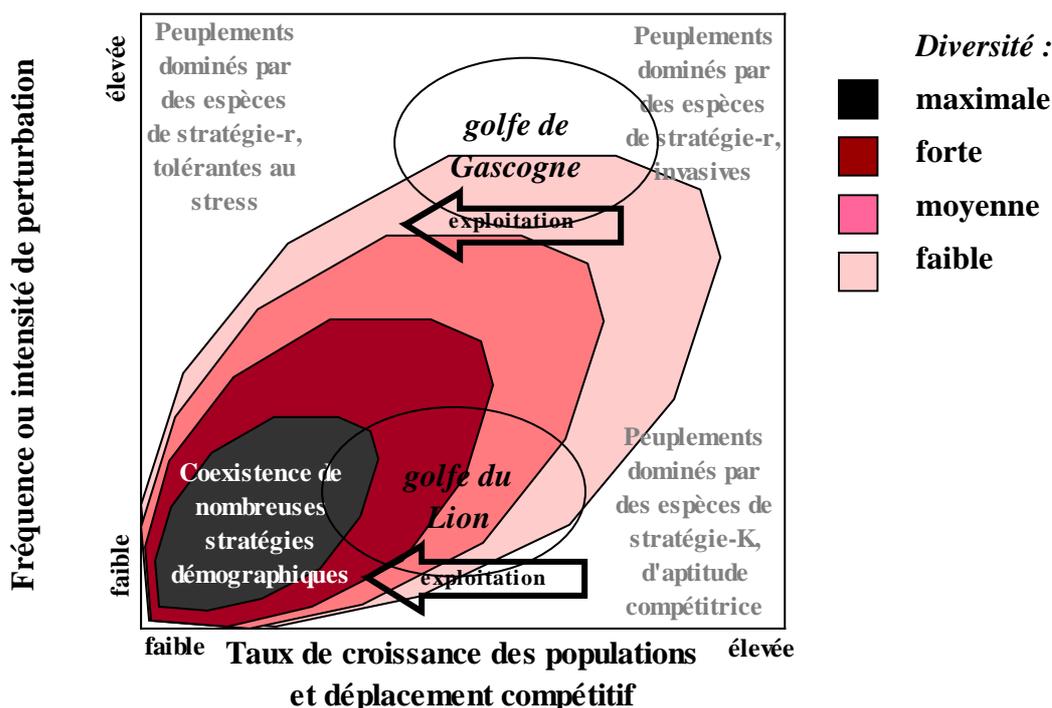


Figure II.- Impact à long terme de l'exploitation par pêche sur la diversité tel que suggéré par les résultats obtenus dans nos analyses et selon la théorie de la diversité de Huston (1994). Le golfe du Lion serait moins soumis à perturbations que le golfe de Gascogne et les espèces dominantes seraient plutôt de type K, tandis qu'elles seraient plutôt de type r dans le golfe de Gascogne ; la diversité spécifique est plus forte dans le golfe du Lion. La diminution des interactions par l'exploitation conduirait à une diminution du déplacement compétitif. Ainsi, la situation des peuplements sur le diagramme serait soumise à un déplacement de la droite vers la gauche, tel qu'indiqué par les flèches.

SOMMAIRE

| | |
|-----------------------------------|----------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 7 |
|-----------------------------------|----------|

| | |
|--|-----------|
| 1^{ère} PARTIE - DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS ET IMPACT DE L'EXPLOITATION : LES HYPOTHESES..... | 13 |
|--|-----------|

| | |
|--|-----------|
| 1. INTRODUCTION..... | 15 |
| 2. STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS : HYPOTHESE DE HUSTON..... | 16 |
| 3. EFFETS DE L'EXPLOITATION | 19 |
| 3.1. Effets directs | 19 |
| <u>3.1.1. Diminution de l'abondance.....</u> | <u>19</u> |
| <u>3.1.2. Modifications des caractéristiques démographiques.....</u> | <u>19</u> |
| 3.2. Effets indirects..... | 19 |
| <u>3.2.1. Compétition et remplacement d'espèces.....</u> | <u>19</u> |
| <u>3.2.2. Relations prédateur-proie.....</u> | <u>20</u> |
| 3.3. Discussion..... | 21 |
| 4. VOIES D'ANALYSE DE LA DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS..... | 22 |
| 4.1. Dynamique des populations..... | 22 |
| <u>4.1.1. Compétition.....</u> | <u>22</u> |
| <u>4.1.2. Perturbations.....</u> | <u>22</u> |
| <u>4.1.3. Prédation.....</u> | <u>25</u> |
| <u>4.1.4. Fluctuation de K.....</u> | <u>25</u> |
| <u>4.1.5. Limites de ce type d'approche.....</u> | <u>25</u> |
| 4.2. Approches multispécifiques..... | 26 |
| <u>4.2.1. Diversité spécifique.....</u> | <u>26</u> |
| <u>4.2.2. Les spectres de taille.....</u> | <u>36</u> |
| <u>4.2.3. Modèle ECOPATH.....</u> | <u>28</u> |
| <u>4.2.4. Variabilité de biomasse totale.....</u> | <u>28</u> |
| <u>4.2.5. Courbes espèces-surface.....</u> | <u>28</u> |
| <u>4.2.6. Analyses statistiques multivariées.....</u> | <u>29</u> |
| <u>4.2.7. Limites de ce type d'approche.....</u> | <u>30</u> |
| 4.3. Approches retenues..... | 31 |
| 5. DISCUSSION..... | 32 |
| 6. CONCLUSION..... | 34 |

2^{ème} PARTIE – INDICE D'EXPLOITATION.....35

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUCTION..... | 37 |
| 2. L'EXPLOITATION PAR PECHE..... | 38 |
| 2.1. Le golfe de Gascogne..... | 38 |
| 2.2. Le golfe du Lion..... | 38 |
| 3. INDICE D'EXPLOITATION..... | 39 |
| 3.1. Données..... | 39 |
| 3.2. Méthode..... | 39 |
| 3.3. Résultats..... | 40 |
| 3.4. Discussion..... | 41 |
| 4. CONCLUSION..... | 42 |

3^{ème} PARTIE – STRUCTURE DE DIVERSITE SPECIFIQUE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS DEMERSAUX DU GOLFE DE GASCOGNE ET DU GOLFE DU LION.....43

| | |
|---|----|
| Article publié dans la revue "Aquatic Living Resources" | 48 |
|---|----|

4^{ème} PARTIE – MODIFICATIONS DE LA DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS DEMERSAUX PAR L'EXPLOITATION DANS LE GOLFE DE GASCOGNE ET DANS LE GOLFE DU LION.....65

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUCTION..... | 67 |
| 2. VARIABILITE TEMPORELLE DE LA BIOMASSE..... | 68 |
| 2.1. Introduction..... | 68 |
| 2.2. Méthodes..... | 69 |
| 2.3. Résultats..... | 70 |
| 2.3.1. Variabilité de biomasse totale et par espèce..... | 70 |
| 2.3.2. Relation avec l'indice d'exploitation..... | 74 |
| 2.4. Discussion..... | 74 |
| 2.4.1. Synthèse..... | 74 |
| 2.4.2. Difficultés méthodologiques..... | 75 |
| 2.4.3. Dynamique des peuplements et des populations..... | 75 |
| 2.4.4. Impact de l'exploitation par pêche..... | 76 |
| 3. VARIABILITE DE LA PENTE DU SPECTRE MULTISPECIFIQUE DE POIDS..... | 77 |
| 3.1. Introduction..... | 77 |
| 3.2. Méthodes..... | 78 |
| 3.2.1. Ajustement du spectre multispécifique pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion..... | 78 |

| | |
|--|-----------|
| 3.2.2. Ajustement pour la Mer du Nord..... | 78 |
| 3.2.3. Variations et variabilité de la pente selon l'exploitation..... | 79 |
| 3.3. Résultats..... | 79 |
| 3.3.1. Les ajustements..... | 79 |
| 3.3.2. Tendances temporelle de la pente..... | 80 |
| 3.3.3. Variations entre régions..... | 81 |
| 3.3.4. Variabilité de la pente..... | 83 |
| 3.4. Discussion..... | 83 |
| 4. SEGREGATION SPATIALE DES ESPECES..... | 86 |
| 4.1. Introduction..... | 86 |
| 4.2. Méthodes..... | 86 |
| 4.3. Résultats..... | 87 |
| 4.4. Discussion..... | 89 |
| 5. SYNTHÈSE – CONCLUSION..... | 91 |

| | |
|--|-----------|
| 5^{ème} PARTIE – EXEMPLE D'INTERACTIONS TROPHIQUES DANS LA DYNAMIQUE DU MERLU, DU PETIT TACAUD ET DU TACAUD COMMUN DANS LE GOLFE DE GASCOGNE..... | 93 |
|--|-----------|

| | |
|--|----|
| Résumé de l'Article soumis pour publication dans la revue "Environmental Biology of Fishes"..... | 95 |
|--|----|

| | |
|--|-----------|
| DISCUSSION - CONCLUSION GENERALE..... | 99 |
|--|-----------|

| | |
|---|------------|
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 111 |
|---|------------|

| | |
|---------------------|------------|
| ANNEXES..... | 125 |
|---------------------|------------|

| | |
|--|-----|
| ANNEXE I Convention sur la diversité biologique..... | 129 |
|--|-----|

| | |
|--------------------------------------|-----|
| ANNEXE II Les données utilisées..... | 135 |
|--------------------------------------|-----|

| | |
|--|-----|
| ANNEXE III Variations de la valeur de pente du spectre multispécifique selon le protocole d'échantillonnage..... | 143 |
|--|-----|

INTRODUCTION GENERALE

Nécessité d'une gestion écosystémique

Depuis la signature de la convention sur la diversité biologique (CDB) par 159 gouvernements et par l'Union Européenne suite à la conférence des Nations Unies en juin 1992, à Rio de Janeiro, la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses composantes et le partage juste et équitable de ses bénéfices sont devenus des objectifs à atteindre par les Etats (**annexe I**). Face à l'exploitation des écosystèmes, la diversité spécifique et les processus qui assurent son maintien doivent donc être pris en compte dans les modes de gestion de l'environnement. Des approches écosystémiques sont ainsi recherchées.

Un peuplement est une entité plurispécifique pourvue d'une structure et d'un fonctionnement (Barbault, 1992). La structure de diversité du peuplement est maintenue par le type de fonctionnement ou dynamique, c'est-à-dire par les processus de régulation du peuplement (Huston 1994). Dans le cas des peuplements marins exploités par la pêche, préserver la biodiversité, et le cas échéant, établir un diagnostic sur la possibilité de restauration, demande de connaître la dynamique du peuplement et ses éventuelles modifications sous la pression de l'exploitation.

Malgré une prise de conscience de l'importance de telles propriétés à l'échelle des peuplements (symposium du Conseil International pour l'Exploration de la Mer sur les modèles multispécifiques relatifs à la gestion des ressources marines vivantes, 1989), la gestion actuelle des ressources marines vivantes reste basée sur l'analyse monospécifique de l'évolution temporelle des populations. En effet, selon Sissenwine et Daan (1991), même si l'on sait que les modèles monospécifiques ne sont pas justes, il n'est pas vérifié que les modèles multispécifiques tels que les MSVPA (multi-species virtual population analysis) le soient. Une plus ample connaissance de la dynamique des peuplements est requise pour qu'une gestion écosystémique soit opérationnelle (May *et al.*, 1979; Pimm et Hyman, 1987; Wilson *et al.*, 1991; Hall, 1999; Lanfers, 1999).

La dynamique des peuplements

De façon théorique, Barbault classe les principaux facteurs responsables de l'organisation et de la dynamique des peuplements en trois grandes catégories : probabilité de colonisation, facteurs physiques (structure du milieu, facteurs limitants, catastrophes...) et facteurs biotiques (production, prédation, compétition...). Selon lui, une totale compréhension de l'organisation fonctionnelle des peuplements implique l'analyse de la dynamique des populations en présence.

L'effet des variations des conditions physiques sur la variation des taux de recrutement des populations a été démontré pour quelques espèces de poissons (Cushing et Dickson, 1976; Southward *et al.*, 1988; Cury et Roy, 1989; Ellersten *et al.*, 1989; Dickson et Brander, 1993; Conover *et al.*, 1995; Ottersen et Sundby, 1995; Planque et Fredou, 1999) et de bivalves (Fifas *et al.*, 1990). Des facteurs biologiques tels que prédation, compétition et cannibalisme peuvent aussi être responsables des variations de l'abondance des populations (Myers et Cadigan, 1993; Fortier et Villeneuve, 1996; Fromentin *et al.*, 1997). De plus, l'exploitation par la pêche est un processus évoqué pour expliquer l'effondrement de certaines populations de Morue (Hutchings, 1996).

Toutefois, le nombre d'espèces composant un peuplement de poissons démersaux rend difficile l'analyse de la dynamique du peuplement par l'analyse de la dynamique de toutes les populations. Ainsi des approches basées sur des analyses multispécifiques des peuplements sont recherchées.

Approches multispécifiques

Des analyses multispécifiques sont réalisées dans le cas de peuplements de poissons démersaux exploités, notamment en Mer du Nord et sur le Plateau de la Nouvelle Ecosse. Les méthodes utilisées sont, les analyses multivariées (Mahon et Smith, 1989; Daan *et al.*, 1990; Greenstreet et Hall, 1996), les analyses des variations d'indices multispécifiques tels que les spectres de taille (Murawski et Idoine, 1992; Rice et Gislason, 1996) et les indices de diversité (Solow, 1994; Greenstreet et Hall, 1996; Pauly *et al.*, 1998), les analyses de la variabilité de biomasse totale et par groupes d'espèces (Hennemuth, 1979; Duplisea *et al.*, 1997) et la modélisation multispécifique (Overholtz et Tyler, 1986; Pope et Macer, 1996). Chacun de ces auteurs suggère l'importance des interactions trophiques (sans la mesurer) et de l'exploitation par pêche dans la dynamique des peuplements de poissons démersaux.

Cependant, chacune de ces approches multispécifiques est limitée. En effet, pour les approches empiriques, les théories sur les processus écologiques permettant d'interpréter la dynamique sont multiples ou au contraire manquantes. Dans le cas des approches par modélisation, un processus particulier est choisi *a priori* alors qu'un autre processus négligé pourrait aussi rendre compte des observations. Hall (1999) conclut ainsi qu'il existe peu de bases pour choisir une approche plutôt qu'une autre parmi celles citées au paragraphe précédant pour l'étude de l'impact de la pêche sur les peuplements. Les caractéristiques de plusieurs indicateurs doivent donc être analysées.

Objectifs de l'étude

Dans une optique de gestion durable des écosystèmes halieutiques, l'intégrité de leurs propriétés doit être préservée ou restaurée s'il existe des altérations. Les caractéristiques de ces propriétés dépendent de la dynamique des peuplements (processus écologiques de régulation) qu'il est donc nécessaire de connaître ainsi que ses éventuelles modifications sous la pression d'exploitation.

Dans les résultats obtenus à partir des approches multispécifiques citées, les interactions biotiques entre espèces sont identifiées comme étant un processus potentiel de régulation de la dynamique des peuplements. De plus, ces interactions sont supposées dans les effets indirects de l'exploitation (Jennings et Kaiser, 1998). Les objectifs de cette étude sont ainsi de :

montrer que les interactions entre espèces interviennent effectivement dans la régulation de la dynamique des peuplements de poissons démersaux et que des différences de régulation sont observées entre les peuplements, en relation avec leur niveau d'exploitation.

L'analyse comparée des caractéristiques de structure et dynamique de plusieurs peuplements doit permettre de vérifier l'importance des interactions biotiques dans leur

fonctionnement (dynamique). Les différences de caractéristiques de dynamique observées entre peuplements sont alors interprétées par des différences d'exploitation. Quelques-unes des approches multispécifiques sont ainsi utilisées et des voies d'analyse de la dynamique des écosystèmes halieutiques sont définies.

Peuplements choisis

Le golfe de Gascogne et le golfe du Lion sont deux écosystèmes où les poissons démersaux sont exploités par la pêche depuis longtemps. Dans le golfe de Gascogne, il existe quelques travaux sur la dynamique des populations exploitées de poissons plats (Forest, 1974; 1995; Koutsikopoulos *et al.*, 1988; 1995; Dorel et Desauvay, 1991) et sur la structure des peuplements de poissons démersaux (Quéro et Cendrero, 1996; Poulard et Boucher, 1997). Dans le golfe du Lion, des travaux portent sur la dynamique des populations exploitées de poissons démersaux (Aldebert et Recasens, 1996; Farrugio et Le Corre, 1996) et quelques autres portent sur la structure des peuplements (Aldebert, 1997; Gaertner *et al.*, 1998). La dynamique des peuplements reste par conséquent à établir dans ces deux régions.

La structure de diversité et les caractéristiques dynamiques de ces deux peuplements sont comparées à l'aide d'approches multispécifiques et mises en relation avec leur exploitation.

Plan suivi

La première partie de ce travail présente le contexte théorique et l'état de l'art à partir desquels sont définis les objectifs et la méthodologie pour les atteindre. Une théorie globale de la dynamique de diversité est exposée. Les principales hypothèses concernant les effets de l'exploitation par pêche sont analysées pour retenir celles qui doivent être testées. Les méthodes multispécifiques utilisées actuellement pour analyser la dynamique des peuplements sont exposées. Quelques-unes sont retenues pour leur adéquation avec les hypothèses à tester.

Afin de mettre en relation les différences de caractéristiques de dynamique des peuplements avec l'exploitation par la pêche, un indice d'exploitation doit être défini. Le choix de l'indice fait l'objet de la seconde partie. Les indices d'exploitation des peuplements de poissons démersaux du golfe du Lion et du golfe de Gascogne sont calculés et comparés.

La structure de diversité de ces deux peuplements est décrite en troisième partie. La dynamique sous-jacente est interprétée selon les conceptions de Frontier et Pichod-Viale (1991) et la théorie de Huston (1994).

La dynamique des peuplements et ses modifications par l'exploitation sont analysées en quatrième partie. L'hypothèse d'existence d'interactions entre espèces significatives dans la dynamique des peuplements est testée par les approches multispécifiques définies en première partie. Les différences de caractéristiques de dynamique sont mises en relation avec l'indice d'exploitation défini en seconde partie. Les caractéristiques de dynamique de peuplements de poissons démersaux d'autres régions sont prises en compte dans cette comparaison lorsque les données sont disponibles dans la littérature.

Ces approches multispécifiques permettent d'analyser le rôle des interactions biotiques mais pas leur nature ni leur mode d'action. Dans la cinquième partie, un exemple d'interactions trophiques intervenant dans la dynamique de trois espèces est donc donné pour répondre à ce manque. Cette illustration par un exemple étaye l'hypothèse du rôle des interactions biotiques dans la dynamique du peuplement.

La dernière partie est consacrée à une discussion de l'apport des résultats obtenus pour l'analyse de la dynamique des peuplements et pour la connaissance de l'impact de l'exploitation sur la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. Ces apports permettent d'établir des diagnostics sur l'efficacité des modes de gestion écosystémiques actuels, en regard d'expériences menées dans certaines régions. Des perspectives d'analyses sont proposées pour ajuster ces modes de gestion à la dynamique des peuplements.

1^{ère} PARTIE
DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS ET IMPACT DE L'EXPLOITATION : LES
HYPOTHESES

1. INTRODUCTION

L'effet de la pêche peut s'exercer directement sur la diversité et sur les processus écologiques qui la déterminent et assurent son maintien (dynamique de la diversité). Afin d'assurer la pérennité de la diversité, et le cas échéant d'établir un diagnostic sur les possibilités de restauration de celle-ci, il est nécessaire de la décrire, de connaître sa dynamique et l'impact de l'exploitation sur cette dynamique.

Plusieurs facteurs déterminent la diversité : l'histoire biogéographique des peuplements qui la façonne à l'échelle évolutive et les processus écologiques qui permettent son maintien. Ces processus écologiques constituent la dynamique des peuplements. Une hypothèse sur la nature de la relation entre la dynamique des peuplements et la diversité est proposée par Huston (1979, 1994). Sa théorie est exposée.

Des hypothèses existantes de l'impact de l'exploitation sur les populations et peuplements, se basent sur l'existence de certains processus écologiques déterminant dans leur dynamique. Le type de processus déterminant à la fois dans ces impacts et dans le maintien de la diversité doit être identifié. L'étude pourra alors se porter sur le type de processus identifié. Une synthèse bibliographique est proposée à partir des travaux de Jennings et Kaiser (1998) et de Hall (1999) dans ce but.

Le rôle dans la dynamique des peuplements, du type de processus écologique identifié doit être vérifié. En effet, cette vérification permet de valider ou d'invalider les hypothèses d'un impact de la pêche qui se basent sur ce rôle. Une revue des méthodes d'étude de la dynamique des peuplements doit permettre de choisir la ou les méthodes les mieux adaptées pour mettre en évidence le rôle de ce type de processus. Ainsi, des différences entre peuplements pourront être mises en relation avec l'exploitation.

2. STRUCTURE DE DIVERSITE ET DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS : L'HYPOTHESE DE HUSTON

Une revue des hypothèses sur la dynamique de la diversité (Boucher, 1997) propose l'hypothèse de Huston (1979, 1994) comme cadre d'une stratégie d'étude de la diversité fonctionnelle. Cette hypothèse permet d'identifier les processus écologiques intervenant dans la régulation de la diversité et de définir les relations entre ces processus et le niveau de diversité.

Le maintien de la diversité résulte de l'équilibre dynamique entre le régime de perturbations, soit la mortalité des individus, et la productivité, soit le taux de croissance des populations (Huston, 1979, 1994). La diversité est maximale pour des valeurs intermédiaires de la productivité et des perturbations (**Figure 1**).

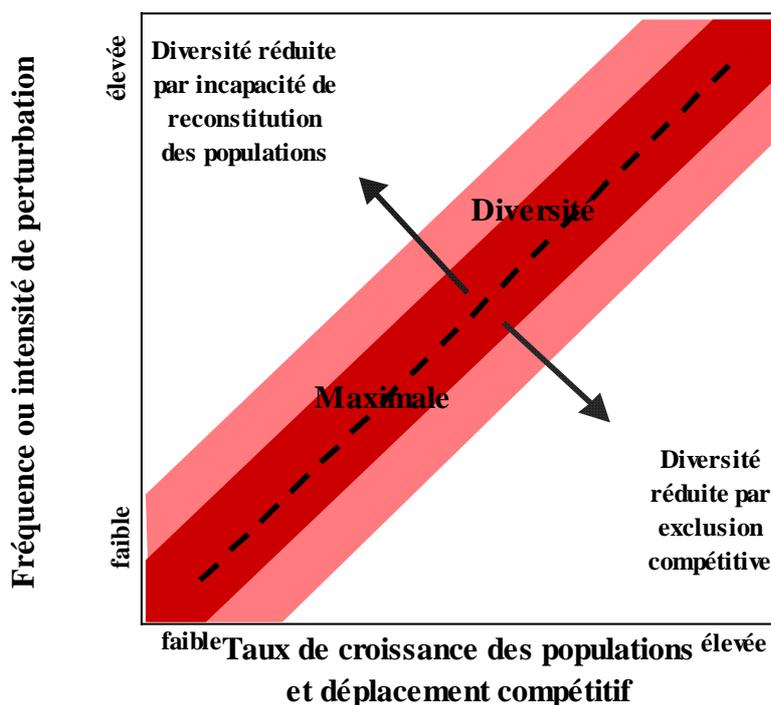


Figure 1.- Effets des perturbations et de la productivité (taux de croissance et déplacement compétitif) sur la diversité d'un peuplement. Les perturbations représentent la mortalité des individus par processus abiotiques (tempêtes...) et biotiques (prédation...). La productivité se réfère au taux de croissance maximal des populations (Huston, 1994). La diversité est réduite par l'exclusion compétitive pour des fortes valeurs de taux de croissance des populations et de déplacement compétitif et pour des faibles fréquences et intensités de perturbations. La diversité est réduite par incapacité de reconstitution des populations à faible taux de croissance à cause de fortes fréquences et intensités de perturbations.

A faibles perturbations et forte productivité, la diversité au sein d'un groupe fonctionnel est réduite par exclusion compétitive (compétition entre espèces). A fortes perturbations et faible productivité, la diversité est réduite par une impossibilité des populations à se reconstituer.

Les stratégies vitales des espèces dominantes varient en fonction des perturbations et de la productivité (**figure 2**). A fortes perturbations et faible productivité, le peuplement est dominé par des espèces de stratégies de type r, tolérantes aux perturbations. A faibles perturbations et forte productivité, le peuplement est dominé par des espèces de stratégie de type K, de bonne aptitude compétitrice. A fortes perturbations et forte productivité, correspondent des espèces de stratégies de type r, invasives. Enfin, à faibles perturbations et productivité, de nombreux types de stratégies coexistent.

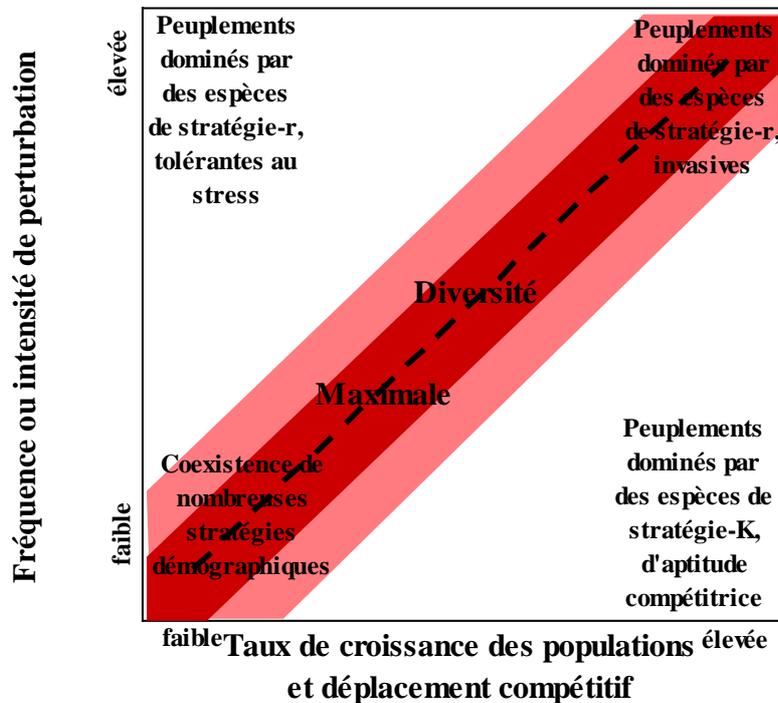


Figure 2.- Effets des perturbations et de la productivité sur les stratégies démographiques dominantes (Huston, 1994). De nombreuses stratégies coexistent pour des conditions de faibles perturbations et taux de croissance des populations. Pour de faibles perturbations et de forts taux de croissance, le peuplement est dominé par des espèces de type K (espèces de grande taille et de longue durée de vie). Pour de fortes perturbations et de faibles taux de croissance, le peuplement est dominé par des espèces de type r (espèces de petite taille et de courte durée de vie).

Discussion

La théorie de Huston ne définit pas de descripteurs de la diversité d'un peuplement. Or, les méthodes de quantification de la diversité, de la productivité et des perturbations sont nombreuses et il n'existe pas de consensus. Différents descripteurs de la diversité sont utilisés par les auteurs, tels que le nombre d'espèces, les indices de diversité spécifiques, les diagrammes rang-fréquence et les indices de diversité fonctionnelle (Shannon et Weaver, 1963; Hurlbert, 1971; Hill, 1973; Guhl, 1987; Cancela Da Fonseca, 1993; Docampo et Bikuna, 1994; Warwick et Clarke, 1991; Warwick et Clarke, 1995). La quantification de la diversité représente donc à elle seule un champ d'étude. Il en est de même pour la quantification des perturbations et de la productivité (Boucher, 1997).

Décrire la diversité de plusieurs peuplements permet d'en déduire leur dynamique respective en les situant sur le diagramme de Huston. Les différences de dynamique observées au sein d'un peuplement et entre plusieurs peuplements peuvent ainsi être mises en relation avec l'exploitation et l'histoire biogéographique. Ainsi, identifier l'impact de l'exploitation sur les processus de dynamique doit permettre de prévoir un effet de la pêche sur la diversité à long terme.

3. EFFETS DE L'EXPLOITATION

Des hypothèses existantes, concernant les effets de l'exploitation sur les populations, se basent sur des processus écologiques. Ceux-ci sont présumés mais pas toujours démontrés. Les processus écologiques impliqués à la fois dans ces effets et dans la dynamique de la diversité sont ainsi identifiés et pourront être analysés. Une revue bibliographique de l'impact de la pêche sur les populations est réalisée dans ce but.

3.1. Effets directs

3.1.1. Diminution de l'abondance

La production mondiale des pêcheries ne cesse d'augmenter depuis la seconde guerre mondiale. Après 1950, la production augmente de 17,7 à 60 millions de tonnes en 1972. C'est une période d'extension rapide des flottes de pêche et de développement technologique. L'augmentation de la production est moins rapide par la suite. Elle passe de 60 à 85 millions de tonnes en entre 1972 et 1992. Corrélativement, les ressources commencent à diminuer et certains stocks s'effondrent partout dans le monde (*cf.* la revue de Hutchings, 1996, pour le cas de la morue). De très nombreux stocks sont surexploités. La diminution d'abondance et de biomasse des espèces ciblées est le premier effet visible de l'exploitation (Hall, 1999). De même, certaines espèces dites accessoires, c'est-à-dire non ciblées mais capturées (principalement par les pêcheries crevettières), telles que tortues, mammifères, oiseaux, requins et raies, se raréfient (Quéro et Cendrero, 1996). Ces espèces ont souvent des caractéristiques démographiques rendant leurs populations particulièrement vulnérables (faible fécondité, croissance lente, âge à maturité élevé).

3.1.2. Modifications des caractéristiques démographiques

Sur la base d'une étude comparative des mortalités, des tailles, de l'âge et de la taille à maturité et fécondité de 79 stocks de poissons, des modifications observées ont été mises en relation avec l'exploitation (Rochet, 1998). La forte mortalité des adultes liée à la pêche s'accompagne de fortes modifications de l'âge à maturité : les populations les plus exploitées sont caractérisées par un abaissement de l'âge à maturité. La diversité des stratégies démographiques serait ainsi diminuée, non seulement parce que la pêche sélectionne des espèces de stratégie de type K (croissance lente, faible fécondité et âge à maturité tardif) au profit d'espèces de type r (croissance rapide, forte fécondité et âge à maturité précoce), mais aussi en modifiant les caractéristiques démographiques dans le sens des stratégies de type r.

3.2. Effets indirects

3.2.1. Compétition et remplacement d'espèces

Le principe de cette hypothèse est que, dans un peuplement régulé par la compétition, la sélection des espèces ciblées par la pêche doit induire une augmentation des ressources disponibles pour le ou les compétiteurs, favorisant ainsi en théorie une augmentation de leurs abondances. Si l'effort de pêche sur l'espèce ciblée est prolongé, il doit en résulter un remplacement de l'espèce-cible par son ou ses compétiteurs.

Le remplacement d'une espèce par une autre après une surexploitation est évoqué, dans le cas des gadidés et des élasmobranches sur le Banc Georges (Grosslein *et al.*, 1980; Overholtz et Tyler, 1985). Cependant, la dynamique de l'exploitation et les changements de conditions environnementales peuvent aussi expliquer le remplacement d'espèces (Jennings et Kaiser, 1998).

L'hypothèse de compétition pourrait expliquer le remplacement d'espèces après surexploitation pour les pélagiques. Toutefois, à partir d'échantillons prélevés dans le sédiment, des auteurs mettent en relation le remplacement d'une espèce pélagique par une autre (pilchard et hareng ainsi que sardine et anchois) avec des changements de conditions environnementales depuis plusieurs siècles (Soutar et Isaacs, 1974; De Vries et Percy, 1983; Southward *et al.*, 1988; Baumgartner *et al.*, 1992). Ces mêmes travaux montrent qu'il existe aussi des périodes pendant lesquelles les deux espèces sont abondantes. Le remplacement d'espèces expliqué par la compétition n'est donc pas démontré dans ce cas.

3.2.2. Relations prédateurs-proies

Dans un peuplement régulé par la prédation où les espèces exploitées sont les prédateurs, les abondances des espèces proies augmentent. Si l'exploitation des prédateurs se poursuit, l'abondance des espèces proies augmente jusqu'à un seuil de compétition, conduisant à l'exclusion de l'une ou l'autre des espèces proies compétitrices. Dans un peuplement régulé par des relations de type prédateur-proie, où les espèces exploitées sont les proies, les abondances des espèces prédatrices diminuent, sauf si la prédation porte sur des classes de juvéniles des proies qui ne sont pas exploitées. Si l'exploitation des espèces proies s'intensifie, les populations locales de prédateur peuvent disparaître.

Walters *et al.* (1986) ont modélisé les interactions entre un prédateur et sa proie selon le modèle de Andersen et Ursin (1977). Ils appliquent le modèle à la morue du pacifique (*Gadus macrocephalus*), le prédateur, et au hareng du pacifique (*Clupea pallasii*), la proie. Le modèle rend compte des variations de recrutement des deux espèces. Ils observent de plus que de fortes abondances de hareng sont suivies de fortes captures commerciales de morue qui sont suivies de fortes captures commerciales de hareng. Ces résultats vont dans le sens d'un effet indirect de l'exploitation du prédateur (la morue) sur la proie (le hareng) et d'un effet de l'exploitation de la proie sur le prédateur.

Mehl (1986, 1987) analyse les relations entre la morue, le hareng et le capelan en Mer Norvégienne et Mer de Barents. Le capelan est la proie du hareng et une proie alternative de la morue, le hareng est la proie de la morue. Suite à des variations de température et une surexploitation, le stock de hareng diminue. Le capelan est favorisé par ces variations de température et par une moindre prédation par le hareng. De nouvelles variations de température et une surexploitation du capelan font diminuer le stock, tandis que le stock de hareng reste à bas niveau. La diminution des proies pour la morue entraîne une augmentation du cannibalisme chez celle-ci (Dragesund et Gjosaeter, 1988). Ces résultats suggèrent que le changement de proie de la morue est un effet indirect de l'exploitation.

3.3. Discussion

Les effets directs sont clairement mis en évidence. Ainsi, la diminution d'abondance, la raréfaction des espèces et le changement des traits vitaux pourraient induire une diminution de la diversité. Cette hypothèse peut être vérifiée en comparant la structure de diversité de plusieurs peuplements exploités.

Toutefois, il n'est pas permis d'établir un diagnostic sur la possibilité de restauration des populations si les effets indirects ne sont pas pris en compte : les espèces proies ayant été surexploitées, l'abondance de l'espèce prédatrice diminue et ne pourra se reconstituer si les espèces proies ne sont pas restaurées. Cependant, il existe peu de démonstrations claires de l'existence de tels effets indirects de l'exploitation selon les relations trophiques. L'existence réelle des effets indirects supposés dépend de l'importance réelle du rôle des interactions biotiques dans la dynamique des peuplements.

Il apparaît donc nécessaire de connaître le rôle des interactions biotiques entre espèces dans la dynamique des peuplements. Des voies d'analyse de cette dynamique sont donc recherchées.

4. VOIES D'ANALYSES DE LA DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS

Le rôle des interactions entre espèces dans la dynamique des peuplements doit être identifié. Il faut définir au préalable des méthodes qui permettent une telle identification. Une revue critique des voies d'analyse de la dynamique des peuplements doit permettre de choisir les méthodes adaptées.

4.1. Analyse de la dynamique des populations

La première voie d'analyse de la dynamique des peuplements consiste à analyser la dynamique des populations qui constituent le peuplement (Barbault, 1992). Trois types de dynamiques sont définis.

4.1.1. Compétition

Un peuplement peut être régulé par la compétition entre espèces pour des ressources limitantes (**Figure 3a**). Le milieu doit être saturé en espèces. Après un stade de colonisation, à forte densité des populations, la densité-dépendance entre espèces d'un même niveau trophique tamponne les fluctuations qui seraient induites par des perturbations. Dans ce cas, le peuplement a une structure prévisible, les fluctuations sont de faible intensité et le peuplement est proche de la capacité limite K .

Myers et Cadigan (1993) étudient 17 populations de morue (*Gadus morhua*), d'eglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), de merlan (*Merlangius merlangus*), de plie (*Pleuronectes platessa*, *Pleuronectes ferrugineus*), et de sole (*Solea vulgaris*) en Mer du Nord, en Mer d'Irlande, en Mer de Barents, en Mer Baltique et dans l'Atlantique Nord-Ouest. Ils montrent que la variabilité des populations est générée et régulée aux stades juvéniles. La mortalité des jeunes classes serait dépendante de la densité et pourrait être due à l'existence de compétition pour les ressources.

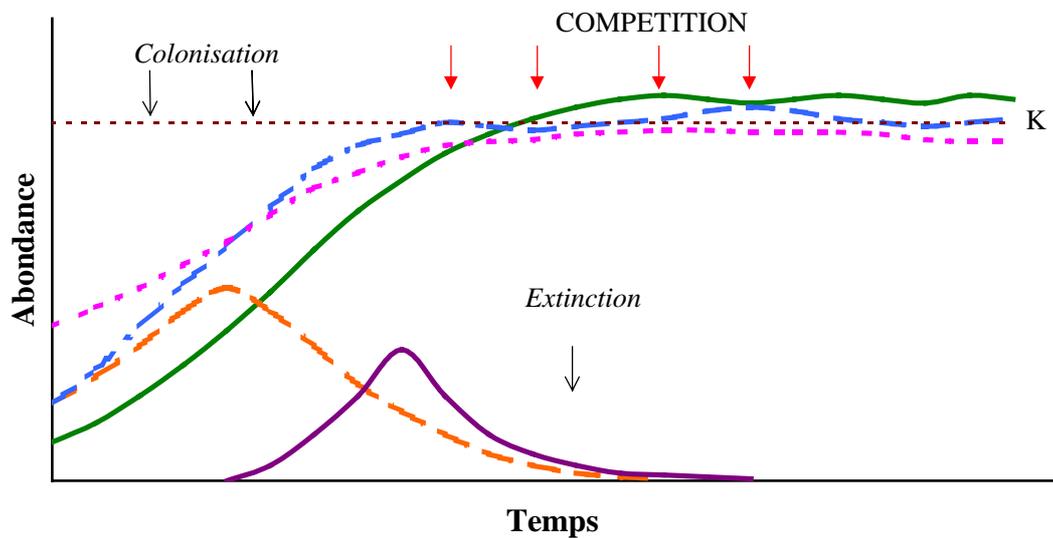
4.1.2. Perturbations

Dans un peuplement régulé par les perturbations (**Figure 3b**), il n'y a quasiment pas d'effets densité-dépendants pour la plus grande partie des espèces, quelles que soient leurs densités. Lorsque des effets densité-dépendants existent, ils sont très ponctuels. Les populations fluctuent de manière imprévisible, les mortalités intervenant selon des facteurs physiques du milieu. Ce contrôle externe induit communément des extinctions locales, de forts changements d'abondance et des densités très élevées. Le classement des espèces en catégories, communes, rares ou absentes, varie dans l'espace et dans le temps. La structure du peuplement est peu prévisible, les fluctuations sont fortes et le peuplement peut être éloigné de K .

Ottersen et Sundby (1995) étudient le recrutement de la morue arcto-norvégienne. Ils montrent un effet positif des plus fortes températures pendant les premiers stades de vie sur le recrutement. De même, les anomalies de vent d'avril jusqu'à l'été, pendant les stades œufs et larves, favorisent le recrutement. Ils donnent comme explication possible, une répartition plus

vaste des œufs et larves par le vent réduisant les taux de prédation et une plus forte concentration des proies (copépodes) pour les larves de morue.

a



b

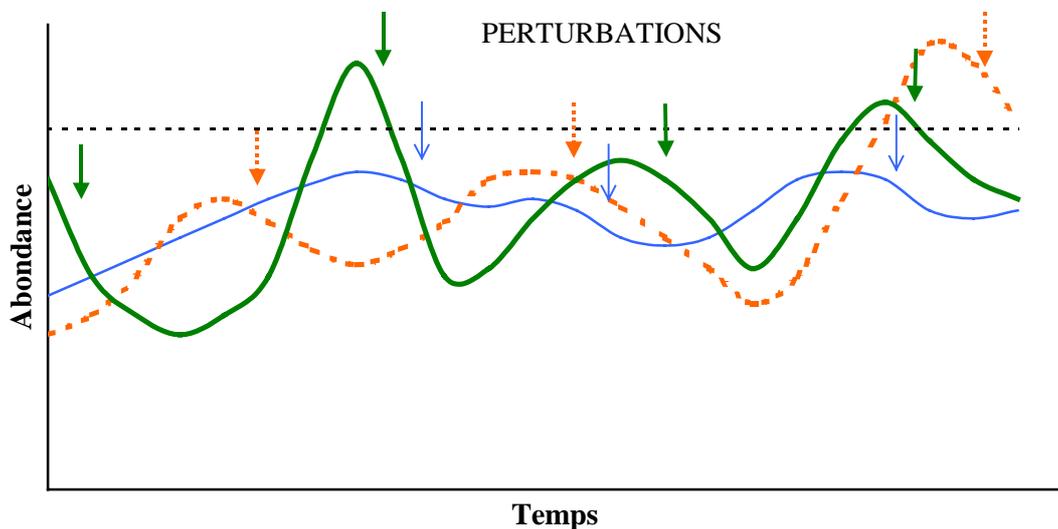
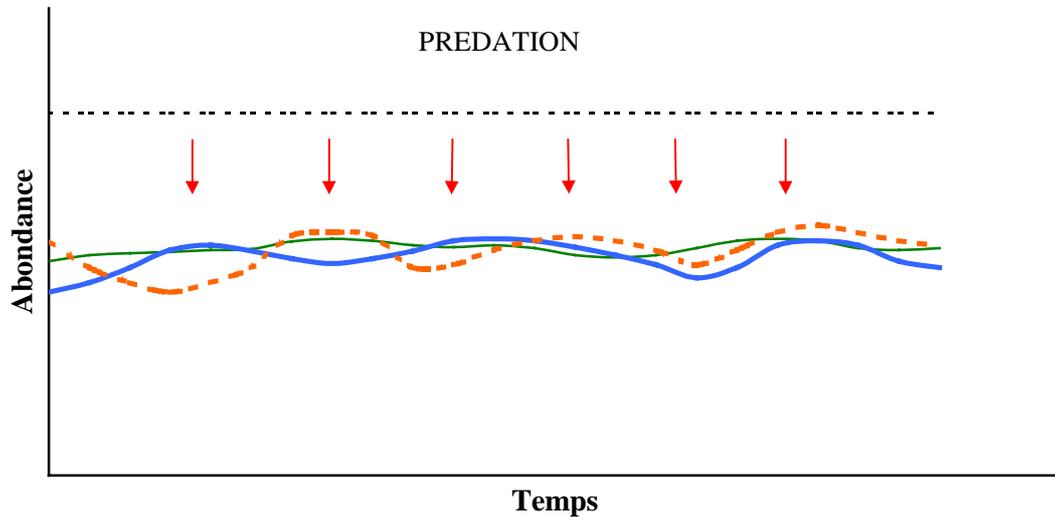


Figure 3.- Evolution temporelle des abondances des populations d'un peuplement théorique de dynamique régulée par différents processus écologiques (Barbault, 1992). **a** : régulation du peuplement par la compétition. **b** : régulation du peuplement par les perturbations. Les flèches figurent les processus écologiques. K est la capacité limite d'accueil pour le peuplement considéré.

c



d

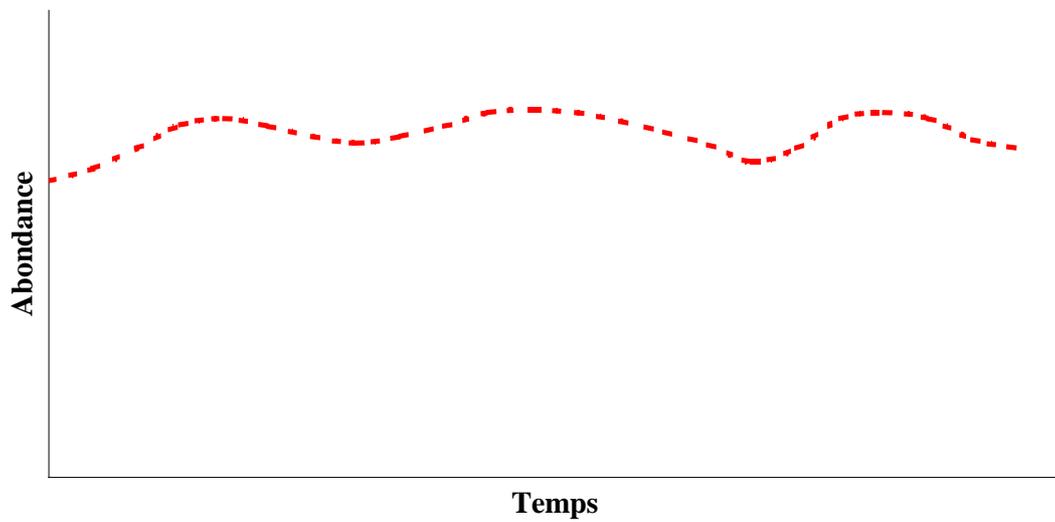


Figure 3.- Evolution temporelle des abondances des populations d'un peuplement théorique de dynamique régulée par différents processus écologiques (Barbault, 1992). **c** : la prédation. **d** : la compétition ou les perturbations ou les prédateurs et avec des ressources (K) fluctuantes. Les flèches figurent les processus écologiques. K est la capacité limite d'accueil pour le peuplement considéré.

4.1.3. Prédation

Les prédateurs et les parasites maintiennent chaque population proie et parasitée en dessous du seuil où les ressources deviennent limitantes (**Figure 3c**). L'abondance n'est pas influencée par les interactions compétitives entre les espèces d'un même niveau trophique. Dans ce cas, la composition du peuplement est constante et les fluctuations d'abondances sont faibles. La structure du peuplement est prévisible et le peuplement est éloigné de K.

Cette même image du peuplement peut être obtenue lorsque les populations sont contrôlées par des processus densité-dépendants immédiats sans interactions compétitives entre espèces d'un même niveau trophique. En effet, chaque population peut être limitée par ses ressources sans que le milieu soit saturé en espèces. Ceci serait observable dans le cas où l'évolution d'espèces capables de se spécialiser et de remplir les niches disponibles ne serait pas achevée ou dans le cas où les populations seraient distribuées par taches, ce qui réduit la probabilité d'une compétition entre espèces effective.

Overholtz et Tyler (1986) construisent un modèle multispécifique de l'assemblage de poissons démersaux du Banc Georges pour rechercher les causes des changements majeurs de structure en espèces entre 1963 et 1978. Ils montrent que la prédation, et la compétition, peuvent rendre compte des tendances historiques et suggèrent que ces interactions trophiques peuvent être responsables d'une part de la variabilité des espèces de cet assemblage.

4.1.4. Fluctuations de la capacité limite

Dans tous les cas, les ressources K peuvent être fluctuantes (**Figure 3d**). Dans le cas de peuplements régulés par la compétition, les fluctuations d'abondance des populations augmentent et suivent les fluctuations des ressources. Dans le cas d'un peuplement régulé par les perturbations, et dans le cas d'un peuplement régulé par la prédation, il n'y a pas de conséquences des fluctuations des ressources. Dans le cas d'un peuplement où chaque population est contrôlée par densité-dépendance indépendamment les unes des autres, les fluctuations d'abondance augmentent et suivent les fluctuations des ressources.

4.1.5. Limites de ce type d'approches

Barbault souligne que la typologie des processus écologiques de dynamique qu'il propose n'est pas figée. Tous les intermédiaires entre les types de régulation décrits sont théoriquement possibles. De plus, un peuplement peut passer d'un type de dynamique à un autre. Sa description se base en partie sur le niveau de variabilité (fortes fluctuations ou faibles) en relation avec un type de dynamique : une régulation par équilibre de compétition conduit à de faibles fluctuations, tandis qu'une régulation par les perturbations conduit à de fortes fluctuations. Toutefois, il a été démontré que pour des espèces en interaction trophique de faible intensité, par prédation, des effets indirects liés à la présence d'autres espèces peuvent augmenter l'amplitude des fluctuations d'abondance (McCann *et al.*, 1998; Berlow, 1999; Berlow *et al.*, 1999). Huisman et Weissing (1999) montrent aussi que, lorsque le nombre d'espèces en interaction est élevé, la compétition peut augmenter les fluctuations des espèces. Des fluctuations fortes sont donc observées pour un peuplement régulé par des interactions trophiques. De plus, Spencer et Collie (1997) mettent en évidence une relation entre la variabilité et la taille individuelle des espèces. Les niveaux de fluctuations des espèces ne sont

donc pas être un critère suffisant de détermination de la dynamique du peuplement. La situation du peuplement par rapport à K est un autre critère pour identifier la dynamique selon cette approche. Toutefois, il existe des difficultés pour évaluer la valeur de K dans les peuplements.

Dans tous les travaux concernant la dynamique des peuplements, l'interprétation est toujours discutée. En effet, dans le cas des analyses empiriques, les corrélations observées ne signifient pas nécessairement une relation de dépendance directe entre les variables. Dans le cas de la modélisation, les facteurs introduits dans le modèle sont choisis *a priori*. C'est la cohérence des simulations avec les observations qui permet de ne pas rejeter les facteurs pris en compte, mais on ne sait pas si d'autres facteurs auraient pu conduire aux mêmes résultats.

L'analyse de la dynamique des nombreuses populations constituant un peuplement s'avère donc peu fructueuse selon ce type d'approches. D'autres voies sont recherchées.

4.2. Approches multispécifiques

Une autre voie d'analyse de la dynamique des peuplements consiste à utiliser des descripteurs ou indicateurs multispécifiques. Il existe de plus dans ce cas, des hypothèses sur un impact de l'exploitation à l'échelle des peuplements. En effet, la plupart de ces analyses ont été réalisées par des auteurs dont l'objectif était de mettre en évidence un impact de l'exploitation. Une revue critique de leurs travaux est proposée ici.

4.2.1. Diversité spécifique

Les relations entre la diversité et la dynamique des peuplements ont été expliquées au paragraphe 2. Les travaux indiquant un effet possible de l'exploitation sur la diversité sont rapportés ici.

Pauly (1987) et Solow (1994) montrent une tendance décroissante de la valeur des indices de diversité spécifique de Hill (exponentiel de l'indice de diversité de Shannon), respectivement dans le Golfe de Thaïlande et sur le Banc Georges, qu'ils attribuent à un effet de la pêche. En revanche, les résultats de Greenstreet et Hall (1996) en Mer du Nord sont moins clairs. La différence entre les valeurs de diversité des années 1930 à 1950 et les valeurs de diversité des années actuelles n'est que très faible. Les indices de diversité spécifiques prennent en compte le nombre d'espèces (richesse spécifique) et la répartition des individus par espèce (équitabilité ou dominance). Il est donc difficile d'interpréter les variations de ces indices s'ils ne sont pas associés à d'autres indices multispécifiques.

4.2.2. Les spectres de taille

Platt et Denman (1977; 1978) et Cousins (1978; 1980) mettent en relation le nombre d'individus dans une classe de taille individuelle, toutes espèces confondues, avec la taille individuelle. Ces auteurs se basent sur le constat qu'un grand nombre de caractères vitaux sont liés à la taille (longévité, taux de reproduction, régime alimentaire) et que les individus des grandes espèces sont prédateurs d'individus d'espèces de taille inférieure pour expliquer la nature de la relation. Après transformation logarithmique de la valeur du nombre d'individus

et des valeurs de classes, ils trouvent une corrélation négative. Selon ces auteurs, ce spectre de taille ou de poids représente le transfert trophique d'énergie des petites classes vers les grandes. Selon Banse et Mosher (1980), Lavigne (1982), Platt (1985), et Thiebaut et Dickie (1992), la pente du spectre de poids individuel est donc un indice de la productivité. Platt et Denman (1978) donnent à la pente du spectre une valeur théorique moyenne de -1.22. Ils vérifient cette valeur par un exemple pris dans un écosystème pélagique en Mer des Sargasses.

Pope et Knights (1982), Pope *et al.* (1988) et Murawski et Idoine (1992) constatent une stabilité temporelle de la valeur annuelle de la pente du spectre en Mer du Nord, sur le Banc Feroe et sur le Banc Georges. Pourtant, dans le cas du Banc Georges, de forts changements de composition spécifique ont été observés. Certains stocks de gadidés se sont effondrés, tandis que les abondances de sélaciens ont augmenté. Ces changements auraient dû induire une modification des taux de transfert d'énergie, ce qui n'est pas traduit par les valeurs de la pente des spectres de taille (Murawski et Idoine, 1992). La stabilité temporelle de la pente du spectre pourrait indiquer l'existence de compensations entre les espèces.

Par ailleurs, les valeurs de pente sont différentes entre les écosystèmes cités. Une interprétation de ces différences est recherchée dans le régime d'exploitation. Dans le cas de la Mer du Nord, l'exploitation est plus forte pour les grands prédateurs que sur le Banc Georges, ce qui diminue le nombre d'individus dans les grandes classes de taille. En conséquence, la mortalité des proies diminuant, le nombre d'individus dans les petites classes de taille augmente. La valeur absolue de la pente est ainsi plus forte en Mer du Nord.

Enfin, une tendance décroissante de la valeur annuelle de la pente en Mer du Nord est observée (ICES, 1994; Rice et Gislason, 1996). Celle-ci est interprétée par l'exploitation. La pêche sélectionne les plus grands individus et permet un relâchement de la prédation sur les individus de petite taille, ce qui a pour effet d'augmenter la valeur absolue de la pente.

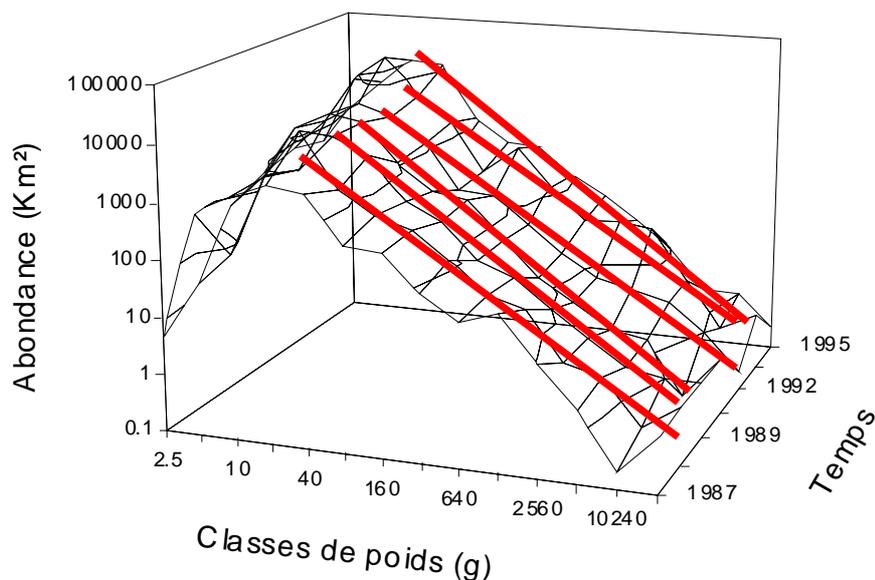


Figure 4.- Spectre multispécifique de poids individuel des poissons démersaux du golfe de Gascogne (strate bathymétrique 0-50m) présenté à titre d'exemple. L'abondance (traits fins) est reportée par classe de poids et un modèle linéaire est ajusté pour chaque campagne (traits rouges épais).

4.2.3. Modèle ECOPATH

Christensen et Pauly (1992) développent un modèle de transfert d'énergie par flux trophique entre les différents compartiments d'un écosystème (modèle ECOPATH). Il est constitué d'un système d'équations dont chacune décrit l'équilibre entre les entrées et sorties d'énergie pour chaque compartiment de telle sorte que :

$$\text{Consommation} + \text{Importations} = \text{Production} + \text{Respiration},$$

avec $\text{Production} = \text{Exportations} + \text{Mortalité par Prédation} + \text{Flux détritique}$.

Chaque équation contient quatre paramètres : la biomasse, la consommation, le taux de production et l'efficacité écotrophique (proportion de la production utilisée par la prédation et l'accumulation de biomasse).

Ainsi, une estimation de la production primaire nécessaire pour soutenir la consommation par chacun des compartiments peut être obtenue. De même la production primaire nécessaire pour soutenir les captures de poissons par la pêche peut être estimée à partir des captures par pêche et les transferts d'énergie dans le réseau trophique. Cette estimation de production primaire montre ainsi l'influence de l'exploitation sur les niveaux trophiques les plus bas. Elle fournit donc un indice de l'impact de l'exploitation à l'échelle du système. Christensen (1995) montre à partir de ce modèle que 29% de la production primaire sont nécessaires pour soutenir les débarquements de poissons en Mer du Nord. A titre de comparaison, dans les systèmes terrestres, 40% de la production primaire sont utilisés directement ou non par l'homme (Vitousek *et al.*, 1986).

4.2.4. Variabilité de biomasse totale

Hennemuth (1979), Murawski *et al.* (1991) et Duplisea *et al.* (1997) ont observé que les variations temporelles de la biomasse de groupes d'espèces de poissons démersaux étaient plus fortes que les variations de la biomasse totale sur le Banc Georges, dans le Golfe du Maine et sur le Plateau de la Nouvelle Ecosse (Scotian Shelf). Ils interprètent cette caractéristique selon l'hypothèse de limitation énergétique de Steele (1965) : il existe une capacité d'accueil du milieu conduisant à des interactions entre espèces. Dans ce cas, les compensations entre espèces se traduisent par une faible variabilité de biomasse totale comparée à celle des espèces. En fait, cette caractéristique est due à une propriété statistique et aux interactions entre espèces (Tilman, 2000). Pimm et Hyman (1987) discutent des effets théoriques de l'exploitation sur la variabilité totale à partir d'un modèle prédateur-proie (King et Pimm, 1983). Selon ces auteurs, une espèce qui disparaît est remplacée par une autre à cause des interactions de compétition, la biomasse totale reste donc stable. De plus, l'augmentation des interactions entre espèces aurait pour effet de stabiliser la biomasse totale du peuplement.

4.2.5. Courbes espèces-surface

Le nombre d'espèces nouvelles cumulées à chaque nouvelle aire échantillonnée constitue une courbe de raréfaction ou courbe espèces-surface. La pente des courbes de raréfaction linéarisées quantifie la ségrégation spatiale à l'échelle d'une région biogéographique et répond

à des processus écologiques : hétérogénéité des habitats, compétition et perturbations (Ricklefs, 1987; Caswell et Cohen, 1993; Huston, 1994; Rosenzweig, 1995). Une région homogène en terme d'habitat est caractérisée par une faible valeur de pente (**Figure 5**), tandis qu'une région hétérogène est caractérisée par une forte valeur (Shmida et Wilson, 1985).

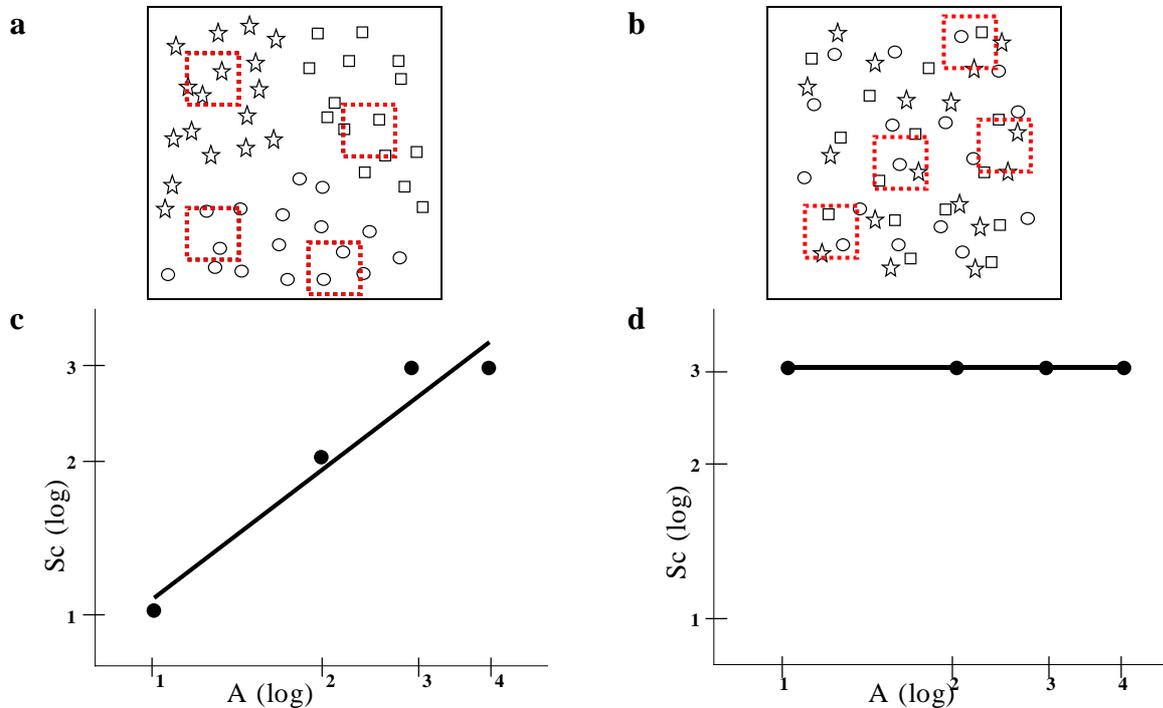


Figure 5.- Peuplements théoriques avec 3 espèces figurées par les cercles, étoiles et carrés; **a** : cas de forte ségrégation spatiale; **b** : faible ségrégation. Un échantillonnage, figuré par les carrés en traits pointillés rouges, permet de tracer les courbes espèces-surface. Le nombre d'espèces nouvelles dénombrées à chaque trait de chalut (Sc) est cumulé en fonction de la surface chalutée (A); **c** : dans le cas de forte ségrégation; **d** : cas de faible ségrégation. Un modèle linéaire est ajusté par regression.

Les interactions de compétition peuvent conduire à une ségrégation spatiale des espèces et augmenter ainsi la valeur de pente. En théorie, les perturbations permettent une meilleure coexistence en empêchant l'exclusion compétitive. Les perturbations ont donc pour effet de diminuer la valeur de la pente.

4.2.6. Analyses statistiques multivariées

Les analyses multivariées, telles que l'analyse en composantes principales, la classification hiérarchique, le positionnement multidimensionnel (MDS), permettent de mettre en évidence des similitudes de composition spécifique entre échantillons et de les classer selon leurs différences ou ressemblances. Les associations d'espèces ainsi décrites peuvent être comparées dans l'espace ou dans le temps pour déceler des changements de structure spécifique. Ces changements sont mis en relation avec l'exploitation par pêche (Pauly, 1987; Greenstreet et Hall, 1996).

4.2.7. Limites de ce type d'approches

Le premier objectif de cette étude est de mettre en évidence le rôle des interactions biotiques entre espèces dans la dynamique des peuplements. Parmi les méthodes d'analyses exposées précédemment, celles permettant de répondre à cet objectif doivent être choisies. L'adéquation de chacune de ces méthodes avec l'objectif choisi est discutée.

Dans le cas de l'analyse des indices de diversité spécifique, l'interprétation de la dynamique selon la théorie de Huston nécessite de mesurer la diversité de plusieurs peuplements. Ceux-ci sont alors situés dans les diagrammes présentés (**Figures 1 et 2**), afin de pouvoir attribuer les variations de diversité observées à une différence de dynamique. Une approche comparative, intégrant plusieurs descripteurs de diversité (y compris les stratégies démographiques) permet d'interpréter le rôle des perturbations et des interactions entre espèces. L'échelle de temps associée à des variations de la diversité semble cependant être assez grande, de l'ordre du siècle (Greenstreet et Hall, 1996).

L'hypothèse utilisée pour expliquer la structure des spectres de taille (décroissance linéaire du nombre d'individus quand les classes de tailles augmentent) est l'existence d'un flux trophique des petites classes de taille vers les grandes, soit des relations de prédation (Platt et Denman, 1977). La stabilité temporelle de la pente du spectre est expliquée par l'hypothèse de l'existence d'interactions densité-dépendantes entre espèces limitant la variabilité de la pente (Murawski et Idoine, 1992). L'hypothèse d'interactions entre espèces pour réguler la dynamique du peuplement est évoquée. Cette approche peut donc être utilisée pour tester leur existence.

Le modèle ECOPATH présuppose l'existence d'un flux trophique structurant le peuplement et sa dynamique. Seules les interactions trophiques (de prédation) sont prises en compte. Il ne peut donc pas être utilisé à cette étape de l'analyse pour vérifier l'existence d'interactions biotiques entre les espèces.

Dès 1984, Beddington soulignait l'intérêt d'analyses comparées de la variabilité de biomasse totale et de variabilité des espèces pour la dynamique des peuplements. En effet, la stabilité de la biomasse totale dépend notamment des interactions biotiques entre les espèces. Cette méthode s'est avérée fructueuse pour analyser la dynamique des peuplements dans le domaine terrestre. Elle est peu utilisée dans le domaine marin et reste à tester.

Plusieurs processus écologiques sont susceptibles de faire varier la pente des courbes espèces-surface linéarisées. Une simple comparaison des pentes de plusieurs peuplements ne permettrait pas de discriminer le rôle respectif de l'hétérogénéité des habitats, des interactions entre espèces et des perturbations. Toutefois, associée avec une autre approche, ce type d'analyse peut apporter des arguments supplémentaires.

Les analyses multivariées sont sensibles à des modifications qui ne sont pas toujours significatives pour la structure du peuplement (Hall, 1999). En effet, un changement d'abondance relative de deux espèces parmi les plus rares en Mer du Nord induit des différences statistiquement significatives à partir de ce type de méthode (Greenstreet et Hall, 1996). De plus, il n'y a pas d'hypothèses sur la dynamique des populations et peuplements dans ce type d'approche. Elles sont donc peu adaptées pour notre analyse.

4.3. Approches retenues

L'analyse des interactions entre espèces a été identifiée comme nécessaire selon l'état actuel des connaissances et des hypothèses sur les effets indirects de l'exploitation. L'analyse de la dynamique des peuplements à partir de la dynamique de toutes les espèces présentes est trop limitée (une même image de la cinétique des espèces peut être donnée par plusieurs types de dynamique). En revanche, la diversité, la variabilité des spectres de taille et de la biomasse totale et la pente des courbes espèces-surface, sont des approches qui s'appuient pour partie sur l'existence d'interactions entre espèces significatives dans la dynamique des peuplements. Ces approches sont donc retenues pour l'analyse des interactions.

5. DISCUSSION

Rôle des interactions biotiques

Trois facteurs justifient la nécessité de mettre en évidence l'existence d'un rôle des interactions entre espèces significatif dans la dynamique des peuplements :

- 1) les interactions sont un facteur de la dynamique de diversité,
- 2) de leur rôle significatif dépendent les effets indirects de l'exploitation,
- 3) elles sont présumées dans un certain nombre d'approches multispécifiques utilisées.

Des méthodes d'analyse de la dynamique des peuplements ont donc été cherchées dans cette optique.

Mise en évidence des interactions biotiques

Il existe peu de démonstrations claires de l'existence de relations trophiques significatives dans la dynamique des peuplements selon l'analyse d'un groupe de populations. De même l'existence d'effets indirects de l'exploitation, basée sur des relations trophiques, n'est pas clairement démontrée non plus. En effet, en plus des limites méthodologiques, trois facteurs sont susceptibles de masquer les interactions entre espèces et les effets indirects lorsqu'ils sont étudiés sur un petit nombre d'espèces :

- 1) Chaque espèce est en relation trophique avec un grand nombre d'espèces dans le peuplement. Duplisea *et al.* (1997) discutent en effet de la possibilité de remplacement diffus entre les espèces plutôt que de tendances de remplacement d'une espèce par une autre. De même, la prédation peut être diffuse : un prédateur a plusieurs proies, et chaque espèce peut être la proie de plusieurs prédateurs (Hixon, 1991).
- 2) L'existence d'interactions faibles entre espèces : l'amplitude et l'effet d'une espèce sur une autre (positif ou négatif) peuvent varier selon la présence d'une troisième. Ainsi, si l'étude porte sur les deux premières espèces, sans prendre en compte la troisième, les effets moyens de telles relations apparaissent donc nuls malgré leur existence (McCann *et al.*, 1998).
- 3) Des engins de pêche tels que le chalut manquent de sélectivité. La pression de pêche s'exerce donc sur un ensemble d'espèces plutôt que sur une seule, même si elle est ciblée.

Une approche multispécifique est donc nécessaire pour mettre en évidence des effets indirects.

Approches multispécifiques

Des approches multispécifiques adéquates sont identifiées. L'analyse de la diversité doit être réalisée selon plusieurs descripteurs pour déterminer le rôle respectif des interactions et des perturbations. L'analyse de la variabilité de biomasse et de la variabilité de la pente des spectres de taille de plusieurs peuplements, permettrait de comparer le rôle des interactions trophiques dans leur dynamique. Outre l'hétérogénéité des habitats, l'analyse de la pente des

courbes espèces-surface permet de comparer le rôle respectif des interactions entre espèces et des perturbations.

Hypothèse d'une altération du rôle des interactions par l'exploitation

Dans les peuplements régulés par des interactions entre espèces, une prédation intense et continue peut altérer l'intensité des interactions compétitives et autoriser la coexistence des espèces en compétition (Levine, 1976; Vandermeer, 1980; Huston, 1994). Dans ce type de peuplement, une augmentation des interactions stabilise la biomasse totale (King et Pimm, 1983). Une conséquence de ces hypothèses est déduite : l'exploitation par pêche, "super-prédation" pourrait diminuer les compensations et augmenter la coexistence locale d'espèces compétitives. Ainsi, la variabilité de biomasse totale et de la pente du spectre de taille devrait être plus forte dans les peuplements les plus exploités. De plus, la pente des courbes espèces-surface, mesurant le degré de ségrégation spatiale, pourrait être plus faible dans le cas d'une coexistence locale accrue par l'exploitation.

6. CONCLUSION

L'analyse de la diversité de plusieurs peuplements selon plusieurs indices permet d'en caractériser globalement la dynamique.

Vérifier que la variabilité temporelle de la biomasse totale et de la pente du spectre est plus forte dans les peuplements les plus exploités et vérifier que la ségrégation spatiale est plus faible, permettrait de conclure que les interactions entre espèces sont significatives dans la dynamique des peuplements et que l'exploitation diminue ces interactions. Les conséquences de ces modifications sur la diversité pourront alors être discutées.

Un indice d'exploitation doit être défini à l'échelle d'un peuplement. Le rôle comparé des interactions pour différents peuplements pourra alors être mis en relation avec cet indice.

2^{ème} PARTIE
INDICE D'EXPLOITATION

1. INTRODUCTION

Les peuplements de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion sont exploités par la pêche depuis longtemps. Cette exploitation est susceptible d'induire ou d'avoir induit des modifications de structure et dynamique des peuplements. L'exploitation doit donc être prise en compte dans leur analyse.

L'exploitation dans ces deux régions est traduite par les activités de pêche et l'état des principaux stocks.

Pour comparer le niveau d'exploitation des régions, un indice doit être défini. Cet indice doit indiquer la pression d'exploitation subie par l'ensemble du peuplement de poissons démersaux. Il s'agit donc d'une mortalité par pêche subie par le peuplement.

Une analyse bibliographique permet de trouver deux indices. Le premier (Bianchi *et al.*, 2000), est le rapport de la production par pêche d'espèces cibles à la biomasse totale des stocks estimée par les groupes d'évaluation des stocks exploités de l'ICES (International Council for the Exploration of the Sea). Il est utilisé par les auteurs pour mettre en relation des caractéristiques de peuplements avec un indicateur de mortalité par pêche. Toutefois, la biomasse totale des stocks est estimée pour cinq espèces seulement dans le golfe de Gascogne. Dans le golfe du Lion, il n'y a pas d'évaluation par l'ICES. Le nombre de stocks estimés est trop faible pour utiliser un tel indice. Le deuxième indice est le rapport de la production par pêche rapportée à la surface du plateau continental de la région exploitée (Caddy *et al.*, 1995). Il est utilisé par les auteurs comme un indicateur de la productivité d'une région mais ils reconnaissent qu'il peut être un indicateur d'une mortalité par pêche cette échelle. Ce deuxième indice est le seul qui convienne pour les deux golfes. Il est donc retenu.

2. L'EXPLOITATION PAR PECHE

2.1. Le golfe de Gascogne

Les flottilles

Pour le golfe de Gascogne, les débarquements des espèces démersales représentaient, en moyenne entre 1974 et 1983, 40% des débarquements. Les pêcheries françaises et espagnoles exploitant le golfe de Gascogne sont constituées de trois groupes : la petite pêche, la pêche côtière et la pêche hauturière (artisans et industriels). Ces groupes peuvent être qualifiés de multispécifiques et multimétiers. La distribution géographique de leur effort de pêche change selon les groupes. Les trois catégories exploitent les espèces démersales, à la côte ou plus au large.

Etat des stocks

En 1988, Dardignac concluait que les ressources du golfe de Gascogne, bien que mésexploitées, n'étaient pas en danger immédiat. Le principal problème semblait alors provenir de captures importantes de juvéniles par les chalutiers. Cependant, une tendance significative de diminution de la biomasse féconde des stocks de merlu, *Merluccius merluccius*, de cardine, *Lepidorhombus whiffiagonis*, et de baudroie noire, *Lophius budegassa*, est observée depuis la deuxième moitié des années 1980. Ces stocks sont actuellement surexploités (ICES, 1999).

2.2. Le golfe du Lion

Les flottilles

Pour le golfe du Lion, les poissons démersaux constituent 25% des débarquements en tonnage et 70% de la valeur commerciale totale. L'exploitation est très souvent multispécifique et multi-engins. Trois grands types de métiers sont distingués (Farrugio, 1989) : les chalutiers, les thoniers sardiniens et les petits métiers. Les chalutiers exploitent les espèces démersales et les petites espèces pélagiques dans l'ensemble du golfe du Lion. Plus des trois quarts des débarquements d'espèces démersales sont réalisés par les chalutiers (FAO, 1988). Les petits métiers, catégorie de navires de petite taille, exploitent les espèces démersales dans la zone côtière avec plusieurs types d'engin. Il existe aussi une flottille de fileyeurs exploitant le merlu.

Etat des stocks

Les diagnostics sur l'état de l'ensemble des ressources démersales exploitées dans le golfe du Lion (FAO, 1988) et sur l'état de stocks particuliers comme le merlu, *Merluccius merluccius*, (Aldebert et Carriès, 1988; Aldebert *et al.*, 1992; Aldebert et Recasens, 1996), la daurade, *Sparus aurata*, et la sole, *Solea vulgaris*, (Farrugio et Le Corre, 1996) font état d'une forte pression d'exploitation.

3. INDICE D'EXPLOITATION

Un indice d'exploitation est défini afin de mettre les caractéristiques de dynamique des peuplements en relation avec le niveau d'exploitation par la pêche.

3.1. Données

Pour le golfe du Lion, les données de débarquements annuels en poissons démersaux couvrent la période de 1983 à 1989 (FAO, 1991). Pour le golfe de Gascogne, elles couvrent la période de 1982 à 1984 (Dardignac, 1988).

Pour avoir une gamme plus large de comparaison, d'autres peuplements sont intégrés dans les analyses. Les débarquements annuels en poissons démersaux provenant d'autres régions sont utilisés dans cette optique. Pour le plateau de Nouvelle-Ecosse, ces données couvrent la période de 1994 à 1995 (<http://www.nafo.ca>). Pour le plateau de Guyane Française, les débarquements en poissons démersaux sont estimés pour l'année 1993, à partir des prises accessoires des chalutiers crevettiers et des débarquements de la pêcherie côtière des petits métiers (Lemoine *et al.*, 1982; Blanchard, 1996; Blanchard, sous presse). Pour la Mer du Nord, les débarquements de l'année 1988 (ICES, 1992) sont utilisés.

3.2. Méthode

Relation entre captures et effort de pêche

Une relation entre les captures et l'effort de pêche par unité de surface pour les espèces démersales de la Méditerranée occidentale et centrale est établie par Charbonnier et Garcia (1985, cités par Caddy, 1999) (**Figure 6**). Une relation similaire est établie pour les espèces de poissons pélagiques dans cette même région. Les captures sont estimées en tonnes par km² et l'effort de pêche en puissance motrice (en Kw) par km².

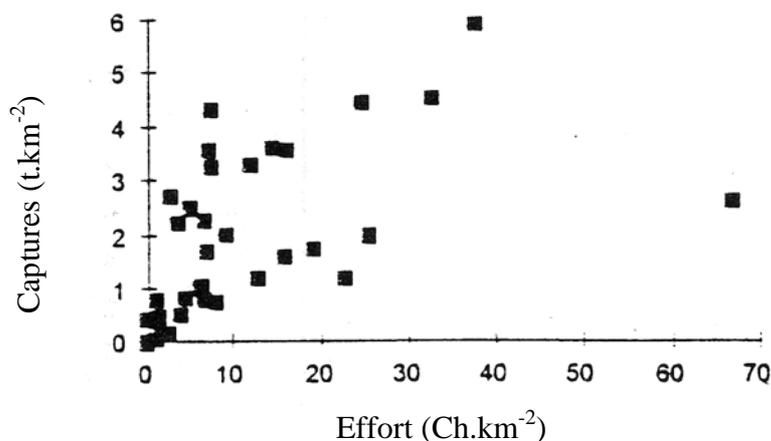


Figure 6.- Relation entre les captures et l'effort par unité de surface estimés pour les espèces de poissons démersaux de la Méditerranée occidentale et centrale (Charbonnier et Garcia, 1985; Caddy, 1999).

Les débarquements augmentent en proportion de la puissance motrice par unité de surface. Les débarquements totaux d'une région rapportés à la surface de cette région peuvent donc servir d'estimateur global de l'effort de pêche. Cet estimateur est appelé ici indice d'exploitation.

L'indice d'exploitation

On considère ici que les débarquements par unité de surface sont comparables entre régions. Ils mesurent ce qui est prélevé du peuplement par la pêche. Plus l'indice d'exploitation est élevé, plus la région est exploitée.

L'indice d'exploitation est calculé pour le golfe du Lion, le golfe de Gascogne, le plateau de Guyane Française, le plateau de Nouvelle-Ecosse et la Mer du Nord. Pour le golfe du Lion, le golfe de Gascogne et le plateau de Nouvelle-Ecosse, l'indice est estimé par la valeur moyenne des débarquements annuels sur l'ensemble des années de la série temporelle disponible, divisée par leur surface respective. Pour le plateau de Guyane Française et la Mer du Nord l'indice est estimé à partir d'une seule année de données.

3.3. Résultats

L'indice d'exploitation est calculé pour cinq régions à partir des valeurs de production par pêche et de la surface de la région concernée (**Tableau 1**).

Tableau 1- Valeurs de l'indice d'exploitation : rapport de la production par pêche à la surface de la région.

| Région | Production par pêche (tonnes) | Période considérée | Surface de la région (km ²) | Indice d'exploitation (t.km ⁻²) |
|-----------------------------|-------------------------------|--------------------|---|---|
| golfe de Gascogne | 64499 | 1982-1984 | 170000 | 0,38 |
| golfe du Lion | 11860 | 1983-1989 | 14000 | 0,85 |
| plateau de Nouvelle-Ecosse | 73748 | 1994-1995 | 370000 | 0,2 |
| plateau de Guyane Française | 30518 | 1993 | 40000 | 0,76 |
| Mer du Nord | 1140000 | 1988 | 570000 | 2 |

La région la plus exploitée est la Mer du Nord, avec 2 t.km⁻², puis suivent, par ordre décroissant d'indice d'exploitation, le golfe du Lion, avec un indice de 0,85 t.km⁻², le plateau de Guyane Française, 0,76 t.km⁻², le golfe de Gascogne, 0,38 t.km⁻², et le plateau de Nouvelle-Ecosse, 0,2 t.km⁻², qui est la région la moins exploitée selon cet indice.

La valeur de l'indice d'exploitation calculée pour le golfe du Lion est un peu plus de deux fois supérieure à la valeur de l'indice calculée pour le golfe de Gascogne.

3.4. Discussion

Tel qu'il est calculé, cet indice est très global. Il permet de comparer des grandes régions géographiques et non de comparer des sous-ensembles au sein d'une même région. Toutefois, on peut s'attendre à ce qu'il existe plus de différences des caractéristiques de la dynamique des peuplements entre plusieurs régions, qu'au sein d'une même région. Dans un premier temps, ce sont donc les différences des caractéristiques de dynamique entre régions que nous tentons d'expliquer par l'exploitation. Le mode de calcul de l'indice est donc adaptée à l'échelle demandée pour cette première approche. Il conviendrait dans un deuxième temps de comparer ces indices pour des périodes de temps plus longues pour avoir une évolution temporelle de l'indice plutôt qu'une image ponctuelle.

L'indice d'exploitation est validé par la relation entre les débarquements et l'effort (les deux variables étant divisées par la surface de la région concernée) en Méditerranée. Dans un premier temps, cette relation n'a pas été recherchée pour les autres régions. En effet, il est sous-entendu que les biomasses totales sans exploitation sont en relation directe avec la surface de l'aire de distributions des populations concernées. Cette hypothèse est vraie dans la mesure où ce sont de grands ensembles géographiques qui sont comparés. Ainsi, il peut y avoir de forts écarts locaux de conditions de production et de biomasse, mais à une échelle plus globale, ces différences peuvent être négligées devant les différences de niveaux de pression de pêche. En revanche, un autre indice est nécessaire pour comparer une pression subie par le peuplement à une échelle plus fine. Toutefois, il n'est pas évident qu'une échelle spatiale plus fine corresponde à l'échelle de fonctionnement du peuplement. Un tel indice n'est donc pas cherché ici.

La valeur de l'indice d'exploitation calculée pour le golfe du Lion est un peu plus de deux fois supérieure à la valeur de l'indice calculée pour le golfe de Gascogne. Ainsi, des différences dans les caractéristiques de la dynamique des peuplements liées à la différence de niveau de pression de pêche sont attendues.

Les valeurs de l'indice d'exploitation calculées ici et les valeurs calculées par Caddy *et al.* (1995, 1998) sont du même ordre de grandeur. Cependant, ils observent une augmentation de l'indice au cours du temps en Méditerranée. Pour ces auteurs, cette augmentation serait due soit à l'effort de pêche croissant, soit à une plus forte biomasse des populations suite à un enrichissement en nutriments apportés par les eaux de ruissellement. Si l'enrichissement en nutriments est à l'origine de la forte valeur de notre indice d'exploitation dans le golfe du Lion, celui-ci n'indiquerait plus une intensité de pêche élevée dans cette région mais une plus forte production locale du milieu. Lorsque les trois dernières années concernées par cette augmentation sont retirées de la série temporelle, l'indice de pression de pêche diminue et passe de 0,85 à 0,61 t.km⁻². Cette valeur reste supérieure à la valeur calculée dans le golfe de Gascogne et est légèrement plus faible que la valeur calculée pour le plateau de Guyane Française. Cela inverse seulement l'ordre des valeurs entre le golfe du Lion et le plateau de Guyane.

4. CONCLUSION

L'indice d'exploitation calculé montre que la pression de pêche est plus forte dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. Des différences de structure de diversité et de dynamique dues à l'exploitation peuvent être attendues à l'échelle écologique.

L'indice pourrait être amélioré en comparant des séries temporelles plus longues et des valeurs de débarquements plus précises. De plus l'existence d'une relation entre les débarquements par unité de surface et l'effort de pêche par unité de surface devra être vérifiée dans les cas d'autres régions que la Mer Méditerranée. Toutefois, dans une première approche cet indice global doit suffire pour montrer l'existence de tendances de modifications de la dynamique en relation avec l'exploitation si elles existent. Dans une deuxième approche, qui n'est pas réalisée dans cette thèse, l'amélioration de l'indice permettrait d'obtenir des informations quantitatives sur l'impact de l'exploitation sur la dynamique des peuplements.

3^{ème} PARTIE

**STRUCTURE DE DIVERSITE SPECIFIQUE DES PEUPEMENTS DE POISSONS
DEMERSAUX DU GOLFE DE GASCOGNE ET DU GOLFE DU LION**

INTRODUCTION

Les caractéristiques de diversité du golfe de Gascogne et du golfe du Lion sont comparées pour en interpréter la dynamique. Cette partie est constituée d'un article publié dans la revue "Aquatic Living Resources" (volume 14, pages 29-40).

La diversité d'un peuplement dépendant pour partie de son histoire biogéographique, les principales caractéristiques biogéographiques de ces deux régions sont résumées à partir d'une analyse bibliographique. Les différences de diversité et de dynamique pourront alors être interprétées selon l'exploitation et la biogéographie.

Les données utilisées dans cette analyse sont issues de campagnes scientifiques de chalutage de fond réalisées entre 1983 et 1997 dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion. Les protocoles expérimentaux des campagnes et les données sont décrits en annexe II.

BIOGEOGRAPHIE

L'histoire évolutive de la faune constitue la biogéographie ou zoogéographie. L'histoire biogéographique des régions Atlantique Nord-Est et Méditerranée, dans lesquelles le golfe de Gascogne et le golfe du Lion sont situés, est résumée dans cette partie à partir des travaux de Briggs (1974) et de Boucher (1985). Ainsi des divergences dans les histoires biogéographiques pourraient être un facteur explicatif de la différence de structure de diversité entre les deux régions. Les résultats à l'échelle écologique pourront ainsi être resitués dans leur contexte historique.

Les courants

Dans la partie Nord-Est de l'Océan Atlantique, le courant (ou dérive) Nord Atlantique, d'eau relativement chaude, se sépare en deux bras, un remontant vers le nord au long de la côte européenne et l'autre descendant vers le sud, formant le courant des Canaries qui longe la côte Nord-Ouest africaine. Un courant de surface, issu de la dérive Nord Atlantique passe le détroit de Gibraltar d'ouest en est, pour entrer en Mer Méditerranée. Il longe la côte Nord africaine, remonte au nord à l'est du bassin méditerranéen et longe la côte sud européenne d'est en ouest. Un équilibre entre la Mer Méditerranée et l'Océan Atlantique est maintenu par un courant de fond de forte salinité qui passe d'est en ouest par le détroit de Gibraltar.

Distribution de la faune

La région Méditerranéenne-Atlantique appartient à la province tempérée nord-est atlantique (**Figure 7**). La sous-province chaude méditerranéenne a son équivalent en atlantique, c'est la sous-province chaude lusitanienne, des Canaries et Açores jusqu'au nord de la péninsule ibérique (St Jean de Luz). Le golfe de Gascogne appartient à la sous-province tempérée moyenne, mais c'est une région qui est une zone de transition entre la sous-province lusitanienne et la sous-province tempérée moyenne (boréale) qui n'apparaît réellement qu'au nord du golfe de Gascogne (Glémarec, 1988).

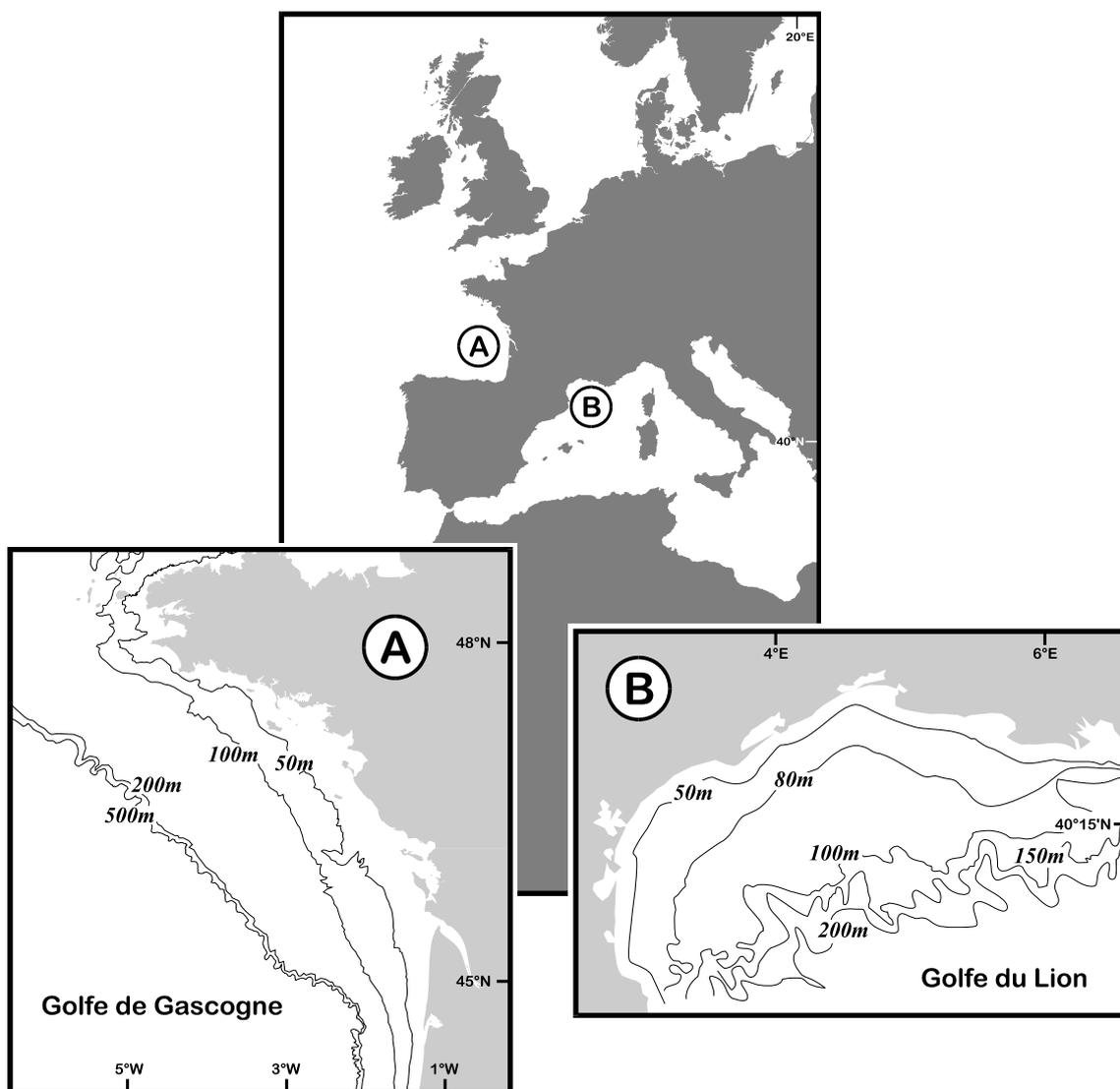


Figure 7.- Situation géographique et bathymétrie du golfe de Gascogne (A), et du golfe du Lion (B).

Tortonese (cité par Briggs) compare la faune ichthyologique de la côte atlantique (Portugal) à celle de la Mer Méditerranée. Il dénombre 362 espèces à la côte en Méditerranée pour 248 au Portugal. Seules 30 espèces trouvées au Portugal ne sont pas répertoriées en Méditerranée. Parmi ces 30, 17 sont distribuées vers le nord, dans des eaux plus froides, 9 sont des espèces tempérées à affinité chaude qui atteignent la limite nord de leur distribution au Portugal et 3 peuvent être qualifiées d'espèces tempérées au sens large ou tempérées chaudes. Si la plupart des espèces tropicales atteignent leur limite nord à Gibraltar, on peut encore trouver quelques espèces tempérées chaudes dans le golfe de Gascogne, ce qui confirme le caractère transitoire de ce secteur. Par ailleurs, l'ouverture du canal de Suez entre la Mer Rouge et la Mer Méditerranée en 1869 a permis une migration (qualifiée de migration "Lessepsienne") d'espèces depuis l'Océan Indien vers la Méditerranée. Toutefois, ces espèces sont plutôt confinées dans le bassin levantin ou dans la partie sud du bassin occidental de la Méditerranée et concernent peu le golfe du Lion.

La Méditerranée est donc plus riche en espèces que la côte Atlantique, avec près de 40% d'espèces endémiques, ce qui est un pourcentage élevé par rapport à bien des groupes d'invertébrés. Ainsi, Briggs (*op. cit.*) pose l'hypothèse que le bassin méditerranéen a probablement été le centre originel pour l'émergence d'une faune tempérée d'origine chaude qui a pu ensuite gagner des latitudes plus importantes dans l'atlantique nord-est.

Une approche de la dynamique des peuplements de poissons démersaux exploités : analyse comparée de la diversité spécifique dans le golfe de Gascogne (Océan Atlantique) et dans le golfe du Lion (Mer Méditerranée)¹

1. INTRODUCTION

Des méthodes de mesure de la biodiversité permettant d'établir un diagnostic de l'état des peuplements exploités sont recherchées. Dans cette perspective, les principaux indicateurs de la diversité spécifique utilisés sont les indices de diversité spécifique de Shannon et de Hill, les indices de dominance, les courbes K-dominance, la richesse spécifique (Chesney et Iglesias, 1979; Rodriguez-Capetillo *et al.*, 1987; McClanahan et Shafir, 1990; Solow, 1994; D'Onghia *et al.*, 1996; Greenstreet et Hall, 1996; Pauly et Martosubroto, 1996; Rice et Gislason, 1996; Xianshi et Qisheng, 1996; Aldebert, 1997; Arruda *et al.*, 1998; Ungaro *et al.*, 1998; Lekve *et al.*, 1999).

Selon Hall (1999), il existe des difficultés d'interprétation écologique des résultats, parfois divergents, intégrant un effet de l'exploitation par pêche. En effet, ces travaux ne prennent en compte que les variations spatiales de la diversité ou les variations temporelles. Or Beukema (1988) montre pour le système intertidal néerlandais, que la variabilité temporelle peut être aussi forte que la variabilité spatiale. Il apparaît donc nécessaire de prendre en compte les variations spatiales et temporelles de la diversité.

Frontier et Pichod-Viale (1991) donnent une interprétation de la dynamique des peuplements à partir de la structure de diversité spécifique selon une succession écologique. Un peuplement au stade pionnier, soumis à perturbations, est constitué d'un nombre relativement faible d'espèces à multiplication rapide. Si les perturbations cessent, le peuplement se diversifie par apparition d'espèces à croissance plus lente, c'est le stade mature. Selon ces auteurs, les traits démographiques des espèces dominantes sont un des facteurs qui permet l'interprétation de la structure de diversité. Les traits démographiques utilisés en complément des indices de diversité spécifique pourraient donc contribuer à l'interprétation des observations et à établir un diagnostic.

L'objectif de ce travail est d'évaluer la capacité des indices de diversité spécifique utilisés par les auteurs cités, complétés des traits démographiques des espèces, à porter un diagnostic :

- I) sur la dynamique des peuplements
- II) sur l'impact de l'exploitation.

Pour cela, l'existence de tendances temporelles ou spatiales, de variations de la diversité des poissons démersaux à l'échelle d'une décennie dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne est recherchée. La possibilité de mettre ces tendances en relation avec l'exploitation est discutée. Les données de campagnes de chalutage scientifique menées de 1983 à 1997 sont utilisées pour analyser les variations de la diversité dans les différents assemblages d'espèces du golfe du Lion et du golfe de Gascogne. Les indices de diversité spécifique utilisés sont les indices de Hill (1973) et les courbes K-dominance (Lambshead *et al.*, 1983; Warwick, 1986). Les traits démographiques, longévité et l'âge de première ponte (Adams, 1980) des espèces dominantes dans chaque assemblage sont établis.

¹ Titre de l'article publié par F. Blanchard dans la revue "Aquatic Living Resources", 14 (2001) : 29-40.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Données

Deux séries de données indépendantes sont utilisées. La première série est issue de 7 campagnes scientifiques de chalutage de fond (EVHOE) menées dans le golfe de Gascogne, en octobre et novembre, de 1987 à 1990, en 1992, 1994 et 1995. De 101 à 142 traits de chalut sont réalisés pendant chaque campagne. La seconde série est issue de 9 campagnes scientifiques de chalutage de fond (CHALIST et MEDITS) menées dans le golfe du Lion en mai et juin 1983, puis de 1985 à 1987, en 1992 et de 1994 à 1997. De 57 à 110 traits de chalut sont réalisés pendant chaque campagne. Seules les espèces démersales communes aux échantillonnages CHALIST et MEDITS sont retenues dans nos analyses pour le golfe du Lion. L'échantillonnage ne ciblant pas les espèces pélagiques, celles-ci ne sont prises en compte pour aucune des campagnes.

Les stations sont réparties aléatoirement dans des strates définies selon la profondeur de 10 à 600 m. Le nombre de stations est le même dans chaque strate. Le protocole d'échantillonnage des campagnes EVHOE est décrit par Amara *et al.* (1998). Les protocoles d'échantillonnage des campagnes CHALIST et MEDITS sont décrits respectivement par Gaertner *et al.* (1998) et Bertrand *et al.* (1997). Plus de détails sont donnés en **annexe II**.

2.2. Répartition géographique des assemblages

Gaertner *et al.* (1998) montrent par analyse factorielle et classification hiérarchique que le peuplement de poissons démersaux du golfe du Lion est constitué de plusieurs assemblages d'espèces. De même Poulard et Boucher (1997) et Souissi *et al.* (sous presse) définissent plusieurs assemblages d'espèces au sein du peuplement de poissons démersaux du golfe de Gascogne. Le nombre d'assemblages défini dépend du choix de niveau de coupure du dendrogramme obtenu. Une coupure en trois assemblages est retenue par Gaertner *et al.* (*op. cit.*) : un assemblage côtier de 0 à 80 m, un assemblage du plateau de 80 à 150 m et un assemblage de la pente continentale au-delà de 150 m. Ce niveau de coupure, cohérent avec les résultats de Poulard et Boucher (*op. cit.*) pour le golfe de Gascogne, est retenu ici. En effet, ce gradient bathymétrique pourrait induire un gradient de conditions susceptibles de faire varier la diversité spécifique entre les assemblages indépendamment d'un effet de l'exploitation. L'effet de l'exploitation sur la diversité risquerait donc d'être masqué par la variabilité spatiale de la diversité due au gradient bathymétrique. Ainsi, les variations temporelles de la diversité sont établies pour chacun de ces six assemblages d'espèces.

2.3. Indices de diversité

Dans les travaux récents concernant la Mer du Nord, les indices de diversité de Hill, N1 (exponentielle de l'indice H' de Shannon) et N2 (réciproque de l'indice de Simpson) ont été choisis (Greenstreet et Hall, 1996) pour leur complémentarité. En effet, l'indice N2 est plus sensible aux espèces les plus abondantes tandis que N1 l'est moins car il est pondéré par le logarithme de chaque proportion (Hill, 1973). N1 et N2 dépendent de la richesse spécifique S, nombre d'espèces, et de la régularité J' de répartition des individus en espèces. J' est égal à 1 quand toutes les proportions sont identiques.

$$N1 = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) \quad (1),$$

$$N2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad (2),$$

$$J' = \frac{\ln N1}{\ln S} \quad (3)$$

avec p_i , proportion de l'espèce i en abondance et S le nombre d'espèces dans l'échantillon.

L'indice de diversité $N1$ et la richesse spécifique sont sensibles à l'effort d'échantillonnage, mais pas $N2$ (Hill, 1973; Lande, 1996). L'effort n'est pas le même dans les six assemblages définis. La méthode de raréfaction classiquement utilisée permet de modéliser les relations entre la richesse spécifique S , l'indice $N1$ et l'effort d'échantillonnage f . Ainsi, les valeurs de S et $N1$ sont calculées pour un effort identique entre campagnes et assemblages (Lande, *op. cit.*; Warwick et Clarke, 1995) (**voir l'encadré 1**).

Les différences entre les années et entre les assemblages sont testées par analyse de variance à deux critères de l'indice $N1$, $N2$, S et J' (Scherrer, 1983). Lorsque des différences sont significatives, un test des rangs multiples basé sur la plus petite différence significative permet de classer les valeurs (Scherrer, 1983).

2.4. Courbes K-dominance

En complément de ces mesures univariées, la représentation graphique des distributions de fréquence cumulée par ordre décroissant des espèces en abondance et en biomasse est présentée. Les travaux de Warwick (1986), de Warwick *et al.* (1987) et de Warwick et Clarke (1991) montrent que dans un système non perturbé (dit mature), la courbe de biomasse est plus élevée que la courbe d'abondance, indiquant un assemblage dominé par des espèces dont les individus sont peu nombreux mais de forte masse corporelle. A l'inverse, dans un système perturbé, la courbe de biomasse est moins élevée que la courbe d'abondance, indiquant un assemblage dominé par des espèces dont les individus sont nombreux mais de faible masse.

Les perturbations auxquelles ces auteurs se réfèrent sont de plusieurs types pour des communautés macrobenthiques : physiques (action mécanique de la houle), biologiques (modification du sédiment par un bivalve) et dues à une source de pollution.

Ces distributions sont calculées par campagne, pour l'ensemble des traits de chalut agrégés par assemblage. Le régime de perturbations de chaque assemblage est déterminé à partir des distributions moyennes. La représentation graphique des distributions par campagne permet d'établir une éventuelle évolution temporelle.

Les modèles de raréfaction sont de la forme :

$$S = a \log (f) + b \quad (4),$$

$$H' = H_{\max} (1 - \exp(-c (f-d))) \quad (5),$$

avec a, b, c, d, constantes, f, le nombre de traits de chalut, H', l'indice de Shannon (lnN1) et Hmax, la valeur maximale calculée. La relation (4) est ajustée par régression linéaire et la relation (5), modèle asymptotique, est ajustée avec l'algorithme de Marcardt. Le critère d'ajustement utilisé classiquement est le coefficient de détermination R². N1 et S sont estimés à partir de ces modèles pour chaque année et assemblage.

Paramètres du modèle (4) ajusté par année dans les trois assemblages des deux régions.

| | Année | Côte | | | Plateau | | | Pente | | |
|-------------------|-------|------|------|----------------|---------|------|----------------|-------|------|----------------|
| | | a | b | R ² | a | b | R ² | a | b | R ² |
| golfe du Lion | 1983 | 32,1 | 13,5 | 0,95 | 23,5 | 25 | 0,97 | 19,8 | 27,2 | 0,97 |
| | 1985 | 30,1 | 5,7 | 0,98 | 23,1 | 27,3 | 0,96 | - | - | - |
| | 1986 | 26,6 | 11,4 | 0,97 | 24,7 | 14,2 | 0,96 | 23,3 | 22,9 | 0,93 |
| | 1987 | 23,4 | 16,3 | 0,92 | 21,8 | 8,9 | 0,93 | - | - | - |
| | 1992 | 23,5 | 14,9 | 0,97 | 27 | 10,5 | 0,95 | - | - | - |
| | 1994 | 25,5 | 20,6 | 0,94 | 32,8 | 17,8 | 0,97 | 11,2 | 26,1 | 0,86 |
| | 1995 | 23,6 | 22,1 | 0,97 | 29,3 | 21,6 | 0,98 | 14,2 | 20,5 | 0,87 |
| | 1996 | 28 | 16,6 | 0,97 | 29,4 | 19,5 | 0,98 | 17 | 26,3 | 0,89 |
| golfe de Gascogne | 1987 | 43,9 | 6,3 | 0,91 | 30,6 | 6,8 | 0,97 | 16,4 | 13,1 | 0,95 |
| | 1988 | 33,3 | 12,2 | 0,98 | 32,4 | 1,6 | 0,93 | 20,1 | 9,1 | 0,92 |
| | 1989 | 24 | 10,5 | 0,95 | 29,3 | -2,2 | 0,92 | 23,8 | 5,4 | 0,98 |
| | 1990 | 35,6 | 2,2 | 0,96 | 21,9 | 11,6 | 0,93 | 23,8 | 5,4 | 0,99 |
| | 1992 | 36,5 | 10,1 | 0,95 | 30,8 | 3,6 | 0,96 | 24,2 | 11,5 | 0,95 |
| | 1994 | 35,6 | 12,1 | 0,98 | 31,2 | 5,7 | 0,98 | 24,7 | 13,6 | 0,93 |
| | 1995 | 39,5 | 4,2 | 0,91 | 36,6 | 0,7 | 0,9 | 28,2 | 10,5 | 0,96 |

Paramètres du modèle (5) ajusté par année dans les trois assemblages. * modèle non utilisé pour la simulation de la diversité par faiblesse de l'ajustement.

| | Année | Côte | | | | Plateau | | | | Pente | | | |
|-------------------|-------|------|-------|-------|----------------|---------|-------|-------|----------------|-------|------|-------|----------------|
| | | Hm | c | d | R ² | Hm | c | d | R ² | Hm | c | d | R ² |
| golfe du Lion | 1983 | 2,5 | 0,23 | -3 | 0,92 | 2,9 | 0,47 | -1,71 | 0,93 | 2,3 | 0,7 | -2,1 | 0,99 |
| | 1985 | 3,2 | 0,36 | -0,4 | 0,97 | 3 | 0,19 | -7,2 | 0,98 | - | - | - | - |
| | 1986 | 2,8 | 0,13 | -6,1 | 0,98 | 2,4 | 0,39 | -1,1 | 0,8 | 2,2 | 0,6 | -2,1 | 0,52 |
| | 1987 | 2,6 | 0,46 | -0,7 | 0,97 | 2,5 | 0,44 | -0,4 | 0,96 | - | - | - | - |
| | 1992 | 2,9 | 0,18 | -5,7 | 0,96 | 2,5 | 0,08 | -15,3 | 0,97 | - | - | - | - |
| | 1994 | 2,9 | 0,15 | -9 | 0,96 | 2,4 | 0,08 | -12,9 | 0,9 | 0,67 | 0,7 | -1,3 | 0,91 |
| | 1995 | 2,8 | 0,27 | -5,1 | 0,95 | 3,4 | 0,002 | -365 | 0* | 2,4 | 0,02 | -15,2 | 0,78 |
| | 1996 | 2,5 | 0,25 | -4,6 | 0,96 | 3 | 0,1 | -9,4 | 0,99 | 2,7 | 1,2 | -0,2 | 0,99 |
| | 1997 | 3,2 | 0,13 | -7,4 | 0,99 | 2,7 | 0,2 | -1,2 | 0,94 | 2,7 | 0,8 | -1,3 | 0,98 |
| golfe de Gascogne | 1987 | 1,14 | 0,29 | -1,7 | 0,92 | 1,9 | 0,08 | -10,6 | 0,94 | 2,9 | 0,24 | -3,4 | 0,97 |
| | 1988 | 1,03 | 0,17 | -2,2 | 0,94 | 1,8 | 0,05 | -10,9 | 0,94 | 2,5 | 0,02 | -31,1 | 0,96 |
| | 1989 | 1,6 | 0,02 | -79,3 | 0,85 | 1,5 | 0,04 | -14,3 | 0,84 | 1,2 | 0,07 | -14,1 | 0,66 |
| | 1990 | 2,3 | 0,16 | -2,2 | 0,98 | 1,9 | 0,04 | -34,7 | 0,8 | 1,7 | 0,02 | -50,7 | 0,35 |
| | 1992 | 2,5 | 0,12 | -9 | 0,7 | 2,6 | 0,06 | -22,2 | 0,99 | 1,3 | 0,04 | -16,3 | 0,94 |
| | 1994 | 1,5 | 0,06 | -10 | 0,91 | 2,6 | 0,1 | -12,5 | 0,97 | 0,7 | 0,03 | -64,3 | 0,01* |
| 1995 | 1,9 | 0,04 | -26,8 | 0,92 | 0,29 | 0,08 | -17,5 | 0,96 | 1,9 | 0,12 | -9,7 | 0,91 | |

Encadré 1.- Modèles et paramètres utilisés pour calculer les valeurs des indices de diversité par campagne et par assemblages pour un même effort d'échantillonnage.

2.5. Traits démographiques des espèces dominantes

La longévité et l'âge à la première ponte sont deux traits démographiques classiquement utilisés pour caractériser la stratégie démographique des espèces. La taille maximale observée est corrélée à l'âge à la première ponte (Adams, 1980). Lorsque les âges ne sont pas disponibles, la taille maximale est le paramètre retenu pour établir le type de stratégie démographique des espèces dominantes dans chaque assemblage. Ces caractéristiques sont utilisées pour aider à l'interprétation de la dynamique des assemblages (Frontier et Pichod-Viale, 1991) : un assemblage dont les espèces dominantes ont une petite taille, une croissance rapide et une longévité courte (stratégie r), est plus perturbé qu'un assemblage où dominant des espèces de taille plus grande, de croissance lente et de forte longévité (stratégie K).

La composition spécifique relative est déterminée dans chaque assemblage, à partir de la moyenne interannuelle des abondances et des biomasses par espèce. Les traits démographiques sont susceptibles d'être modifiés à court terme par un effet de la pêche (Rochet, 1998). Toutefois, il ne s'agit pas ici de mesurer des changements de stratégies liés à la plasticité de la croissance pour des mêmes espèces entre deux régions, mais de mettre en évidence une différence de type d'espèces dominantes selon leur stratégie sur un gradient r-K. La précision et l'actualité des données de longévité et de taille maximale de l'espèce données par Quéro (1984) et Whitehead *et al.* (1986) pour l'Atlantique Nord-Est et la Méditerranée sont considérées comme suffisantes pour ce travail.

3. RESULTATS

3.1. Indices de diversité spécifique

Les paramètres des modèles de raréfaction ajustés aux données sont indiqués dans les encadrés précédents. L'indice de diversité de Hill N1, et la richesse spécifique S, sont simulés à partir de ces modèles pour un même effort d'échantillonnage, soit 100 traits de chalut.

Aucune tendance temporelle n'est visible graphiquement pour N1, N2, S et J' (**Figure 8**). Trois analyses de variance à deux critères, assemblages et années, sont réalisées pour chaque indice N1, N2, S et J' (**Tableau 2**) : une analyse avec les six assemblages, une analyse dans le golfe du Lion et une dans le golfe de Gascogne. Les analyses de l'indice N1 et de l'indice J' n'indiquent de différences ni entre années, ni entre zones. L'analyse de variance de l'indice N2 pour les six assemblages indique des différences significatives entre zones, tandis que les analyses pour chacun des golfes n'indiquent pas de différences. Il existe donc des différences selon l'indice N2 entre les assemblages du golfe du Lion et ceux du golfe de Gascogne. L'analyse de variance de l'indice S pour les six assemblages, pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion indique des différences entre zones. Le test des rangs multiples sur l'indice S indique que le nombre d'espèce est plus grand dans le golfe du Lion.

Tableau 2.- Analyse de variance à deux critères de N1, N2 (indices de diversité de Hill), S (richesse spécifique) et J' (régularité de Piélou), entre années et assemblages d'espèces (zones), globale (golfe du Lion et golfe de Gascogne) et par golfe. * : différence significative ($P < 0,01$).

| Région | critère | v | N1 | | N2 | | S | | J' | |
|-------------------|---------|----|------|------|-------|------|------|--------|------|------|
| | | | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Globale | An | 11 | 1,15 | 0,36 | 2,01 | 0,07 | 2,4 | 0,04 | 0,48 | 0,9 |
| | Zone | 5 | 2,6 | 0,05 | 12,32 | 0* | 12,6 | 0* | 1,5 | 0,21 |
| golfe du Lion | An | 8 | 1,5 | 0,26 | 2,48 | 0,08 | 1,76 | 0,19 | 0,97 | 0,5 |
| | Zone | 2 | 4,8 | 0,03 | 0,71 | 0,51 | 8,7 | 0,005* | 2,6 | 0,12 |
| golfe de Gascogne | An | 6 | 0,59 | 0,73 | 0,77 | 0,61 | 2,31 | 0,11 | 0,49 | 0,8 |
| | Zone | 2 | 0,35 | 0,71 | 2,82 | 0,11 | 17,9 | 0* | 0,49 | 0,63 |

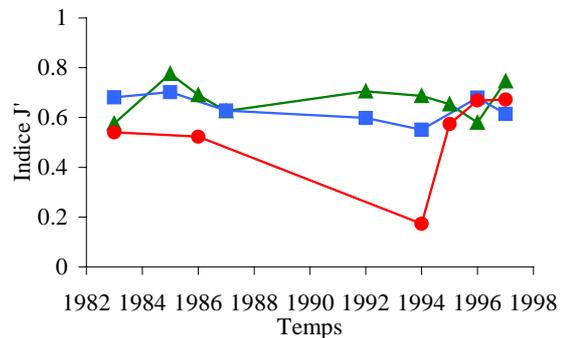
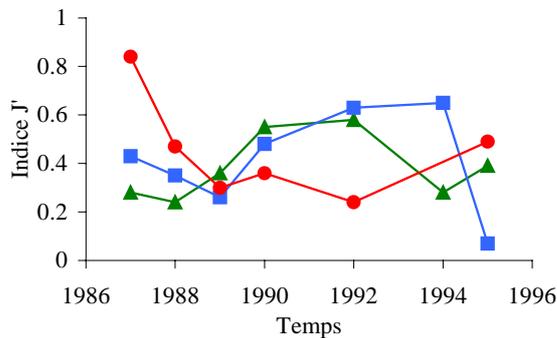
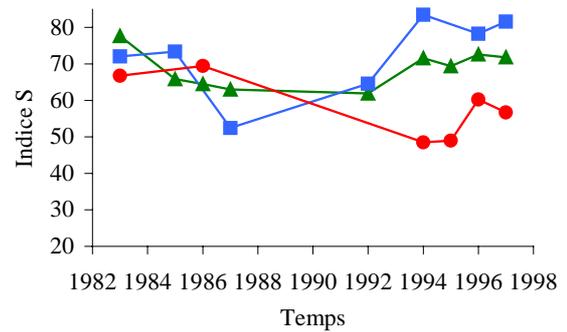
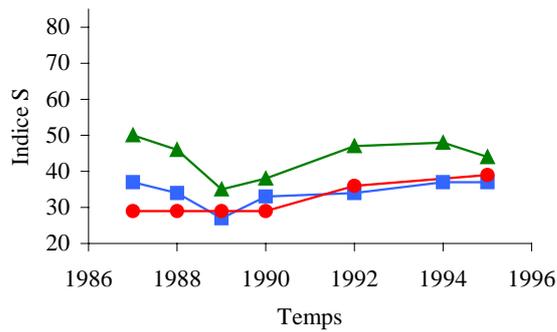
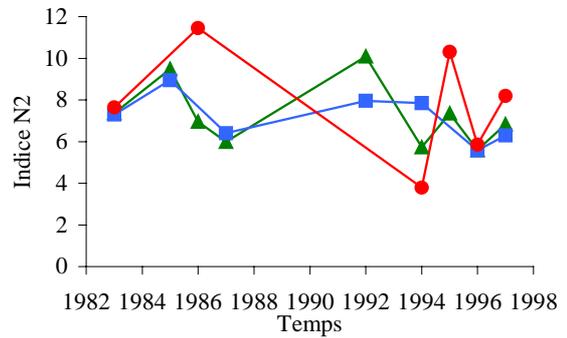
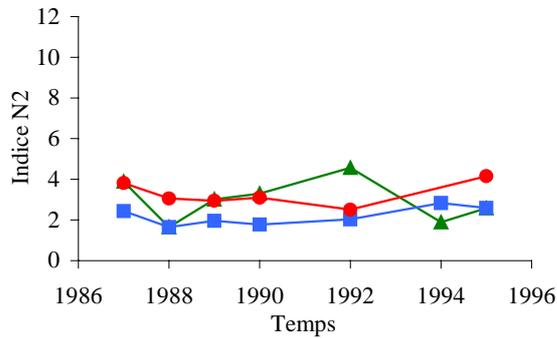
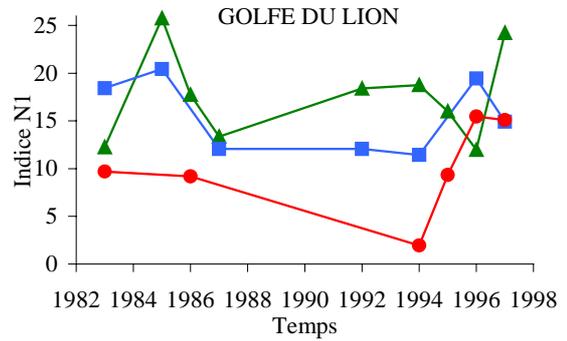
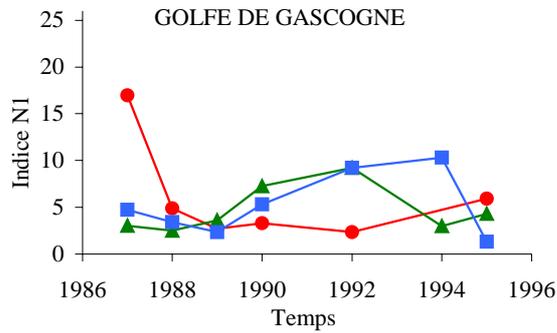


Figure 8.- Variations temporelles des indice N1, N2 de diversité spécifique de Hill, de l'indice S de richesse spécifique et de l'indice de régularité J' de Piélou dans les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion : ▲, assemblage de la côte; ■, assemblage du plateau; ●, assemblage de la pente.

Synthèse

L'indice N2 permet de mettre en évidence une différence de diversité entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne, contrairement à l'indice N1. N2 étant plus sensible que N1 aux espèces les plus abondantes, une différence entre ces deux systèmes biogéographiques serait donc liée à la présence de quelques espèces dominant fortement dans le système où N2 est plus faible, dans le golfe de Gascogne. De plus, le nombre d'espèces est plus grand dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne.

3.2. Courbes K-dominance

Variations spatiales

Les distributions moyennes en biomasse et abondance permettent d'établir le niveau de perturbation des assemblages (**Figure 9**). Dans le golfe de Gascogne, la distribution en abondance des espèces est plus élevée que la distribution en biomasse dans les trois assemblages, indiquant une forte dominance d'espèces dont les individus sont nombreux et de faible masse corporelle. Dans le golfe du Lion, la distribution en abondance et la distribution en biomasse des assemblages de la côte et du plateau sont quasiment confondues. L'assemblage de la pente continentale du golfe du Lion est caractérisé par des distributions similaires à celle du golfe de Gascogne.

Le gradient de profondeur n'induit pas de gradient de perturbations cohérent pour les deux golfes. Selon cette méthode, le peuplement du golfe de Gascogne serait soumis à un régime de perturbations plus intense que le golfe du Lion (excepté pour l'assemblage de la pente de ce dernier).

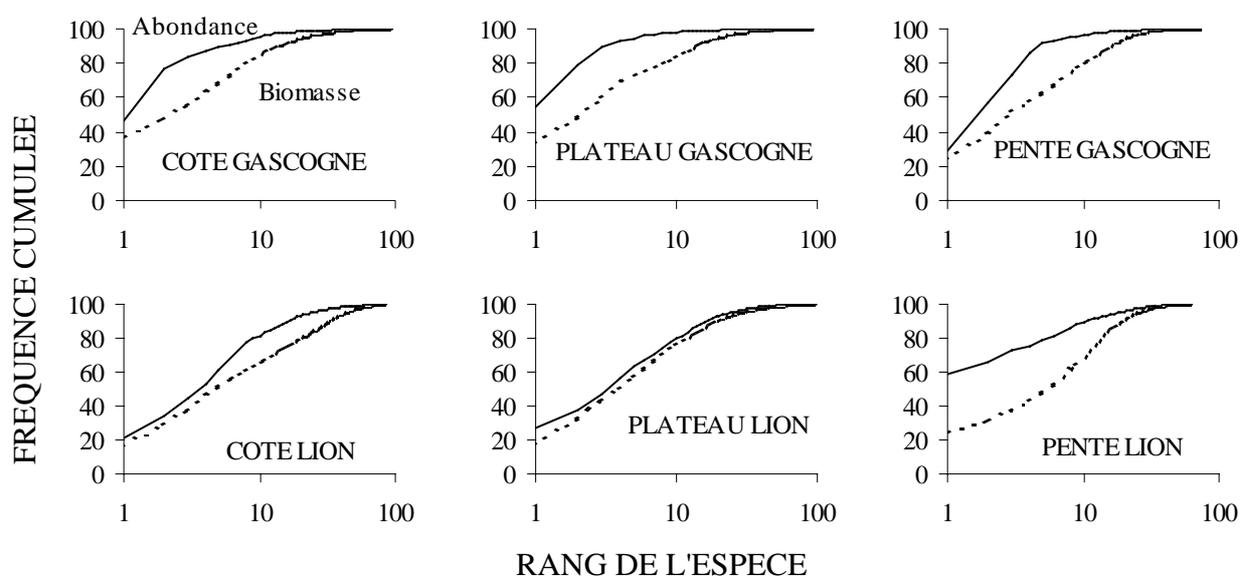


Figure 9.- Courbes K-dominance moyennes en abondance (trait plein) et en biomasse (trait pointillé) pour les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion.

Variations temporelles

Les distributions annuelles en abondance varient dans le temps pour chaque assemblage mais ne montrent pas de tendance à l'augmentation ou à la diminution de l'ordonnée à l'origine (**Figure 10**). L'assemblage de la pente du golfe du Lion est caractérisé par une plus forte variabilité des distributions en abondance. Toutefois, les quatre distributions les plus élevées correspondent aux campagnes MEDITS tandis que les deux distributions les plus basses correspondent aux campagnes CHALIST. Dans les assemblages de la côte et du plateau du golfe du Lion, il n'y a pas de tendance explicable par les différences de protocole entre les deux campagnes. De plus, la surface échantillonnée dans l'assemblage de la pente du golfe du Lion est identique pour les deux types de campagne MEDITS et CHALIST. Les différences de distributions observées à la pente ne seraient donc pas dues aux différences de protocole.

Le golfe de Gascogne est ainsi caractérisé par des courbes indiquant un système toujours fortement perturbé, tandis que le golfe du Lion est caractérisé par des courbes indiquant un système faiblement perturbé à fortement perturbé. Les distributions annuelles ne montrent pas de tendance mais varient plus fortement sur la pente du golfe du Lion.

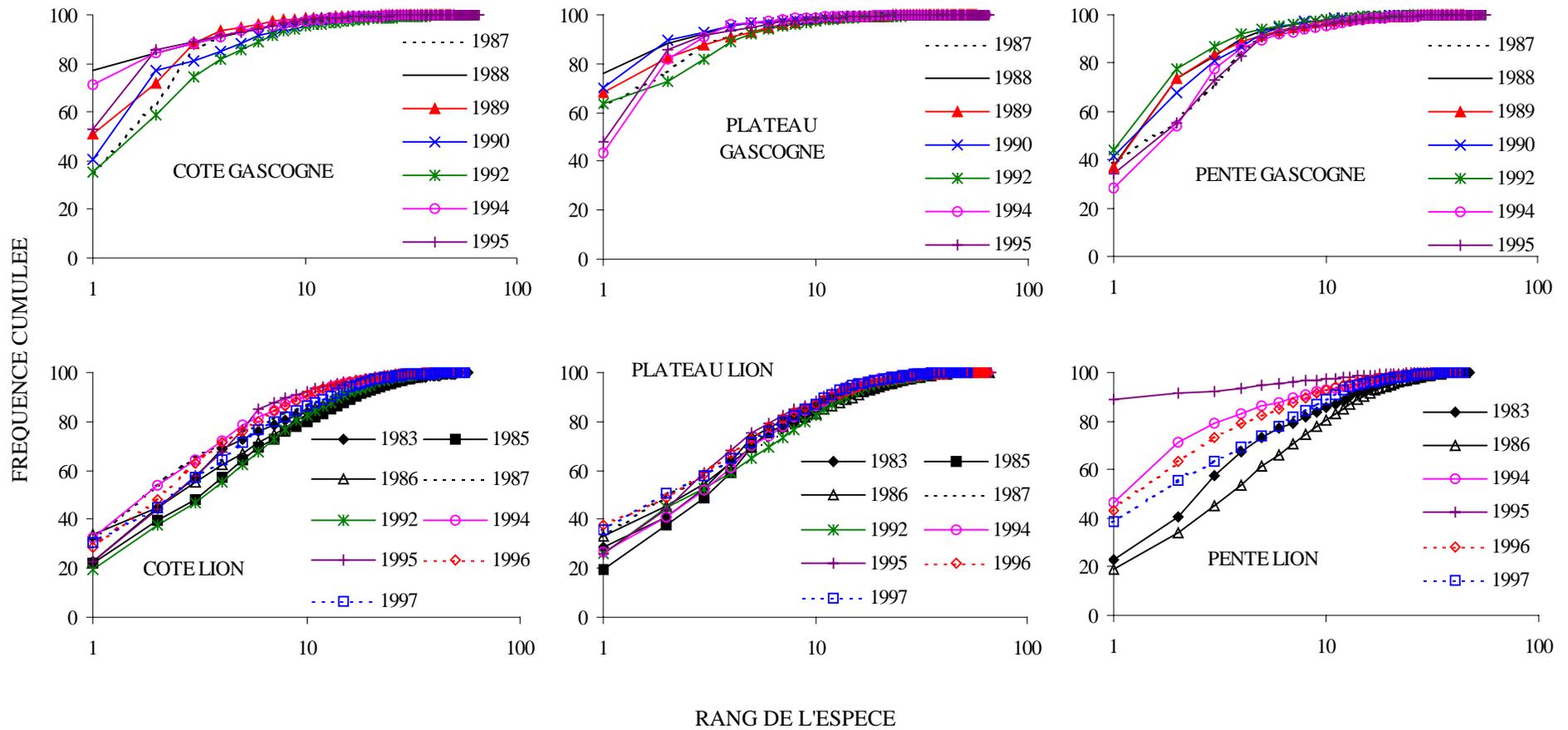


Figure 10.- Courbes K-dominance annuelles en abondance pour les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion.

3.3. Composition relative en espèces et traits démographiques

La figure 11 représente la composition relative moyenne en espèces de 90% de la biomasse (à gauche) et de l'abondance (à droite) des assemblages. Les traits démographiques des principales espèces sont donnés (Tableau 3).

Dans le golfe de Gascogne (Figure 11a), 5 espèces constituent plus de 50% de la biomasse et de l'abondance. Les assemblages sont donc dominés par un petit nombre d'espèces. Celles-ci sont classées en deux groupes selon leurs traits démographiques, les espèces de grande longévité et les espèces à durée de vie plus courte : le tacaud commun (*Trisopterus luscus*), le petit tacaud (*Trisopterus minutus*) et le sanglier (*Capros aper*), longévité inférieure à 6 ans, la grande argentine (*Argentina silus*) et le merlu européen (*Merluccius merluccius*), durée de vie estimée à 20 ans.

Dans le golfe du Lion (Figure 11b), 10 espèces constituent plus de 50% de la biomasse et de l'abondance : le petit tacaud (*Trisopterus minutus capellanus*), la rascasse du nord (*Helicolenus dactylopterus*) et le gadicule argenté (*Gadiculus argenteus*), longévité inférieure à 6 ans, le grondin gris (*Eutrigla gurnardus*), longévité de 7 ans, la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), le congre (*Conger conger*), le merlu européen (*Merluccius merluccius*), la baudroie rousse et la baudroie commune (*Lophius budegassa* et *L. piscatorius*) et le chien espagnol (*Galeus melastomus*) de taille supérieure à 60 cm.

Dans le golfe de Gascogne, seulement deux espèces sont de forte longévité parmi les cinq qui dominent, tandis que dans le golfe du Lion, sept espèces de plus grande taille ou longévité sont retrouvées parmi les dix qui dominent.

GOLFE DE GASCOGNE

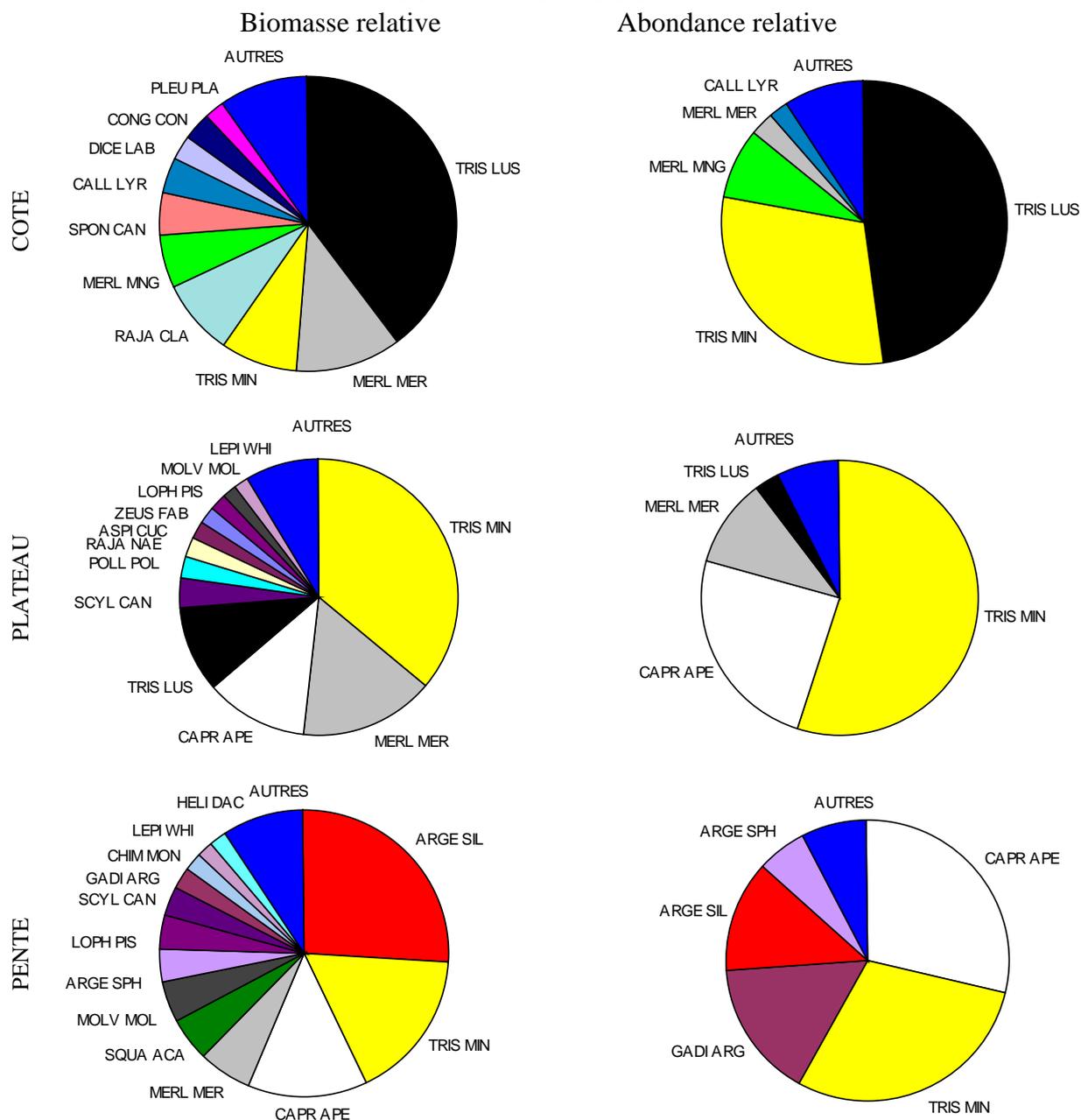


Figure 11a.- Composition spécifique relative en biomasse (colonne de gauche) et en abondance (colonne de droite) des trois assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne. La correspondance entre l'abréviation et le nom de l'espèce est donnée en encadré 2.

GOLFE DU LION

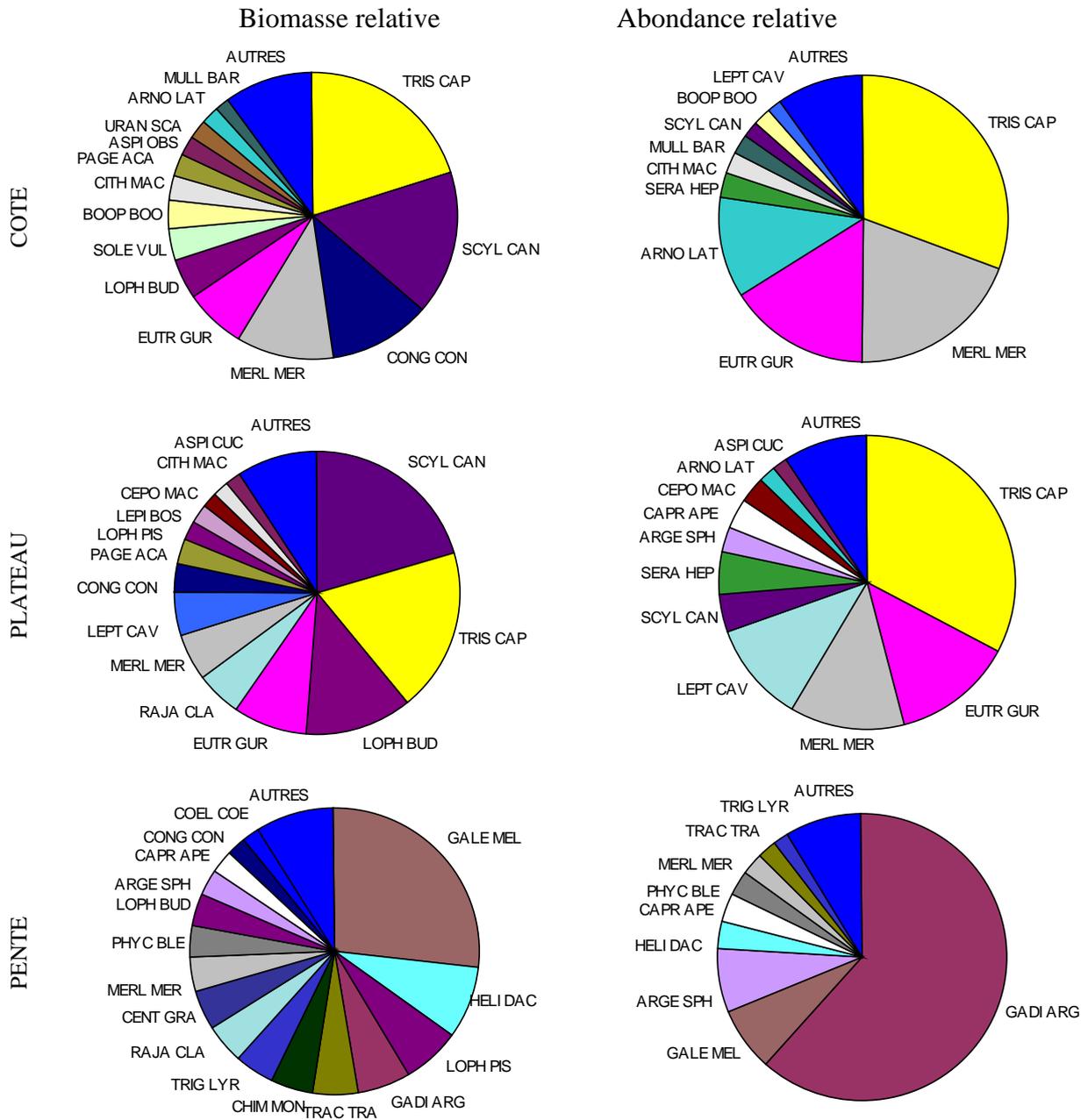


Figure 11b.- Composition spécifique relative en biomasse (colonne de gauche) et en abondance (colonne de droite) des trois assemblages de poissons démersaux du golfe du Lion. La correspondance entre l'abréviation et le nom de l'espèce est donnée en encadré 2.

| Abréviations | Nom scientifique | Nom vernaculaire |
|--------------|---------------------------------------|-----------------------|
| ARGE SPH | <i>Argentina sphyraena</i> | Petite argentine |
| ARGE SIL | <i>Argentina silus</i> | Grande argentine |
| ARNO LAT | <i>Arnoglossus laterna</i> | Fausse limande |
| ASPI CUC | <i>Aspitrigla cuculus</i> | Grondin rouge |
| ASPI OBS | <i>Aspitrigla obscura</i> | Grondin sombre |
| BOOP BOO | <i>Boops boops</i> | Bogue |
| CALL LYR | <i>Callionymus lyra</i> | Dragonet lyre |
| CAPR APE | <i>Capros aper</i> | Sanglier |
| CENT GRA | <i>Centrophorus granulatus</i> | Squale-chagrin commun |
| CEPO MAC | <i>Cepola macrophthalma</i> | Cépole commune |
| CHIM MON | <i>Chimaera monstrosa</i> | Chimère commune |
| CITH MAC | <i>Citharus macrolepidotus</i> | Feuille |
| COEL COE | <i>Coelorhynchus coelorhynchus</i> | Grenadier raton |
| CONG CON | <i>Conger conger</i> | Congre |
| DICE LAB | <i>Dicentrarchus labrax</i> | Bar commun |
| EUTR GUR | <i>Eutrigla gurnardus</i> | Grondin gris |
| GADI ARG | <i>Gadiculus argenteus</i> | Gadicule argenté |
| GALE MEL | <i>Galeus melastomus</i> | Chien espagnol |
| HELI DAC | <i>Helicolenus dactylopterus</i> | Rascasse du nord |
| LEPI BOS | <i>Lepidorhombus boscii</i> | Cardine quatre taches |
| LEPI WHI | <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | Cardine |
| LEPT CAV | <i>Lepidotrigla cavillone</i> | Cavillone |
| LOPH BUD | <i>Lophius budegassa</i> | Baudroie rousse |
| LOPH PIS | <i>Lophius piscatorius</i> | Baudroie commune |
| MERL MER | <i>Merluccius merluccius</i> | Merlu européen |
| MERL MNG | <i>Merlangius merlangus</i> | Merlan |
| MOLV MOL | <i>Molva molva</i> | Grande lingue |
| MULL BAR | <i>Mullus barbatus</i> | Rouget de vase |
| PAGE ACA | <i>Pagellus acarne</i> | Pageot acarné |
| PHYC BLE | <i>Phycis blennoides</i> | Mostelle de vase |
| PLEU PLA | <i>Pleuronectes platessa</i> | Plie |
| POLL POL | <i>Pollachius pollachius</i> | Lieu jaune |
| RAJA CLA | <i>Raja clavata</i> | Raie bouclée |
| RAJA NAE | <i>Raja naevus</i> | Raie fleurie |
| SCYL CAN | <i>Scyliorhinus canicula</i> | Petite roussette |
| SERA HEP | <i>Serranus hepatus</i> | Tambour |
| SOLE VUL | <i>Solea vulgaris</i> | Sole commune |
| SPON CAN | <i>Spondyliosoma cantharus</i> | Dorade grise |
| SQUA ACA | <i>Squalus acanthias</i> | Aiguillat commun |
| TRAC TRA | <i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i> | Grenadier |
| TRIG LYR | <i>Trigla lyra</i> | Grondin lyre |
| TRIS CAP | <i>Trisopterus minutus capellanus</i> | Capelan |
| TRIS LUS | <i>Trisopterus luscus</i> | Tacaud commun |
| TRIS MIN | <i>Trisopterus minutus minutus</i> | Petit tacaud |
| URAN SCA | <i>Uranoscopus scaber</i> | Rascasse blanche |
| ZEUS FAB | <i>Zeus faber</i> | Saint-Pierre |

Encadré 2.- Abréviations et nom des espèces. L'abréviation correspond aux 4 premières lettres du nom du genre, suivi des 3 premières lettres du nom de l'espèce.

Tableau 3.- Traits démographiques des espèces de poissons démersaux dominantes (représentant plus de 50% de la biomasse et de l'abondance totale) dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion : Tmax, longueur totale maximum observée (cm); Lg, longévité (an); nd, non déterminé; Région : région où l'espèce est observée (G : golfe de Gascogne; L, golfe du Lion).

| Nom commun | Nom scientifique | Tmax | Lg | Région |
|------------------|----------------------------------|----------|-------|--------|
| Gadicule argenté | <i>Gadiculus argenteus</i> | 15 | nd | L |
| Sangler | <i>Capros aper</i> | 16 | nd | G |
| Rascasse du nord | <i>Helicolenus dactylopterus</i> | 35 | 5 | L |
| Petit tacaud | <i>Trisopterus minutus</i> | 40 | 4 à 6 | G, L |
| Tacaud commun | <i>Trisopterus luscus</i> | 45 | 4 à 5 | G |
| Grondin gris | <i>Eutrigla gurnardus</i> | 50 | 7 | L |
| Grande argentine | <i>Argentina silus</i> | 60 | 20 | G |
| Chien espagnol | <i>Galeus melastomus</i> | 61 à 90 | nd | L |
| Petite roussette | <i>Scyliorhinus canicula</i> | 80 | nd | L |
| Merlu européen | <i>Merluccius merluccius</i> | 79 à 100 | 20 | G, L |
| Baudroie rousse | <i>Lophius budegassa</i> | 90 | 25 | L |
| Baudroie commune | <i>Lophius piscatorius</i> | 200 | 25 | L |
| Congre | <i>Conger conger</i> | 250 | 15 | L |

4. DISCUSSION

Des grandes caractéristiques de variations de la diversité apparaissent. La variabilité interannuelle est forte quel que soit l'assemblage et les indices n'indiquent pas de tendances croissantes ou décroissantes dans le temps. Il n'y a pas de gradient de diversité selon la bathymétrie correspondant aux assemblages choisis. La diversité spécifique est plus élevée dans le golfe du Lion selon l'indice N2 et l'indice S que dans le golfe de Gascogne. A l'exception de l'assemblage de la pente continentale, fortement dominé par une espèce de petite taille (*Gadiculus argenteus*), les assemblages du golfe du Lion sont moins perturbés que les assemblages du golfe de Gascogne. Enfin, parmi les espèces dominantes, le nombre d'espèces de forte longévité, de croissance plus lente et d'âge à maturité plus tardif, est plus grand dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. Même si des modifications par l'exploitation ont pu intervenir et réduire les longévités et âge à première maturité, les baudroies, chiens espagnols et congres restent des espèces de type stratégie-K comparées à des espèces telles que le petit tacaud et le tacaud commun.

Ainsi, selon les principes énoncés par Frontier et Pichod-Viale (1991), le golfe de Gascogne correspondrait à un système sensible à l'existence de perturbations, où les espèces dominantes, de faible longévité et de maturité précoce, sont en forte compétition pour la ressource. Le golfe du Lion correspondrait à un système plus diversifié, moins perturbé, plus mature, où dominant des espèces, de forte longévité et maturité tardive, qui se partagent le biotope et sont moins en compétition. Une explication de ces caractéristiques peut être cherchée dans la biogéographie de ces régions. En effet, le golfe de Gascogne est une zone de transition entre les régions boréales et subtropicales où de nombreuses espèces sont en limite de leur aire de répartition géographique (Briggs, 1974 et Boucher, 1985). Les conditions environnementales du golfe de Gascogne ne correspondraient donc pas aux conditions optimales pour les espèces qui s'y trouvent. A l'inverse, la faune du golfe du Lion est caractéristique de la Méditerranée occidentale. Enfin, Briggs (*op. cit.*) indique que le nombre

d'espèces de poissons en Méditerranée (362) est supérieur au nombre trouvé au large du Portugal et du Maroc (248). Cette tendance est retrouvée à l'échelle du golfe de Gascogne et du golfe du Lion.

Dans le golfe de Gascogne, la pression de pêche exercée sur les stocks de poissons démersaux est maximale dans la zone côtière (Poulard, com. pers.). Les assemblages de la côte et du plateau du golfe du Lion sont moins perturbés que celui de la pente. Toutefois, cette tendance n'est pas retrouvée dans le golfe de Gascogne. Il est donc difficile d'attribuer cette tendance à un effet de la pêche. A partir des débarquements commerciaux en poissons démersaux rapportés à la surface de la région exploitée, Blanchard et Boucher (2001) montrent que la pression de pêche est plus forte dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. La région la moins perturbée serait donc la plus exploitée. L'exploitation tendant à faire diminuer l'abondance des populations les plus fragiles, correspondant aux espèces les plus longévives, une région plus exploitée devrait être caractérisée par une moindre dominance de ce type d'espèces. C'est l'inverse de ce qui est observé. La structure de diversité observée ici serait donc indépendante de l'effet de l'exploitation. A l'échelle de temps de cette étude, une décennie, il n'y a pas de tendance temporelle. Il est probable que l'effet de l'exploitation soit intégré dans la structure de diversité observée depuis plus longtemps que la dizaine d'années observées. C'est à l'échelle du siècle que des différences de diversité spécifique attribuées à un impact de l'exploitation sont mises en évidence en Mer du Nord (Greenstreet et Hall, 1996). C'est donc à cette échelle qu'il faudrait comparer la diversité.

Une analyse comparée entre régions est souvent confrontée à la difficulté posée par l'utilisation de protocoles différents (Bianchi *et al.*, 2001). Ici, les données analysées sont issues de deux types de campagnes pour le golfe du Lion : une de 1983 à 1992 et l'autre de 1994 à 1997. L'existence d'une tendance temporelle pourrait ainsi être masquée par le changement de protocole. Toutefois, il n'y a pas non plus de tendance temporelle dans le golfe de Gascogne. Il est donc plus probable que l'absence de tendance soit due à une indépendance de ces indices vis à vis de l'exploitation à l'échelle temporelle de l'étude. Les données utilisées dans le golfe de Gascogne sont issues d'un troisième type de campagne. Les tailles moyennes échantillonnées sont caractéristiques de la taille des individus du peuplement et aussi de la sélectivité des engins de pêche utilisés. Dans le golfe de Gascogne la taille moyenne (14,4 cm) des espèces est comprise entre les tailles moyennes échantillonnées avec les deux autres types d'engin dans le golfe du Lion (12,6 et 18,3 cm). La différence de type de stratégie démographique des espèces dominantes, trouvée entre les deux golfes ne peut donc être attribuée aux différences de protocole. Par ailleurs, le nombre d'espèces échantillonnées lors de la campagne de printemps 1988 dans le golfe de Gascogne est identique au nombre d'espèces échantillonnées pendant la campagne d'automne de cette même année (non publié). Ainsi, il est peu probable que la différence de saison entre les campagnes de printemps CHALIST, MEDITS et les campagnes d'automne soit à l'origine de la différence du nombre d'espèces trouvée entre les deux régions.

5. CONCLUSION

Le fait qu'il n'y ait que peu de différences entre les assemblages d'une même région indique que leur dynamique reste similaire au sein d'une région. L'analyse comparée de la diversité selon les indices utilisés ici a permis de mettre en évidence qu'une même dynamique est à l'œuvre au sein des assemblages d'une même région mais qu'il existe des différences de dynamique entre les deux régions. Allen *et al.* (1999) concluaient que l'utilisation du seul

indice de diversité taxonomique ne constituait qu'un indicateur ambigu de l'intégrité biologique des lacs. Cette conclusion peut être étendue aux indices de diversité spécifique pris indépendamment les uns des autres pour les assemblages de poissons marins. En revanche, c'est l'utilisation conjointe des indices de diversité spécifiques de Hill et des courbes K-dominances, associée aux traits démographiques des principales espèces qui a permis ici de décrire des éléments de la dynamique des peuplements selon l'interprétation de Frontier et Pichod-Viale (1991). Enfin, il reste à vérifier que l'utilisation conjointe de ces indicateurs pourrait être utile pour interpréter des changements de dynamique dus à l'exploitation à une échelle de temps supérieure à la décennie.

4^{ème} PARTIE

MODIFICATIONS DE LA DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS DE POISSONS DEMERSAUX PAR L'EXPLOITATION DANS LE GOLFE DE GASCOGNE ET DANS LE GOLFE DU LION

1. INTRODUCTION

L'hypothèse testée

Levine (1976) et Vandermeer (1980), cités par Huston (1994) posent l'hypothèse que, dans un peuplement régulé par des interactions de compétition entre espèces, une prédation continue peut altérer les interactions et conduire à une coexistence locale des espèces compétitrices. La pêche, pourrait ainsi altérer les interactions entre espèces et augmenter la coexistence locale. Cette hypothèse est testée selon trois approches multispécifiques.

Tests de l'hypothèse

La première approche, se base sur les hypothèses de Hennemuth (1979) et Duplisea *et al.* (1997) : la stabilité temporelle de la biomasse totale face à la biomasse des espèces est significatif d'une limitation énergétique du milieu. Selon Steele (1965), une telle limitation conduit à des interactions entre les espèces (prédation, compétition). Ainsi, si les interactions sont altérées par l'exploitation, la variabilité temporelle de la biomasse totale devrait augmenter (Tilman, 1996). Cette hypothèse est testée pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion. L'exploitation étant plus forte dans le golfe du Lion selon l'indice d'exploitation (*cf.* 2^{ème} partie), la biomasse totale devrait y être plus variable que dans le golfe de Gascogne. Ce travail est publié par Blanchard et Boucher dans la revue "Fisheries Research" (2001).

La deuxième approche permettant de tester l'hypothèse d'une altération des interactions se base sur les travaux de Murawski et Idoine (1992). La stabilité de la pente du spectre de taille multispécifique serait expliquée par les interactions entre les espèces. Une altération de ces interactions par la pêche devrait ainsi conduire à une plus grande variabilité temporelle de la pente dans le golfe du Lion.

Enfin, la troisième approche se base sur la seconde proposition de l'hypothèse de Levine (1976) et Vandermeer (1980) citée par Huston (1994) : une prédation continue peut conduire à une coexistence locale des espèces compétitrices. La coexistence locale de ces espèces devrait être plus grande dans le système le plus exploité, le golfe du Lion. La pente des courbes linéarisées espèces-surface augmente avec la ségrégation spatiale. Si l'exploitation a pour effet de diminuer la ségrégation (augmentation de la coexistence), alors la pente sera plus faible dans le golfe du Lion. Ce travail est accepté pour publication dans la revue "ICES journal of Marine Science" (Blanchard, F. The effects of fishing on demersal fish community dynamics : an hypothesis, sous presse).

Les données utilisées dans ces analyses sont issues de campagnes scientifiques de chalutage de fond réalisées entre 1983 et 1997 dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion. Les protocoles expérimentaux des campagnes et les données sont décrits en **annexe II**.

2. VARIABILITE TEMPORELLE DE LA BIOMASSE

2.1. Introduction

Hennemuth (1979) et Duplisea *et al.* (1997) observent que la variabilité temporelle de la biomasse totale est plus faible que la variabilité de biomasse par espèce ou groupe d'espèces pour le Banc Georges, la Mer du Nord et le plateau de Nouvelle-Ecosse. Les auteurs interprètent cette observation selon l'hypothèse de Steele (1965) d'une limitation énergétique de l'ensemble du peuplement conduisant à des interactions entre espèces (telles que compétition et prédation).

Tilman (1996) fait la même observation pour les végétaux. Il ajoute que la stabilité de biomasse totale est plus forte quand la richesse spécifique est plus grande et que la variabilité des populations peut dans ce cas augmenter. Les interactions entre espèces, conduisant à des compensations est le processus qui expliquerait ces observations. McGrady et Morin (2000) montrent pour des microcosmes aquatiques, que la densité de la moitié des espèces diminue quand le nombre d'espèces augmente. Ils concluent qu'il existe des compensations qui résultent de l'augmentation du nombre de compétiteurs et de prédateurs. De plus, les variations temporelles de groupes fonctionnels d'espèces diminuent quand le nombre d'espèces augmente. Les interactions entre espèces contribueraient à réduire la variabilité des groupes fonctionnels. Pour ces auteurs, l'augmentation du nombre d'espèces, même sans interaction entre elles, conduit aussi à une diminution de la variabilité totale par simple effet statistique.

La plus faible variabilité temporelle de la biomasse totale résulterait en fait de deux principaux processus (Doak *et al.*, 1998; Tilman *et al.*, 1998; Tilman, 2000) : les interactions entre espèces et un effet statistique (effet "portfolio"). A cause de cet effet statistique, la variabilité de biomasse totale dépendrait aussi du nombre d'espèces, du niveau de variabilité des espèces et de la valeur du coefficient z de la relation entre la variance et la moyenne m de la biomasse par espèce ($\sigma^2 = cm^z$).

Ainsi, en théorie, pour un même nombre d'espèces, de mêmes valeurs de variabilité par espèce et une même valeur de z , la variabilité de biomasse totale diminue quand les interactions (compensations) entre les espèces sont plus importantes (en nombre et/ou intensité). Pour tester l'hypothèse d'une altération des interactions par l'exploitation, la variabilité temporelle de biomasse totale du golfe de Gascogne et celle du golfe du Lion sont comparées et mises en relation avec l'indice d'exploitation à partir des données de campagne scientifiques. S'il existe des interactions entre espèces et si elles sont altérées par l'exploitation, alors la variabilité de biomasse totale doit être plus forte dans le golfe du Lion (plus exploité que le golfe de Gascogne selon l'indice, cf. 2^{ème} partie). L'effet statistique ("portfolio") sur la variabilité totale est pris en compte : la variabilité totale est comparée pour un même nombre d'espèces dans les deux régions, les distributions de variabilité par espèces sont comparées ainsi que la valeur de z . Les données de Duplisea *et al.* (1997) pour le peuplement du plateau de Nouvelle-Ecosse sont intégrées dans la comparaison entre les régions.

2.2. Méthodes

Principe

La variabilité temporelle de la biomasse totale de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion sont comparées pour un même nombre d'espèces. La différence de variabilité de biomasse totale pourrait être induite par une différence des distributions de variabilité des biomasses spécifiques : si les espèces sont plus variables, la biomasse totale pourrait aussi être plus variable. Les distributions de variabilité de biomasse par espèce sont donc comparées. La différence de variabilité de biomasse totale pourrait aussi être induite par une différence du coefficient (z) de la relation entre la variance (σ^2) et la moyenne (m) de biomasse par espèce : $\sigma^2 = cm^z$ (c est une constante). Enfin, les variabilités de biomasse totale sont mises en relation avec l'indice d'exploitation des régions concernées.

Variabilité

La biomasse par espèce est estimée pour chaque campagne scientifique par la somme des biomasses par trait de chalut divisée par la surface chalutée. La biomasse totale pour chaque campagne est la somme des biomasses par espèce. La surface chalutée est le produit de la vitesse du navire, par la durée du trait de chalut, la taille de l'ouverture horizontale et le nombre de traits de chaluts (les traits étant standardisés).

Le coefficient de variation est utilisé pour comparer les variabilités temporelles de la biomasse. Pour chaque campagne, il est calculé avec la biomasse de chaque espèce (CV_i) et avec la biomasse totale (CV_t) :

$$CV = (100\sigma)/m$$

où σ est l'écart type et m la moyenne de la variable mesurée (biomasse par espèce et biomasse totale).

Le coefficient de variation est sensible à la présence de valeurs nulles dans les échantillons. Seules les espèces présentes dans chaque campagne sont donc prises en compte. Le nombre d'espèces doit être le même pour le golfe du Lion et le golfe de Gascogne à cause de l'effet statistique "portfolio" : ce sont les espèces les plus abondantes qui sont conservées.

Tests statistiques

Le test- t est utilisé pour comparer les distributions de coefficient de variation du golfe de Gascogne et du golfe du Lion, après vérification de l'homoscédasticité et de la normalité des distributions, conditions d'application du test (Scherrer, 1983). Duplisea *et al.* (1997) ne donnent pas de valeur de CV_i par espèce mais par groupe taxonomique pour le plateau de Nouvelle-Ecosse. Les valeurs de CV_i sont calculées pour ces mêmes groupes dans le golfe du Lion et le golfe de Gascogne. Les trois distributions de variabilité sont ainsi comparées par un test de Kruskal-Wallis.

L'analyse de covariance permet de comparer les valeurs de z de la relation entre variance et moyenne pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion, après linéarisation par transformation logarithmique (Scherrer, 1983).

2.3. Résultats

2.3.1. Variabilité de la biomasse totale et par espèce

Selon les conditions définies (même nombre d'espèces pour les deux régions; espèces présentes à chaque campagne), le nombre d'espèces retenu est de 45 (**Tableau 4**).

Tableau 4.- Liste des 45 espèces retenues, valeurs de CVi et CVt. Les valeurs de CVi grisées sont plus faibles que la valeur de CVt.

| Espèces | golfe de Gascogne | golfe du Lion |
|------------------------------------|-------------------|---------------|
| <i>Ammodytes tobianus</i> | 118,9 | |
| <i>Argentina sphyraena</i> | 68,6 | 101,2 |
| <i>Argentina silus</i> | 82 | |
| <i>Arnoglossus laterna</i> | | 80 |
| <i>Arnoglossus rueppelli</i> | | 82,1 |
| <i>Arnoglossus thori</i> | | 50,9 |
| <i>Aspitrigla cuculus</i> | 48,3 | 35,5 |
| <i>Aspitrigla obscura</i> | | 76,4 |
| <i>Blennius ocellaris</i> | | 35,9 |
| <i>Boops boops</i> | 101,9 | 71,4 |
| <i>Buglossidium luteum</i> | | 121,9 |
| <i>Callionymus lyra</i> | 123,1 | |
| <i>Capros aper</i> | 69,6 | 162,2 |
| <i>Cepola rubescens</i> | | 79,2 |
| <i>Chimaera monstrosa</i> | 76,9 | |
| <i>Citharus macrolepidotus</i> | | 50 |
| <i>Coelorhynchus coelorhynchus</i> | 81,9 | |
| <i>Conger conger</i> | 44,9 | 27,4 |
| <i>Dicentrarchus labrax</i> | 73,5 | |
| <i>Diplodus annularis</i> | | 94,8 |
| <i>Eutrigla gurnardus</i> | 103,5 | 53,1 |
| <i>Gadiculus argenteus</i> | 108,6 | |
| <i>Galeus melastomus</i> | 91,3 | 84,4 |
| <i>Helicolenus dactylopterus</i> | 49,8 | 105,1 |
| <i>Lepidorhombus boscii</i> | 50,8 | 24,1 |
| <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | 36,6 | |
| <i>Lepidotrigla cavillone</i> | | 48,8 |
| <i>Lophius budegassa</i> | 32,1 | 31,2 |
| <i>Lophius piscatorius</i> | 49,6 | 65,4 |
| <i>Macrorhamphosus scolopax</i> | | 186,7 |
| <i>Malacocephalus laevis</i> | 63,4 | |
| <i>Melanogrammus aeglefinus</i> | 102,8 | |
| <i>Merluccius merluccius</i> | 42,6 | 47,4 |
| <i>Merlangius merlangus</i> | 39,6 | |
| <i>Microstomus kitt</i> | 49 | |
| <i>Microchirus variegatus</i> | | 65,3 |
| <i>Molva molva</i> | 42,6 | |
| <i>Mullus barbatus</i> | | 71,6 |
| <i>Mullus surmuletus</i> | 80,9 | 60,9 |
| <i>Pagellus acarne</i> | 85,5 | 66,4 |
| <i>Pagellus bogaraveo</i> | | 84,5 |
| <i>Pagellus erythrinus</i> | | 50,3 |

| | | |
|--------------------------------------|-------------|-----------|
| <i>Phycis blennoides</i> | 66,1 | 68,8 |
| <i>Pleuronectes platessa</i> | 66 | |
| <i>Pollachius pollachius</i> | 121,9 | |
| <i>Psetta maxima</i> | 88,8 | |
| <i>Raja clavata</i> | 45,4 | 50,2 |
| <i>Raja fullonica</i> | 124,5 | |
| <i>Raja montagui</i> | 50,4 | |
| <i>Raja naevus</i> | 56 | |
| <i>Scorpaena elongata</i> | | 75,8 |
| <i>Scorpaena notata</i> | | 60,8 |
| <i>Scyliorhinus canicula</i> | 31,3 | 76,4 |
| <i>Serranus cabrilla</i> | | 45,2 |
| <i>Serranus hepatus</i> | | 61,7 |
| <i>Solea vulgaris</i> | 43,4 | 52,5 |
| <i>Sparus aurata</i> | 127,5 | |
| <i>Spondyliosoma cantharus</i> | 61,8 | |
| <i>Squalus acanthias</i> | 133,5 | 126,4 |
| <i>Trachinus draco</i> | 56,6 | 57,6 |
| <i>Trigla lucerna</i> | 69,3 | 74 |
| <i>Trigla lyra</i> | | 78,1 |
| <i>Trigloporus lastoviza</i> | | 72 |
| <i>Trisopterus minutus capelanus</i> | | 28,8 |
| <i>Trisopterus luscus</i> | 71,6 | |
| <i>Trisopterus minutus</i> | 18,4 | |
| <i>Uranoscopus scaber</i> | | 37,6 |
| <i>Zeus faber</i> | 91,4 | 40,3 |
| CVt | 31,9 | 37 |

Dans le golfe de Gascogne, la biomasse totale moyenne est de $0,95 \text{ g.m}^{-2}$, le CVt est de 31,9% et les CVi vont de 18,4% à 133,5%. Seules deux espèces sont caractérisées par un coefficient de variation CVi plus faible que le coefficient de variation de la biomasse totale CVt. Il s'agit du petit tacaud (*Trisopterus minutus*) et de la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*). 95,5% des espèces ont donc une variabilité plus forte que la biomasse totale dans le golfe de Gascogne.

Dans le golfe du Lion, la biomasse totale moyenne est de $0,74 \text{ g.m}^{-2}$, le CVt est de 37% et les CVi vont de 24,1% à 186,7%. Seules six espèces sont caractérisées par un coefficient de variation CVi plus faible que le coefficient de variation de la biomasse totale CVt. Il s'agit du grondin rouge (*Aspitrigla cuculus*), du blennie papillon (*Blennius ocellaris*), du congre (*Conger conger*), de la cardine quatre-tâches (*Lepidorhombus boscii*), de la baudroie rousse (*Lophius budegassa*) et du capelan (*Trisopterus minutus capelanus*). 86,7% des espèces ont donc une variabilité plus forte que la biomasse totale dans le golfe du Lion.

La variabilité de la biomasse totale est donc plus faible que la variabilité de biomasse par espèce. Le graphique des écarts de biomasse à la moyenne divisés par la moyenne (écarts standardisés) pour chaque espèce et pour la biomasse totale, permettent de visualiser clairement les compensations, qu'elles soient aléatoires ou dues à des interactions (**Figure 12**).

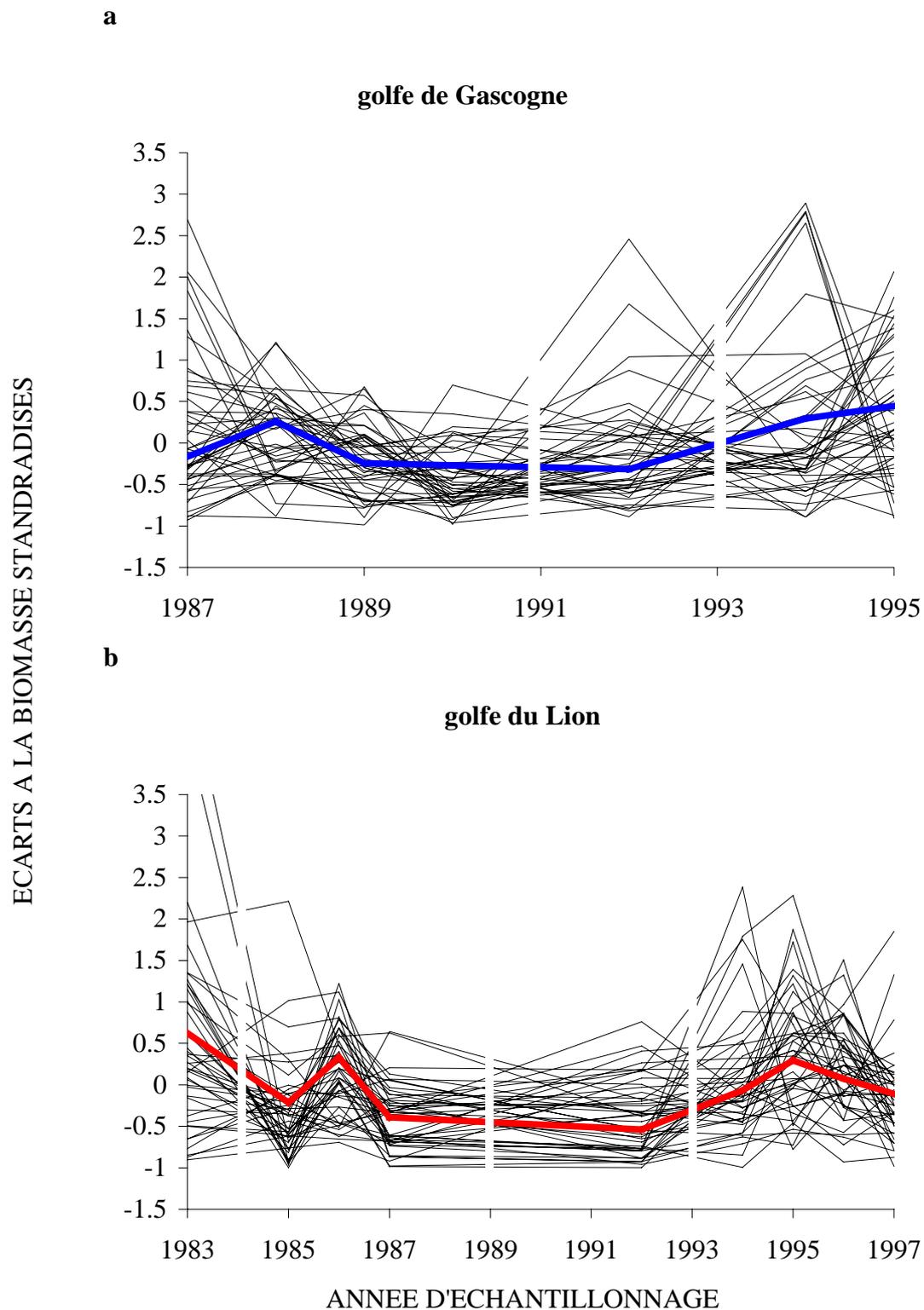


Figure 12.- *Ecarts à la biomasse standardisés par espèce (traits fins) et pour la somme des espèces (trait gras), a : dans le golfe de Gascogne, pas d'échantillons en 1991 et 1993; b : dans le golfe du Lion, pas d'échantillons en 1984, de 1988 à 1991 et en 1993.*

Les distributions de variabilité de biomasse par espèce sont ensuite comparées afin de détecter une relation entre les valeurs de CVt et de variabilité par espèce. De même, les valeurs z de la relation variance-moyenne sont comparées pour mettre en évidence une relation entre les valeurs de CVt et de z.

Distributions de variabilité par espèce

Selon le test de normalité de Kolmogorov-Smirnov, la distribution de variabilité des espèces ne diffère pas d'une distribution normale : la valeur de la statistique KS du test est 0,076 pour le golfe de Gascogne et 0,08 pour le golfe du Lion ($P < 0,05$). La moyenne et l'écart-type de la distribution sont respectivement de 72,6 et 29,7 dans le golfe de Gascogne et de 69,3 et 32,8 dans le golfe du Lion. Le test-t ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle d'égalité de variabilité des espèces des deux régions ($t = -0,41$; $P < 0,05$). Selon le test de Kruskal-Wallis, les distributions de coefficients de variation par groupe taxonomique d'espèces sont les mêmes dans les trois régions (Gascogne, Lion et Nouvelle-Ecosse) : la valeur du test est de 0,56 et le seuil de signification est de 0,76 (**Tableau 5**). Il n'y a pas de différences de variabilité des espèces, ni de différences de variabilité des groupes d'espèces.

Tableau 5.- Coefficients de variation des groupes taxonomiques dans le golfe de Gascogne, le golfe du Lion et le plateau de Nouvelle-Ecosse.

| Groupes taxonomiques | Gascogne | Lion | N ^{lle} -Ecosse |
|----------------------|----------|------|--------------------------|
| Requins | 66 | 59 | 63 |
| Merlus | 43 | 47 | 65 |
| Raies | 33 | 50 | 29 |
| Gadidés | 32 | 32 | 40 |
| Poissons plats | 31 | 35 | 23 |
| Autres | 50 | 35 | 31 |

La différence entre les valeurs de CVt n'est donc pas expliquée par des différences entre valeurs de CV par espèce. Une différence de la valeur de z de la relation variance-moyenne de la biomasse est recherchée comme source de variation de CVt.

Relation entre la variance et la moyenne des biomasses par espèce

La relation $\sigma^2 = cm^z$ est linéarisée par transformation logarithmique ($\log \sigma^2 = z \log m + \log c$), soit pour le golfe de Gascogne :

$$\log \sigma^2 = 1,79 \log m - 0,82 \quad (r^2 = 0,91; P < 0,05);$$

et pour le golfe du Lion :

$$\log \sigma^2 = 1,91 \log m - 0,61 \quad (r^2 = 0,93; P < 0,05).$$

L'analyse de covariance ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle d'égalité des valeurs z de la relation variance-moyenne du golfe du Lion et du golfe de Gascogne : la valeur observée de la variable F du test, 1,06, est inférieure à la valeur de la table, 3,96 ($P = 0,05$).

La différence entre les valeurs de CVt n'est donc pas expliquée par des différences entre valeurs de z.

Le coefficient de variation de la biomasse totale est plus grand dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. Puisque cette différence n'est due, ni à la variabilité des espèces ni à la valeur de z , une explication est cherchée dans l'exploitation par pêche.

2.3.2. Relations entre la biomasse totale et l'indice d'exploitation

La différence de biomasse totale moyenne entre le golfe de Gascogne ($0,95 \text{ g.m}^{-2}$), le golfe du Lion ($0,74 \text{ g.m}^{-2}$) et le plateau de Nouvelle-Ecosse ($4,7 \text{ g.m}^{-2}$) est testée. Le test de Kruskal et Wallis ne permet pas de conserver l'hypothèse nulle d'égalité de distribution des biomasses totales : la valeur de la statistique du test observée est de 27,4 et la valeur critique au seuil de 1% est de 9,21. Le test- U non paramétrique de Wilcoxon-Mann et Whitney (même principe que le test de Kruskal et Wallis pour deux échantillons) ne permet pas non plus de conserver l'hypothèse nulle d'égalité des biomasses totales entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne : la valeur de la statistique du test observée est de 7,11 et la valeur critique au seuil de 5% est de 12.

La relation entre la biomasse totale moyenne et l'indice d'exploitation est établie graphiquement (**Figure 13a**). La valeur de biomasse moyenne est la plus forte pour le plateau de Nouvelle-Ecosse où l'exploitation est la moins forte selon l'indice calculé. La valeur de biomasse est la plus faible pour le golfe du Lion où l'exploitation est la plus forte. Les valeurs de biomasse moyenne et d'indice d'exploitation sont intermédiaires pour le golfe de Gascogne.

La relation entre le coefficient de variation de la biomasse totale et l'indice d'exploitation est aussi établie (**Figure 13b**). La valeur de coefficient de variation temporelle de la biomasse totale est la plus faible pour le plateau de Nouvelle-Ecosse où l'exploitation est la moins forte. La valeur de CVt est la plus forte pour le golfe du Lion où l'exploitation est la plus forte. Les valeurs de CVt et d'indice d'exploitation sont intermédiaires pour le golfe de Gascogne.

La diminution de la biomasse totale moyenne et l'augmentation de la variabilité temporelle à cette échelle sont en relation avec l'exploitation par la pêche.

2.4. Discussion

2.4.1. Synthèse

L'hypothèse de Levine (1976) et Vandermeer (1980), cités par Huston (1994) est que, dans un peuplement régulé par des interactions de compétition entre espèces, une prédation continue peut altérer les interactions. Les résultats obtenus confirment cette hypothèse : la différence de variabilité de biomasse totale entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne n'est pas due à une différence du nombre d'espèces, ni à une différence de variabilité des espèces. La plus forte variabilité de biomasse totale dans le golfe du Lion est ainsi expliquée selon l'hypothèse de Tilman (1996), par de moindres interactions. La prédation par pêche, diminuant la biomasse totale, augmente l'énergie disponible pour la biomasse restante, diminuant ainsi les interactions dans le peuplement et permettant de plus grandes variations de la biomasse totale.

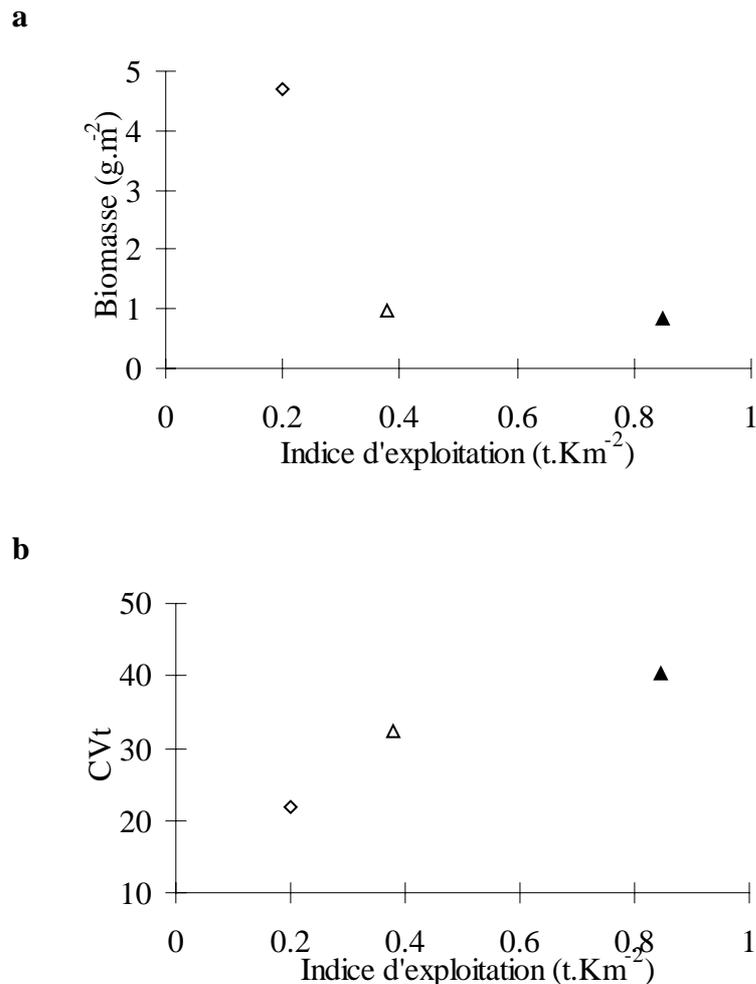


Figure 13.- Relation entre l'indice d'exploitation et, **a** : la biomasse totale moyenne; **b** : le coefficient de variation temporelle de la biomasse totale CVt; pour le plateau de la Nouvelle-Ecosse (◇), le golfe de Gascogne (Δ) et le golfe du Lion (▲).

2.4.2. Difficultés méthodologiques

Les campagnes scientifiques ont été réalisées selon différents protocoles expérimentaux dans le golfe du Lion, le golfe de Gascogne et le plateau de Nouvelle-Ecosse. L'estimation de la valeur de biomasse totale moyenne est probablement sensible aux caractéristiques de ces protocoles. Toutefois, Duplisea *et al.* (1997) estiment la valeur modale de la distribution de poids individuels des espèces à 180 g pour le plateau de Nouvelle-Ecosse, échantillonné avec un chalut de fond, de maillage 32 mm. Pour le golfe de Gascogne, la valeur modale du poids est de 37 g pour un échantillonnage réalisé avec un chalut de maillage 20 mm. Pour le golfe du Lion, la valeur modale est de 32 g pour des chaluts successifs de maillage 40 et 20 mm. Les différences de protocoles ne suffisent ainsi vraisemblablement pas pour expliquer les différences de biomasse totale estimée.

2.4.3. Dynamique des peuplements et des populations

Une régulation de la dynamique des peuplements de poissons démersaux par les interactions entre les espèces est une hypothèse cohérente avec les travaux d'autres auteurs

concernant d'autres régions. Les résultats obtenus par modélisation suggèrent que les interactions peuvent expliquer la variabilité dans les assemblages démersaux (Ursin, 1982; Sissenwine *et al.*, 1984; Overholtz et Tyler, 1986; Shin et Cury, 1999). Des analyses de séries temporelles conduisent à la même conclusion (Myers et Cadigan, 1993; Pope et Macer, 1996; Fromentin *et al.*, 1997). L'hypothèse d'une limitation énergétique pourrait ainsi être une propriété généralisable à tous les peuplements de poissons démersaux.

Bien qu'il puisse y avoir une altération des interactions dans le golfe du Lion, conduisant à une plus forte variabilité temporelle de la biomasse totale, la distribution de variabilité des espèces est la même que dans le golfe de Gascogne. De même, les distributions de variabilité par groupe taxonomiques d'espèces, tels que définis par Duplisea *et al.* (1997), du golfe du Lion, du golfe de Gascogne et du plateau continental de Nouvelle-Ecosse ne sont pas significativement différentes. La modification des interactions ne s'accompagne donc pas de modifications de la variabilité des espèces à cette échelle. En effet, les facteurs physiques peuvent intervenir : lorsque les interactions diminuent, le rôle des facteurs physiques pourrait alors augmenter dans la dynamique du peuplement. La synthèse de Barbault (1^{ère} partie) montre que la compétition entre les espèces doit atténuer les fluctuations, mais Huisman et Weissing (1999) considèrent que la compétition interspécifique pour plusieurs ressources peut au contraire augmenter la variabilité des espèces, leur donnant une cinétique imprévisible. L'effet respectif des facteurs physiques et des interactions entre espèces sur leur dynamique reste donc encore à établir.

2.4.4. Impact de l'exploitation par pêche

Welcomme (1985) défendait l'hypothèse que les captures totales annuelles dans les pêcheries sont plus variables dans les régions surexploitées parce qu'elles sont constituées d'un petit nombre d'espèces de courte durée de vie. Van Densen et Buijse (1992) ajoutent que la composition des captures d'espèces surexploitées est caractérisée par un plus petit nombre de classes d'âge. Or les facteurs physiques peuvent réguler la dynamique du recrutement des populations (Ellersten *et al.*, 1989; Dickson et Brander, 1993; Ottersen et Sundby, 1995). Ainsi, les variations environnementales auraient un effet plus prononcé sur les variations des captures totales.

Un autre effet est proposé ici pour expliquer la plus grande variabilité des captures totales dans les régions surexploitées : une diminution des interactions entre espèces. En effet, à l'échelle des distributions de variabilité par espèce, il n'y a pas de différences entre des systèmes différemment exploités. Les variations environnementales peuvent intervenir dans ce cas, mais elles ne sont pas nécessairement responsables de la plus grande variabilité de biomasse totale.

D'autres arguments sont recherchés pour soutenir cette hypothèse et ces premières vérifications. Les spectres de taille multispécifiques et la ségrégation spatiale des espèces seront analysés dans cette optique.

3. VARIABILITE ET VARIATIONS DE LA PENTE DU SPECTRE MULTISPECIFIQUE

3.1. Introduction

Les hypothèses

Trois hypothèses issues de l'analyse bibliographique des travaux sur les spectres de taille (décroissance linéaire du nombre d'individus par classe de taille) peuvent être testées (cf. 1^{ère} partie, paragraphe 4.2.2) :

La pression de pêche induit une tendance temporelle d'augmentation de la valeur absolue de la pente au sein d'une région : ceci est observé en Mer du Nord (Rice et Gislason, 1996).

Selon Pope et Knights (1982) et Pope *et al.* (1988), les variations temporelles de la pente du spectre de taille sont plus faibles au sein d'une région que les variations entre les régions. Les différences entre régions correspondent au régime d'exploitation : les engins de pêche sélectionnent les individus les plus grands et augmente la valeur absolue de la pente. Ceci est observé pour la Mer du Nord et le Banc Faroe.

Pour Murawski et Idoine (1992), la stabilité temporelle relative de la pente sur le Banc Georges malgré les modifications de la structure spécifique, s'explique par des interactions entre les espèces. Il résulte de cette interprétation que la variabilité temporelle de la pente au sein d'une région est d'autant plus forte que les interactions entre espèces sont altérées.

Trois questions sont posées à partir de ces hypothèses.

- 1) Existe-t-il des tendances temporelles de variation de la valeur de la pente du spectre dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion?
- 2) les différences de la valeur de la pente entre le golfe du Lion, le golfe de Gascogne et la Mer du Nord s'expliquent-elles par leur niveau d'exploitation?
- 3) la variabilité temporelle de la valeur de la pente observée dans chaque région est-elle en relation avec l'exploitation?

Tests des hypothèses

Les trois hypothèses énoncées précédemment sont testées selon les protocoles suivant.

Une tendance à l'augmentation de la valeur absolue de la pente est recherchée dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion pour répondre à la première question. La valeur de pente du spectre est calculée pour chaque campagne annuelle, dans chacune des deux régions (données décrites en **annexe II**).

Pour tester la deuxième hypothèse, la valeur de pente est calculée pour l'ensemble des campagnes annuelles agrégées dans chacune des deux régions. La différence entre la valeur de pente du golfe du Lion et celle du golfe de Gascogne est testée par analyse de covariance.

Les valeurs de pente de ces deux régions et de la Mer du Nord sont mises en relation graphiquement avec leur indice d'exploitation.

Enfin, le coefficient de variation temporelle de la pente du spectre est calculé pour chacune des trois régions afin de tester la troisième hypothèse. Les valeurs de coefficient de variation sont mises en relation graphiquement avec leur indice d'exploitation.

3.2. Méthodes

3.2.1. Ajustement du spectre multispécifique pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion

Le spectre en nombre est constitué par la densité d'individus (effectif divisé par surface) dans chaque classe de poids individuel, pour la gamme de poids observée. Le modèle obtenu est de la forme suivante :

$$N_{(M_i)} = a M_i^{-b},$$

avec a et b des constantes, $N_{(M_i)}$, densité d'individus dans chaque classe de poids et M_i , la classe de poids.

Le nombre d'individus par espèce est déterminé à chaque trait de chalut et la biomasse correspondante est mesurée. Le poids individuel moyen est obtenu en divisant la biomasse de l'espèce par l'effectif correspondant. Le poids individuel est choisi plutôt que la taille individuelle par de nombreux auteurs : Platt et Denman (1977; 1978), Borgman (1987), Boudreau et Dickie (1992), Siemann *et al.* (1996) et Hall et Greenstreet (1996). En effet, les besoins énergétiques liés aux processus physiologiques (respiration par exemple) sont exprimés en poids. L'échelle octave de classe de poids utilisée par Platt et Denman (1977), chaque classe est égale au double de la précédente, est retenue. La densité est le nombre d'individus échantillonnés au cours d'une campagne, divisé par la surface totale chalutée lors de cette campagne. La surface d'un trait est estimée par le produit de la largeur de l'ouverture du chalut et de la longueur du trait.

Le modèle est linéarisé par transformation logarithmique :

$$\log N_{(M_i)} = -b \log M_i + \log a$$

La pente $-b$ du spectre linéarisé est estimée par régression linéaire. L'ajustement du modèle linéaire est réalisé par de nombreux auteurs seulement dans la partie effectivement décroissante du spectre. Les variations de densité dans les petites classes de taille, liées aux variations du recrutement, ne sont donc pas susceptibles de faire varier directement la pente du spectre.

3.2.2. Ajustement du spectre multispécifique pour la Mer du Nord

Les données pour la Mer du Nord sont constituées des valeurs de pente et d'ordonnées à l'origine des spectres multispécifiques selon la taille (ICES, 1996). Les spectres sont ajustés pour la Mer du Nord en classes de taille de 5 cm. Les valeurs de pente, d'ordonnées à l'origine et des valeurs des classes de taille permettent de calculer les effectifs ($N_{(L_i)}$) dans chaque classe de taille L_i à partir du modèle ajusté :

$$N_{(L_i)} = c L_i^{-d}$$

Après linéarisation :

$$\log N_{(L_i)} = -d \log L_i + \log c$$

-d correspond à la valeur de pente donnée et log c est l'ordonnée à l'origine.

Les classes de taille en centimètres (L_i) sont transformées en classe de poids en grammes (M_i) à partir de la relation allométrique classiquement admise :

$$M_i = 0.01 L_i^3$$

Les effectifs sont sommés par classe octave de poids (chaque classe est égale au double de la précédente). Une régression linéaire après transformation logarithmique permet d'obtenir des valeurs de pente comparables à celles obtenues pour le golfe de Gascogne et pour le golfe du Lion.

3.2.3. Variations et variabilité de la pente en fonction du niveau d'exploitation

La pente du spectre est calculée pour chaque campagne annuelle dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne. Les valeurs de pente sont reportées en ordonnée sur un graphique, en fonction de l'année en abscisse pour détecter visuellement l'existence d'une tendance temporelle à l'augmentation de la valeur absolue. L'existence d'une tendance est testée par l'ajustement d'un modèle linéaire de régression de la valeur des pentes selon les années. Les ordonnées à l'origine n'ont pas été considérées car d'après la littérature, elles sont corrélées aux valeurs de pente.

La pente est ensuite calculée pour l'ensemble des campagnes réalisées dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne. Les valeurs obtenues sont comparées par analyse de covariance et sont reportées sur un graphique en fonction de l'indice d'exploitation. La valeur de pente calculée pour la Mer du Nord est également reportée sur le graphique avec la valeur de l'indice d'exploitation correspondante.

Le coefficient de variation temporelle de la pente est calculé pour chacune des trois régions. Les valeurs sont reportées sur un graphique (en ordonnée) en fonction de l'indice d'exploitation (en abscisse).

3.3. Résultats

3.3.1. Les ajustements

Le modèle linéaire s'ajuste bien aux données de chaque campagne pour les deux régions et pour toutes les campagnes agrégées dans chaque région (**Tableau 6**).

Tableau 6.- Ajustement du modèle linéaire par campagne pour les deux peuplements (golfe de Gascogne et golfe du Lion) et par peuplement pour toutes les campagnes confondues. $P < 0.05$. ETP, erreur type de la pente du spectre; Ord orig, ordonnée à l'origine; ETO, erreur type de l'ordonnée à l'origine; F, valeur de la statistique du test de signification de R^2 ($P < 0,05$).

| Région | Année | Pente | ETP | Ord orig | ETO | R^2 | n | F |
|----------|-------|-------|------|----------|------|-------|----|------|
| Gascogne | 1987 | -1,41 | 0,08 | -0,33 | 0,23 | 0,97 | 10 | 284 |
| | 1988 | -1,56 | 0,08 | 0,12 | 0,22 | 0,98 | 11 | 417 |
| | 1989 | -1,48 | 0,06 | -0,23 | 0,16 | 0,99 | 10 | 683 |
| | 1990 | -1,54 | 0,12 | -0,18 | 0,33 | 0,95 | 10 | 167 |
| | 1992 | -1,42 | 0,09 | -0,56 | 0,25 | 0,96 | 12 | 260 |
| | 1994 | -1,47 | 0,09 | 0,39 | 0,26 | 0,96 | 12 | 262 |
| | 1995 | -1,37 | 0,09 | -0,28 | 0,23 | 0,97 | 9 | 238 |
| Lion | 1983 | -1,35 | 0,13 | -0,21 | 0,33 | 0,94 | 9 | 115 |
| | 1985 | -1,49 | 0,19 | -0,04 | 0,5 | 0,9 | 9 | 62 |
| | 1986 | -1,41 | 0,12 | -0,14 | 0,34 | 0,94 | 10 | 135 |
| | 1987 | -1,42 | 0,11 | -0,28 | 0,3 | 0,69 | 10 | 175 |
| | 1992 | -1,52 | 0,11 | -0,22 | 0,29 | 0,96 | 9 | 185 |
| | 1994 | -1,3 | 0,06 | -0,6 | 0,15 | 0,98 | 10 | 480 |
| | 1995 | -1,49 | 0,1 | -0,006 | 0,28 | 0,96 | 10 | 218 |
| | 1996 | -1,22 | 0,07 | -0,7 | 0,16 | 0,98 | 9 | 323 |
| | 1997 | -1,34 | 0,09 | -0,54 | 0,24 | 0,97 | 9 | 211 |
| Gascogne | | -1,47 | 0,05 | -0,14 | 0,13 | 0,93 | 74 | 1009 |
| Lion | | -1,39 | 0,04 | -0,32 | 0,1 | 0,94 | 85 | 1354 |

3.3.2. Tendances temporelle de la valeur de pente

Les valeurs de pente par campagne sont portées sur un graphique en fonction du temps (**Figure 14**). Pour tester l'hypothèse d'une augmentation de la valeur absolue de la pente dans le temps par l'exploitation, un modèle linéaire est ajusté entre les valeurs de pentes et les années.

Une tendance temporelle est recherchée. La tendance à l'augmentation de la pente (en valeur absolue) en Mer du Nord, citée en introduction est effectivement visible sur le graphique. L'ajustement d'un modèle linéaire est valide ($R=0,7$; $n=14$; $F=11,8$; avec R , coefficient de corrélation de Bravais-Pearson, n , le nombre d'individus et F , valeur statistique du test de signification du coefficient de corrélation). Par contre, il n'y a pas de tendance visible dans le golfe de Gascogne ni dans le golfe du Lion. L'ajustement de modèles linéaires n'est valide ni pour le golfe de Gascogne ($R=0,48$; $n=7$; $F=1,5$) ni pour le golfe du Lion ($R=0,33$; $n=9$; $F=0,84$).

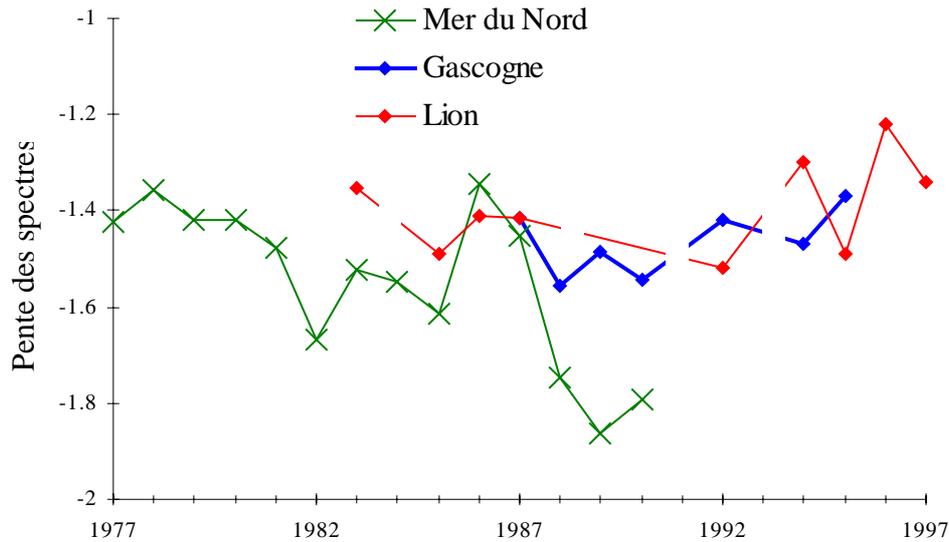


Figure 14.- Variations temporelles de la valeur des pentes des spectres multispécifiques ajustés pour la Mer du Nord, Le golfe de Gascogne et le golfe du Lion.

3.3.3. Variations de la valeur de pente entre régions

Pour tester l'hypothèse de différences de valeurs de pentes entre les régions et les mettre en relation avec l'exploitation, celles-ci, sont calculées pour l'ensemble des campagnes agrégées dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne, et comparées par analyse de covariance.

Il n'est pas possible de rejeter l'hypothèse nulle d'égalité des pentes et d'égalité des ordonnées à l'origine (**Tableau 7; Figure 15**). Il n'y a pas de différences statistiques entre les valeurs de pente du golfe de Gascogne et du golfe du Lion. La valeur des pentes n'est pas comparée statistiquement entre les trois régions car l'erreur type estimée pour la Mer du Nord est basée sur des valeurs annuelles déduites d'ajustements annuels, tandis que les erreurs types estimées pour le golfe du Lion et pour le golfe de Gascogne sont basées classiquement sur des valeurs observées.

Tableau 7.- Analyse de covariance entre régions (golfe du Lion et golfe de Gascogne) des ajustements pour toutes les campagnes confondues. Le test de Bartlett vérifie la condition nécessaire d'homogénéité des variances résiduelles. B, statistique du test de Bartlett; P, seuil de probabilité; Fvp, variable aléatoire associée à l'erreur résiduelle due à la variation des pentes et suivant la loi de Fisher-Snedecor à ν_1 et ν_2 degrés de libertés; Fvoo, variable aléatoire associée à l'erreur résiduelle due à la variation des ordonnées à l'origine (suit la même loi que Fvp); Ft, valeur critique de la variable; *, pas de différence significative.

| BARTLETT | | ANCOVA | | | | |
|----------|-------|--------|-------|---------|---------|---------|
| B | P | Fvp | Fvoo | ν_1 | ν_2 | Ft (1%) |
| 1,03 | 0,03* | 1,81* | 0,21* | 1 | 156 | 6,8 |

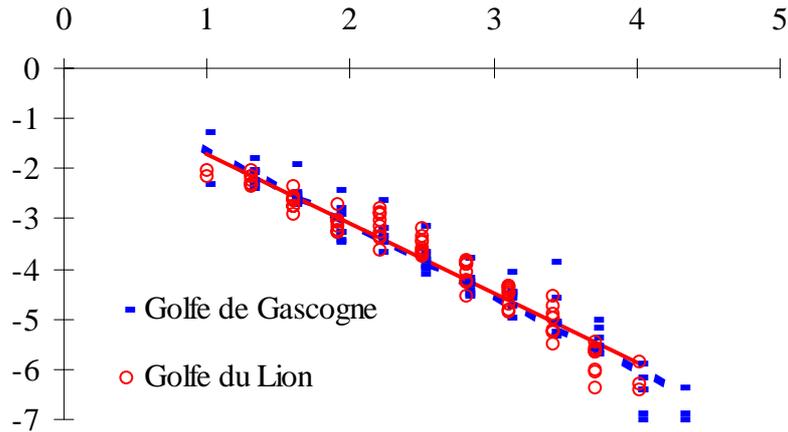


Figure 15.- Ajustement du modèle linéaire aux données de densités d'abondance par classe de poids pour le golfe du Lion (trait continu) et le golfe de Gascogne (trait pointillé), toutes campagnes agrégées par région.

L'existence d'une relation entre la pente et l'indice d'exploitation est testée graphiquement (**Figure 16**). Les valeurs de pente pour le golfe de Gascogne et pour le golfe du Lion sont reportées avec les intervalles de confiance. Les valeurs calculées pour la Mer du Nord sont aussi reportées sur le graphique.

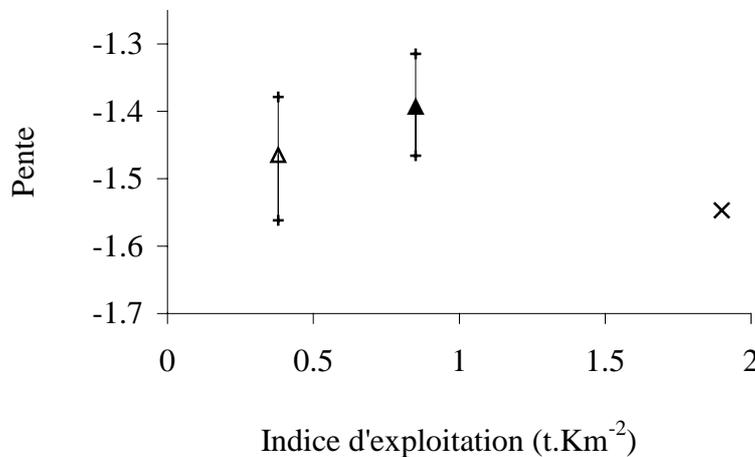


Figure 16.- Valeurs et intervalle de confiance (5%) de la pente du spectre en fonction de l'indice d'exploitation dans le golfe de Gascogne (Δ), dans le golfe du Lion (\blacktriangle) et en Mer du Nord (\times).

La valeur absolue de la pente en Mer du Nord est plus élevée, en relation avec l'indice d'exploitation plus élevé. Toutefois, cette valeur est comprise dans l'intervalle de confiance de la pente du golfe de Gascogne. De plus, le golfe du Lion a une pente plus faible en valeur absolue (différence non significative) que le golfe de Gascogne alors que l'indice d'exploitation est plus fort dans le golfe du Lion. A l'échelle de ces trois régions, la valeur de pente n'est donc pas expliquée par l'indice d'exploitation.

3.3.4. Variabilité de la valeur de pente

L'existence d'une relation entre les valeurs de coefficient de variation temporelle de la pente et l'indice d'exploitation dans le golfe de Gascogne, dans le golfe du Lion et en Mer du Nord, est testée graphiquement (**Figure 17**).

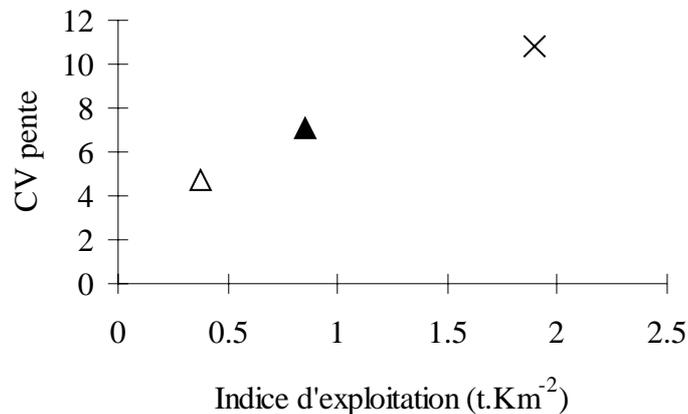


Figure 17.- Relation entre le coefficient de variation temporelle de la pente du spectre multispécifique et l'indice d'exploitation dans le golfe de Gascogne (Δ), dans le golfe du Lion (\blacktriangle) et en Mer du Nord (\times).

Le coefficient de variation temporelle de la pente augmente régulièrement avec l'indice d'exploitation depuis le golfe de Gascogne où l'exploitation est la moins forte jusqu'en Mer du Nord où l'exploitation est la plus forte. Les valeurs sont intermédiaires pour le golfe du Lion.

Quand l'exploitation augmente, la stabilité temporelle de la pente diminue. La stabilité était attribuée aux compensations entre espèces par Murawski et Idoine (1992). Les interactions entre espèces diminuent ainsi quand l'exploitation augmente.

3.4. Discussion

Synthèse

Trois hypothèses sont testées : l'existence de tendances temporelles d'augmentation de la valeur absolue de la pente du spectre sous l'effet de l'exploitation dans une région donnée, l'existence de différences de valeurs de pente entre les régions explicables par le niveau d'exploitation et enfin, l'existence de différences de variabilité entre les régions explicables par le niveau d'exploitation. A l'échelle de la décennie observée dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion, il n'y a pas de tendance d'augmentation de la valeur absolue de la pente du spectre multispécifique. Les valeurs de pente moyenne calculées dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne sont statistiquement identiques et il n'existe que peu de différences avec la Mer du Nord pour les années observées, malgré les différences de niveau

d'exploitation. La variabilité temporelle de la valeur de pente augmente des régions les moins exploitées vers les régions les plus exploitées.

Tendances temporelles

L'absence de tendance temporelle d'augmentation de la valeur absolue de la pente dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion s'oppose à l'hypothèse d'un effet de l'exploitation sur la valeur de pente du spectre multispécifique à cette échelle. Toutefois, un changement d'engin et navire d'échantillonnage après 1992 dans le golfe du Lion pourrait masquer l'existence d'une tendance dans cette région.

Les séries temporelles ne contiennent respectivement que sept et neuf campagnes correspondant à des années récentes. Il est possible qu'une augmentation de la valeur absolue de la pente soit intervenue avant le début de la série temporelle disponible et ne soit donc pas observée ici.

Variations entre régions

Il n'a pas été trouvé de différences significatives de valeur de pente entre le golfe de Gascogne et le golfe du Lion. La valeur de pente pour la Mer du Nord est très proche de celle des deux autres régions. Murawski et Idoine (1992) soulignent la difficulté de comparer le spectre multispécifique de régions qui ont été échantillonnées selon des protocoles différents. Toutefois, l'effet saison sur la valeur de pente n'est pas significatif dans le golfe de Gascogne (**annexe III**). En effet, s'il existe des variations saisonnières de production primaire susceptibles de modifier la pente du spectre multispécifique à l'échelle du phytoplancton, les peuplements de poissons démersaux dont la durée de vie dépasse l'année ont sans doute une structure de taille moins sensible aux variations saisonnières que le phytoplancton. De plus, l'arrivée possible de recrues à certaines saisons ne serait pas visible puisque l'ajustement est réalisé dans la partie décroissante du spectre qui néglige donc les petites classes de taille. L'effet type d'engin n'induit pas non plus de différence de valeur de pente dans le golfe du Lion (**annexe III**). Toutefois cet effet a été testé selon des années différentes, une interaction avec l'effet année n'est donc pas exclue. A l'échelle du golfe de Gascogne et du golfe du Lion, les différences de niveau d'exploitation n'induisent pas de changement de la valeur moyenne de pente. Il doit exister un processus qui permet le maintien de cette valeur de pente malgré l'exploitation.

Variabilité temporelle de la pente

La variabilité de la pente est plus forte dans les régions les plus fortement exploitées. Selon l'hypothèse de Murawski et Idoine (1992), la stabilité temporelle de la pente malgré la modification de structure spécifique, est expliquée par des compensations entre les espèces. Les espèces exploitées par la pêche auraient laissé leur niche disponible pour d'autres espèces qui les auraient remplacées. La croissance densité-dépendante est un autre mécanisme de compensation. En effet, l'abondance de certaines espèces, les grandes en particulier, est réduite par la pêche. Les individus restant peuvent avoir une croissance plus forte et atteindre plus rapidement les grandes classes de taille, compensant ainsi ce qui est prélevé par la pêche. Ainsi, l'exploitation par pêche, diminuant la biomasse, pourrait diminuer la limitation

énergétique qui induit ces mécanismes de compensations, augmentant ainsi la variabilité de la pente.

Un effet de la pêche est aussi de réduire le nombre de classes d'âge dans les populations. La classe recrutée étant fortement soumise à des variations, les populations sont ainsi plus variables car la proportion de la classe recrutée augmente par diminution du nombre de classe d'âge. Toutefois, comme il est dit précédemment, les classes recrutées ne sont pas prises en compte dans les ajustements. La variabilité du recrutement serait donc visible seulement parce qu'elle se transmet dans les classes de taille suivantes au cours du temps, mais tamponnée par la mortalité.

Conclusion

Les résultats de l'analyse des pentes de spectre multispécifiques vont dans le sens de l'existence d'interactions biotiques entre les espèces et dans le sens d'une altération par l'exploitation du rôle de ces interactions dans la dynamique du peuplement.

D'autres arguments pour soutenir l'hypothèse d'une altération des interactions par l'exploitation sont recherchés. Il s'agit de tester la seconde partie de l'hypothèse de Levine (1976) et Vandermeer (1980) selon laquelle l'altération des interactions augmente la coexistence locale des espèces.

4. SEGREGATION SPATIALE DES ESPECES

4.1. Introduction

Des travaux expérimentaux ont permis de démontrer que la compétition pouvait induire une ségrégation spatiale des espèces chez les poissons (Finger, 1982; Weisberg, 1986; Wang et Tzeng, 1997; Vehanen *et al.*, 1999). Un relâchement de la compétition peut théoriquement diminuer la ségrégation spatiale et permettre une coexistence locale des individus des espèces en compétition (Levine, 1976; Vandermeer, 1980; Huston, 1994).

A l'échelle du golfe de Gascogne et du golfe du Lion, la ségrégation spatiale peut être mesurée par le taux d'espèces nouvelles dénombrées à chaque unité de surface échantillonnée. C'est ainsi que sont construites les courbes espèces-surface, dites courbes de raréfaction. Après linéarisation, la pente obtenue est une estimation de la valeur de ce taux qui peut aisément être comparée entre régions. Plus la ségrégation spatiale est forte et plus le taux de nouvelles espèces dénombrées à chaque unité de surface échantillonnée est fort. A l'inverse, dans le cas d'une ségrégation spatiale faible (coexistence locale forte), bon nombre d'espèces sont dénombrées dans les premières unités de surface échantillonnées et le nombre d'espèces nouvelles dénombrées à chaque unité de surface supplémentaire est faible.

Si la ségrégation spatiale est déterminée par l'exclusion compétitive et que l'exploitation diminue les interactions et l'exclusion, alors le golfe de Gascogne, moins exploité que le golfe du Lion, devrait être caractérisé par une pente plus forte que celle du golfe du Lion. La pente de la courbe de raréfaction linéarisée est calculée pour le golfe du Lion et le golfe de Gascogne. Les pentes sont comparées par analyse de covariance. Les pentes de ces deux régions, la pente du plateau de Guyane française (*cf. annexe II* pour la nature des données) et la pente d'une région inexploitée du Kenya (McClanahan, 1994) sont mises en relation avec l'indice d'exploitation pour tester l'hypothèse d'une plus forte coexistence dans les régions plus exploitées.

4.2. Méthodes

Une courbe de raréfaction est ajustée pour chacune des deux régions (le golfe de Gascogne et le golfe du Lion) pour estimer le degré de ségrégation spatiale selon la formule suivante :

$$S=aA^{\beta}$$

où S est le nombre d'espèce, A est la surface chalutée, la pente β est le degré de ségrégation spatiale et a est une constante. Le modèle est ajusté selon la méthode d'accumulation des espèces pour chaque campagne : le nombre d'espèce est déterminé dans un premier trait de chalut choisi aléatoirement, puis les nouvelles espèces rencontrées à chaque nouveau trait sont additionnées, trait par trait. Une transformation logarithmique permet de linéariser le modèle. Une droite est ajustée par régression, toutes les années confondues pour chacune des deux régions. Une analyse de covariance permet de comparer les pentes des deux droites de régression.

La valeur de β est aussi calculée selon la même méthode pour le plateau de Guyane Française. La valeur pour la région inexploitée du Kénya est issue du travail de MacClanahan (1994). Les valeurs β sont mises en relation avec l'indice d'exploitation sur un graphique.

4.3. Résultats

4.3.1. Ajustement du modèle espèces-surface

Le modèle espèces-surface s'ajuste bien aux données selon la méthode d'accumulation d'espèces (**Figure 18**). Le coefficient de détermination, R^2 est de 0,77 dans le cas du golfe du Lion et de 0,87 dans le golfe de Gascogne ($P < 0,01$). La valeur de béta (β) déterminée par regression linéaire du modèle espèces-surface linéarisé est de 0,29 dans le golfe du Lion et de 0,35 dans le golfe de Gascogne.

4.3.2. Comparaison de β entre les 2 écosystèmes

L'analyse de covariance permet de rejeter l'hypothèse nulle d'égalité des pentes calculées dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion : la valeur statistique estimée est de 46,7 et la valeur critique est de 6,6 au seuil de 1%. La pente ajustée pour le golfe de Gascogne est plus forte que pour le golfe du Lion. La ségrégation spatiale est donc plus forte dans le golfe de Gascogne que dans le golfe du Lion.

4.3.3. Relation entre β et l'exploitation

Les valeurs de pente (β) sont mises en relation avec l'indice d'exploitation pour la zone inexploitée du Kénya, le golfe de Gascogne, le plateau de Guyane et le golfe du Lion (**Figure 19**). La ségrégation spatiale (β) diminue avec l'indice d'exploitation : elle est la plus forte dans la région inexploitée (Kénya) puis diminue dans le golfe de Gascogne, au plateau de Guyane Française et dans le golfe du Lion. Ainsi la coexistence spatiale est plus forte dans les régions les plus exploitées et est plus faible dans les régions moins exploitées.

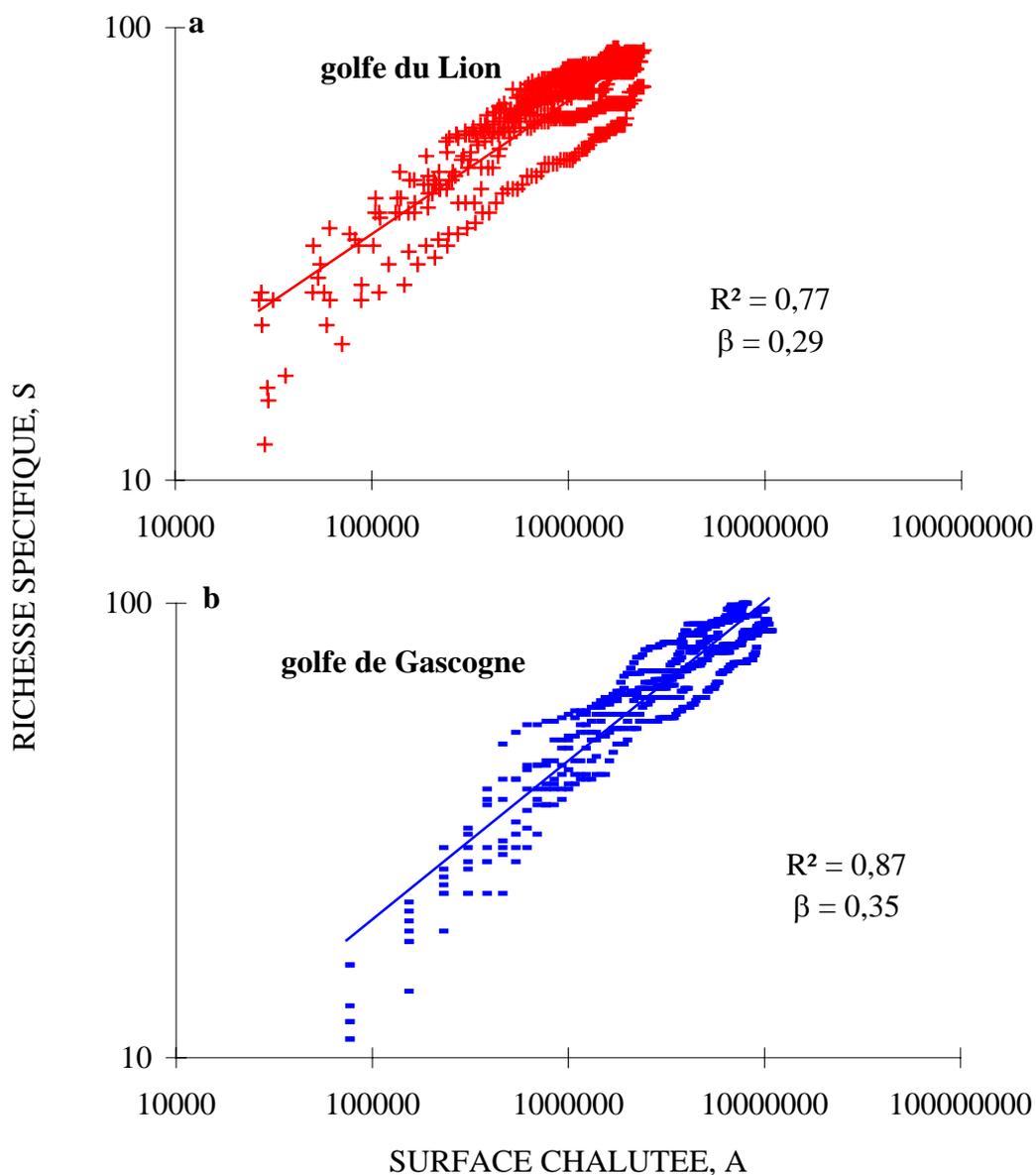


Figure 18.- Relation entre la richesse spécifique S et la surface chalutée (m^2) toute campagnes agrégées, **a** : dans le golfe du Lion; **b** : dans le golfe de Gascogne. béta (β) est la pente et quantifie la ségrégation spatiale.

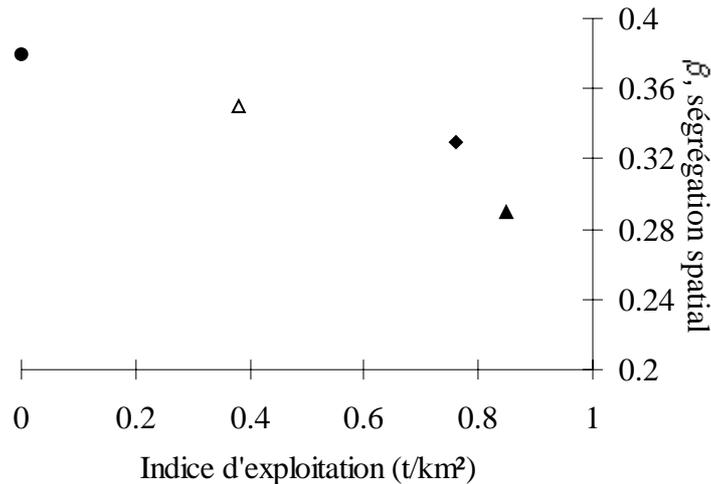


Figure 19.- Valeurs de ségrégation spatiale, (β : pente des courbes espèces-surface linéarisées), selon l'indice d'exploitation dans un zone non exploitée du Kenya (●), dans le Golfe de Gascogne (Δ), sur le Plateau de Guyane (◆) et dans le Golfe du Lion (\blacktriangle).

4.4. Discussion

Les courbes espèces-surface

Selon Caswell et Cohen (1993) et Rosenzweig (1995), la pente des courbes espèces-surface linéarisées est une mesure de la diversité bêta à l'échelle d'une région biogéographique. De nombreux auteurs s'accordent pour dire que la dynamique de diversité diffère selon les échelles spatio-temporelles (Ricklefs, 1987; Caswell et Cohen, 1993; Huston, 1994; Rosenzweig, 1995). Selon ces auteurs, la pente des courbes de raréfaction quantifie la ségrégation spatiale à l'échelle d'une région biogéographique et répond à des processus écologiques : hétérogénéité des habitats, compétition et perturbations. Le golfe de Gascogne et le golfe du Lion correspondent à cette échelle.

Hétérogénéité des habitats

Selon Shmida et Wilson (1985) une faible valeur de diversité bêta est due à une région homogène en terme d'habitat (un seul habitat), tandis qu'une forte valeur de diversité bêta est due à une région hétérogène (nombreux habitats). La ségrégation spatiale est définie ici comme le taux de changement d'espèces au long d'un gradient physiographique donné (Whittaker, 1960). La distribution géographique des assemblages de poissons démersaux au sein de nombreuses régions est déterminée principalement par la profondeur (Iglesias, 1981; Overholtz et Tyler, 1985; Mahon et Smith, 1989; Daan *et al.*, 1990; Gomes *et al.*, 1995; Gaertner *et al.*, 1998; Poulard et Boucher, 1997; Souissi *et al.*, sous presse). Le gradient de profondeur d'une région caractérise ainsi l'hétérogénéité physique pour les poissons démersaux. Le gradient de profondeur correspondant à la zone échantillonnée est le même dans le golfe de Gascogne et dans le golfe du Lion : de 20 m à 600 m. Les gradients étant équivalents, l'hétérogénéité physique déterminant la distribution spatiale des assemblages peut être considérée comme identique dans les deux régions.

Les perturbations

Les perturbations doivent en théorie permettre une meilleure coexistence en empêchant l'exclusion compétitive. Les perturbations ont donc pour effet de diminuer la valeur de bêta. Selon la structure de diversité établie en 3^{ème} partie de ce travail, c'est le golfe de Gascogne qui est caractérisé par des perturbations plus importantes que le golfe du Lion. Pourtant la valeur de bêta est plus forte dans le golfe de Gascogne que dans le golfe du Lion. Les perturbations n'expliquent donc pas les différences de valeur observées de bêta.

Les interactions entre espèces

Ainsi, selon ces arguments, la différence de diversité bêta est probablement due à des différences d'interactions (compétition) entre espèces plutôt qu'à l'hétérogénéité des habitats et qu'aux perturbations. La coexistence locale est plus grande dans le cas des régions les plus exploitées, ce qui s'expliquerait par une altération des interactions par la pression de pêche. L'hypothèse d'un relâchement de la compétition diminuant la ségrégation spatiale et permettant une coexistence locale des individus des espèces en compétition par une prédation par pêche est soutenue par ces résultats. La diminution de densités d'individus observées par McClanahan (1994) dans les zones exploitées est bien cohérente avec une diminution de la compétition : le moindre nombre d'individus augmente la disponibilité des ressources pour chacun, favorisant la coexistence des individus d'espèces potentiellement compétitrices.

5. SYNTHÈSE - CONCLUSION

L'analyse bibliographique a conduit à rechercher l'existence d'interactions entre espèces significatives dans la dynamique des peuplements de poissons démersaux et un effet de l'exploitation sur le rôle de ces interactions. Trois types de descripteurs de la dynamique ont été choisis pour leur potentialité à rendre compte des interactions biotiques : la variabilité temporelle de biomasse totale, la variabilité de la pente du spectre multispécifique de poids et la pente des droites espèces-surface. Ces descripteurs varient selon l'indice d'exploitation. Si les descripteurs rendent effectivement compte des interactions, alors leurs variations en relation avec l'indice d'exploitation tend à démontrer d'une part, l'existence du rôle des interactions dans la dynamique des peuplements et d'autre part, l'effet probable de l'exploitation sur le rôle des interactions.

Pour un même nombre d'espèces, la variabilité de biomasse totale est plus forte dans le golfe du Lion où l'indice d'exploitation est plus élevé. Les interactions entre espèces seraient moins fortes dans le golfe du Lion.

La variabilité de la pente du spectre multispécifique est également plus forte dans le golfe du Lion. Les interactions densité-dépendantes seraient moins fortes dans le golfe du Lion.

La pente de la droite espèces-surface est plus faible dans le golfe du Lion. La ségrégation spatiale y est moins forte. Une plus grande coexistence locale serait expliquée par une altération des relations de compétition entre espèces dans le golfe du Lion.

L'exploitation, diminuant la biomasse des peuplements régulés par les interactions entre espèces, augmenterait la disponibilité des ressources pour chacune des espèces. Les ressources devenant moins limitantes, le rôle des interactions entre espèces dans la dynamique du peuplement est ainsi diminué.

La nature des interactions entre espèces et leurs modalités d'action dans la dynamique des peuplements ne sont pas identifiées. L'analyse de quelques populations choisies, permettrait d'illustrer cette dernière question et en même temps de conforter la thèse de l'existence d'interactions entre espèces déterminantes dans la dynamique des peuplements de poissons démersaux.

5^{ème} PARTIE
**EXEMPLE D'INTERACTIONS TROPHIQUES DANS LA DYNAMIQUE DU
MERLU, DU PETIT TACAUD ET DU TACAUD COMMUN**

1.- INTRODUCTION

La partie précédente montre qu'il existe une relation entre l'indice d'exploitation et les indicateurs multispécifiques choisis : le coefficient de variation de la biomasse totale, de la pente du spectre de poids multispécifique et la coexistence locale. L'interprétation est donnée selon l'hypothèse de Levine (1976) et Vandermeer (1980) : l'exploitation par la pêche altère les interactions entre espèces et facilite la coexistence locale. Les interactions entre espèces seraient donc déterminantes dans la dynamique des peuplements de poissons démersaux du golfe du Lion et du golfe de Gascogne. Toutefois, cette approche empirique ne permet pas d'identifier la nature des interactions et leurs modalités d'action. Si les interactions entre espèces, sont un facteur de régulation des peuplements, alors il doit être possible de mettre en évidence la nature de ces interactions et leurs modalités d'action à l'échelle des populations. Pour étayer l'interprétation donnée (rôle des interactions dans la dynamique des peuplements), un exemple d'interaction trophique entre espèces est recherché pour le golfe de Gascogne où les interactions sont le moins altérées.

Le merlu européen (*Merluccius merluccius*) est l'espèce choisie pour la connaissance de son régime alimentaire dans le golfe de Gascogne (Guichet, 1995) et pour son importance socio-économique. Le petit tacaud de groupe d'âge 1 (*Trisopterus minutus*) est la proie principale des juvéniles de merlu. Le tacaud commun (*Trisopterus luscus*) a un régime alimentaire identique à celui du petit tacaud (Armstrong, 1982; Hamerlynck et Hostens, 1993; Albert, 1995). Il existe donc des relations trophiques entre ces trois espèces. Les deux espèces de tacaud pourraient être en compétition. Le tacaud commun serait ainsi favorisé par le merlu, ce dernier étant prédateur du petit tacaud (compétiteur potentiel du tacaud commun). Le rôle de ces interactions dans la dynamique des ces trois populations, dominantes dans le golfe de Gascogne (cf. 3^{ème} partie), et plus particulièrement dans la dynamique du merlu, est ainsi analysé.

Ce travail est soumis pour publication au journal "Environmental Biology of Fishes" par Blanchard et Boucher. Toutefois, cette approche ne s'appuie pas sur des indicateurs multispécifiques mais sur une analyse plus classique de la dynamique de trois populations. A ce titre, seul un résumé de l'article est proposé ici.

2.- MATERIEL ET METHODES

Les données utilisées sont issues des campagnes scientifiques de chalutage, des évaluations du groupe de travail du Conseil International pour l'Exploration de la Mer "assessment of southern shelf demersal stocks" (ICES, 1998) et des captures des chalutiers artisans de La Rochelle.

Les variations du recrutement du merlu sont mises en relation avec la biomasse féconde du stock et avec l'abondance de sa proie, le petit tacaud d'âge 1. Les variations d'abondance du merlu et du tacaud commun sont mises en relation

3.- RESULTATS

La biomasse féconde du stock de merlu est la première variable mise en relation avec le recrutement du merlu (**Figure 20**). Il existe de fortes variations du recrutement autour de la valeur calculée à partir de la relation entre le stock et le recrutement du merlu.

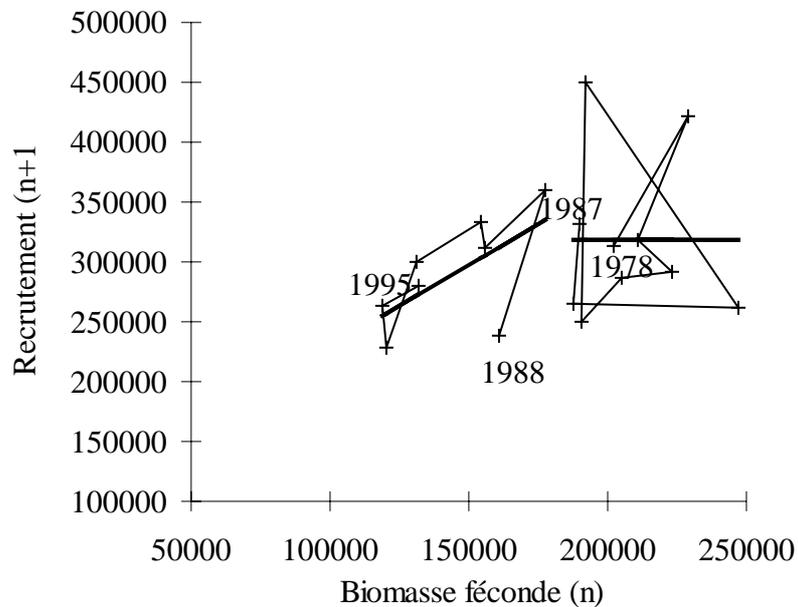


Figure 20 - Relation entre le recrutement du merlu européen (*Merluccius merluccius*) dans le golfe de Gascogne, en milliers d'individus (année $n+1$), et la biomasse féconde, en tonnes (année n). La moyenne est calculée pour la période 1978-1987, un modèle linéaire est ajusté pour la période 1988-1995.

Les écarts de recrutement observé à la valeur prédite sont mis en relation avec l'abondance de proies du groupe d'âge 1, le petit tacaud (**Figure 21**). Les écarts positifs, c'est-à-dire les valeurs de recrutement observées supérieures à celles calculées à partir de la relation entre biomasse féconde et recrutement, sont toujours associés avec les fortes valeurs d'abondance de la proie. Les écarts négatifs sont toujours associés avec les faibles valeurs d'abondance de la proie. La survie des recrues de merlu dépend donc de la quantité de proie présente.

Le rôle de l'interaction prédateur-proie est mis en évidence dans la dynamique du merlu. Cette interaction pourrait jouer un rôle aussi dans la dynamique du petit tacaud et du tacaud commun. En effet, si la prédation du petit tacaud par le merlu diminue la survie et l'abondance du petit tacaud, alors la survie et l'abondance du tacaud commun, compétiteur du petit tacaud peut augmenter avec la survie et l'abondance du merlu.

Pour vérifier cette hypothèse, les variations d'abondance du tacaud commun sont mises en relation avec les variations d'abondance du merlu (**Figure 22**). La relation linéaire positive observée ($n = 17$, $P < 0.05$) conforte l'hypothèse énoncée.

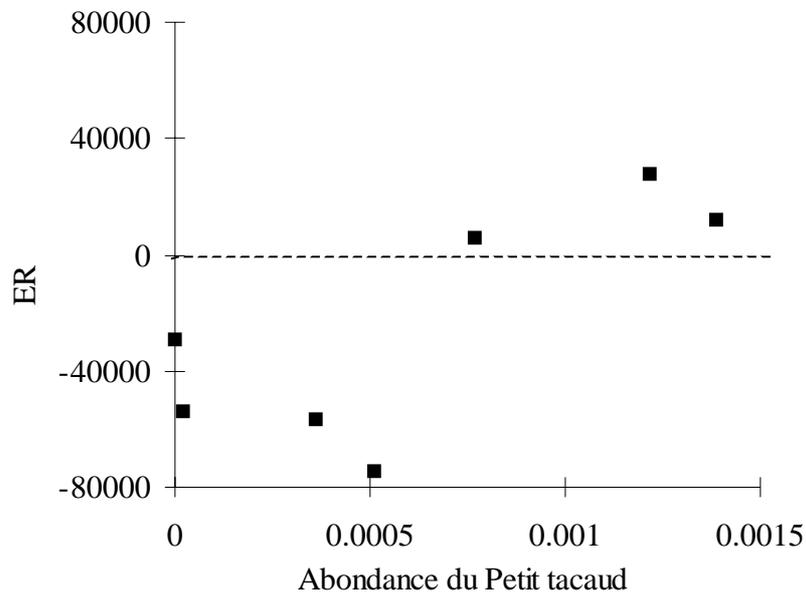


Figure 21.- Relation entre les écarts au recrutement (ER) de la valeur calculée à partir de la biomasse féconde estimée du stock de merlu (*Merluccius merluccius*) et l'abondance du petit tacaud (*Trisopterus minutus*) d'âge 1 (m²) calculée à partir des données des campagnes scientifiques, $r = 0.75$, $n = 7$, $P < 0.01$.

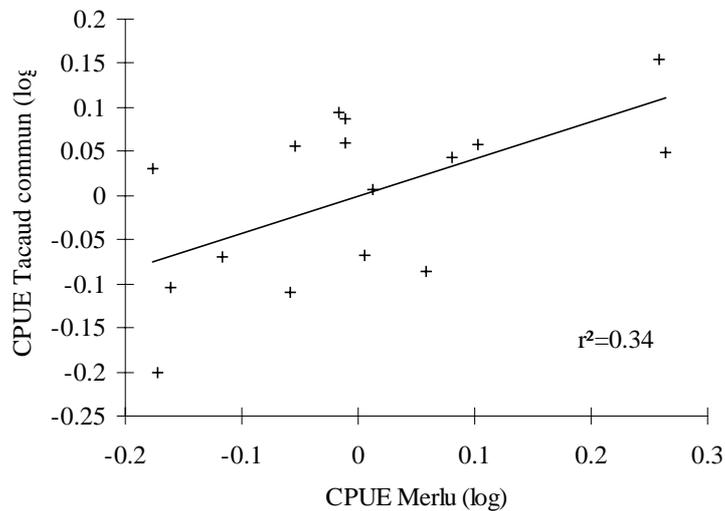


Figure 22.- Relation entre les CPUE (captures par unité d'effort en Kg.1000.h⁻¹.kW⁻¹, Guillou et Njock, 1978) du tacaud commun et du merlu (valeurs détendancées et log-transformées) dans les captures des chalutiers artisans de La Rochelle.

4.- DISCUSSION-CONCLUSION

La série temporelle issue des données des campagnes scientifiques est courte (7 campagnes). L'utilisation d'autres sources de données était donc nécessaire. Le rôle des interactions entre espèces est suffisamment important dans leur dynamique pour être décelable avec des données de nature différentes : campagnes scientifiques, captures commerciales, estimations par analyse virtuelle de population.

L'existence d'interactions entre espèces décelables empiriquement à l'échelle du peuplement a conduit à chercher à mettre en évidence la nature et le mode d'action des interactions biotiques dans la régulation de trois populations dominantes. L'effet de l'abondance du petit tacaud est directement observable sur l'abondance des recrues du merlu. L'effet indirect du merlu sur l'abondance du compétiteur de sa proie est observé. L'interprétation du rôle des interactions à l'échelle des peuplements est confortée par cette analyse.

DISCUSSION-CONCLUSION

Introduction

Le rôle des interactions dans la dynamique des populations et peuplements de poissons marins exploités, est présumé par de nombreux auteurs et ignoré par d'autres, mais rarement mis en évidence. De plus, la possibilité d'effets "en cascade" de l'exploitation par pêche sur les peuplements (Jennings et Kaiser, 1998; Hall, 1999; Cury *et al.*, 2000) dépend du rôle des interactions trophiques entre les espèces dans la dynamique du peuplement. Le processus de régulation par interactions entre espèce et l'impact de la pêche sur ce processus ont donc été identifiés comme les aspects nécessaires à étudier. Les limites, les apports et les conséquences théoriques des résultats seront discutés.

Des aspects méthodologiques peuvent expliquer pour partie le manque de résultats concernant les interactions biotiques dans les peuplements démersaux. Le choix fait ici d'une approche empirique basée sur l'utilisation de plusieurs indicateurs multispécifiques à l'échelle de l'écosystème sera discuté.

Le rôle des interactions entre les espèces dans la dynamique des peuplements est mis en évidence dans ce travail selon cette approche. Les apports des résultats obtenus, pour la connaissance de la dynamique des peuplements seront analysés. La nécessité d'identifier la part respective du régime de perturbations ou facteurs physiques environnementaux et des interactions entre espèces dans la dynamique des peuplements sera argumentée.

D'après les travaux actuels, il n'y a pas de relation simple généralisable entre l'exploitation et des modifications de la diversité (Hall, 1999). L'effet à long terme sur la diversité d'une modification de la dynamique des peuplements par l'exploitation, sera déduit des résultats obtenus ici et de l'hypothèse de Huston (1994).

Les fonctions des écosystèmes sont conditionnées par la biodiversité. Les conséquences théoriques des modifications de la diversité par l'exploitation, sur les fonctions des écosystèmes (production) seront analysées.

Enfin, les difficultés posées par deux des principaux modes actuels de gestion intégrée des écosystèmes sont analysées. Des voies de recherches de recours possibles sont proposées à partir des résultats obtenus dans nos analyses.

Approches méthodologiques pour l'étude des propriétés des peuplements

Pour mettre en évidence un impact de la pêche sur les écosystèmes, leurs propriétés doivent être identifiées à cette échelle. En effet, il existe une organisation hiérarchique des éléments d'un système complexe. Les éléments des différents niveaux d'organisation sont les atomes, molécules, cellules, organes, individus, populations, groupes fonctionnels et écosystèmes. Il existe des relations entre les éléments à partir desquels émergent des propriétés globales à chaque niveau hiérarchique ("l'ensemble est plus que la somme des parties"). La dynamique d'un peuplement étant l'objet de l'étude, le niveau hiérarchique identifié à analyser est celui correspondant aux régimes de perturbations et aux interactions biotiques. Identifier la nature des interactions biotiques (relations de prédation, de compétition, de facilitation...) équivaldrait à analyser la dynamique à un niveau hiérarchique inférieur, tel que celui des groupes fonctionnels. L'approche choisie doit donc satisfaire à

l'échelle du peuplement pour mettre en évidence un impact de la pêche sur les interactions biotiques.

L'approche modélisatrice déterministe nécessite de poser des hypothèses *a priori* sur les processus écologiques qui régulent l'abondance des populations. La cohérence des valeurs, obtenues par des simulations, avec les valeurs observées permet la validation du modèle et de l'hypothèse choisie *a priori*. Toutefois, un autre modèle, intégrant un autre processus écologique pourrait aboutir au même résultat. De plus, les interactions biotiques, regroupent plusieurs processus dont les modalités d'action peuvent être nombreuses. Les modalités d'action des processus dans la régulation doivent être identifiées et quantifiées pour paramétrer le modèle. Ainsi, une étape préalable à la réalisation d'un modèle est de définir les paramètres et les quantifier. Dans cette optique, l'approche empirique est choisie.

Une multitude de processus écologiques peut théoriquement intervenir dans la régulation d'abondance des populations. Ainsi, la démarche empirique consistant à mettre en relation des valeurs d'indicateurs de ces processus avec des valeurs d'abondance dans une série temporelle est critiquable. En effet, la probabilité d'obtenir une corrélation statistiquement significative interprétable *a posteriori*, sans relation de cause à effet n'est sans doute pas négligeable. Toutefois, ce travail préliminaire est important pour la détection de signaux et la formulation d'hypothèses explicatives (Bakun, 1989). De plus, l'interprétation concordante de plusieurs relations empiriques à partir de la même hypothèse est en faveur d'une relation de causalité. Ainsi, trois indicateurs susceptibles de varier à cause d'un même processus (les interactions entre espèces) ont été analysés dans ce travail : variabilité temporelle de la biomasse totale, de la pente du spectre multispécifique de poids et ségrégation spatiale. Les variations s'interprètent bien dans les trois cas selon l'hypothèse d'une altération des interactions biotiques par l'exploitation. Cependant, les analyses empiriques restent confrontées à la difficulté de comparer des indicateurs à partir de données obtenues selon différents protocoles d'échantillonnage.

Les différences de valeur d'un indicateur entre plusieurs écosystèmes échantillonnés selon des protocoles différents pourraient être liées à l'échantillonnage. Dans ce cas aussi, l'interprétation concordante selon une même hypothèse, de plusieurs relations faisant appel à différents indicateurs, augmente la probabilité que ces relations ne soient pas dues aux différences de protocoles d'échantillonnage. De plus, les variations des trois indicateurs sont mises en relation avec les variations d'un autre indicateur (indice d'exploitation), calculé à partir de données obtenues selon d'autres types d'échantillonnage. Ainsi, l'existence d'une relation interprétable selon l'hypothèse définie *a priori* malgré les sources de biais dues aux protocoles d'échantillonnage montre la robustesse des processus écologiques sous-jacents.

Dynamique des peuplements

Dès 1984, selon Shepherd *et al.*, il existe suffisamment de résultats dans le milieu marin pour conclure d'une manière assez générale qu'une forte relation doit exister entre le recrutement et le climat pour les stocks halieutiques. En effet, les facteurs physiques de l'environnement sont les processus écologiques déterminant pour la dynamique des populations les plus étudiés. A titre d'exemple, simplement pour le taxon des poissons, le recrutement de certaines espèces de petits poissons pélagiques est contrôlé par des facteurs physiques tels qu'intensité d'up-welling et vent (Cury et Roy, 1989), de même que le

recrutement d'espèces démersales est contrôlé par le vent et la température (Dickson et Brander, 1993; Ottersen et Sundby, 1995; Planque et Fredou, 1999).

Cependant, d'autres auteurs montrent que les interactions entre espèces peuvent réguler ces populations. Des modèles de dynamique des populations de poissons démersaux, intègrent des processus de prédation (Ursin, 1982; Sissenwine *et al.*, 1984; Overholtz et Tyler, 1986; Shin et Cury, 1999). Par des approches plus empiriques des auteurs montrent aussi que des processus de prédation, de cannibalisme ou de compétition peuvent jouer un rôle important dans la dynamique des populations (Myers et Cadigan, 1993; Fortier et Villeneuve, 1996; Fromentin *et al.*, 1997). Toutefois, ces analyses concernent toujours un nombre très limité de populations et d'autres interprétations sont possibles. Par ailleurs, le réseau trophique (relations prédateurs-proies) est l'aspect des interactions biotiques le plus étudié dans le domaine marin en zone tempérée. L'existence de contrôle "top-down", c'est-à-dire régulation des espèces proies par les espèces prédatrices, est mis en évidence pour l'écosystème pélagique de la Mer Baltique (Rudstam *et al.*, 1994; Arrhenius, 1997; Flinkman *et al.*, 1998). Un contrôle "bottom-up", régulation des prédateurs par les proies, est observé dans les courants de Benguela, de Guinée et de Humboldt (rapporté par Cury *et al.*, 2000). Ainsi, dans une optique de gestion des ressources vivantes, les analyses virtuelles de populations multi-spécifiques (MSVPA) intègrent les relations prédateurs-proies. Les autres interactions biotiques entre espèces sont souvent négligées. Parmi ces interactions, la compétition pour les ressources (trophiques ou spatiales), la facilitation du recrutement, la mise à disposition des ressources (trophiques ou spatiales) et la modification du milieu, peuvent être citées. Contrairement au rôle des conditions physiques du milieu, il est donc difficile de tirer des conclusions générales sur le rôle des interactions dans la dynamique des peuplements.

Une approche globale, prenant en compte l'ensemble des espèces et des interactions entre espèces était donc nécessaire. L'utilisation d'indicateurs multisécifiques tels que la variabilité temporelle de biomasse totale et de la pente du spectre de poids et tel que la pente des droites espèces-surface a permis de mettre en évidence l'importance des interactions biotiques entre les espèces dans la dynamique des peuplements. La nature de ces interactions et leur mode d'action dans la dynamique des populations n'est pas identifiée à partir de ces approches. Toutefois, pour étayer cette hypothèse et l'illustrer, un cas a été analysé dans le golfe de Gascogne où les interactions sont le moins altérées : il existe des interactions trophiques entre le Merlu, le Petit tacaud et le Tacaud commun, jouant un rôle significatif dans la régulation de leur abondance. Les interactions entre espèces sont donc décelables à l'échelle du peuplement et à l'échelle des populations.

Comme le montre ce travail, les facteurs biotiques sont importants dans la dynamique des peuplements de poissons marins démersaux, mais aussi les facteurs physiques de l'environnement. Le principal type de processus de régulation (facteurs biotiques ou facteurs physiques) pourrait donc dépendre non seulement de la population, de l'écosystème, de la période concernée et de l'échelle temporelle, mais aussi comme le montre notre analyse, de l'intensité d'exploitation. Toutefois, il pourrait exister une possibilité autre que l'étude de chaque cas particulier. Pour formuler une généralisation de la dynamique des peuplements de poissons, les deux types de processus dynamiques (abiotiques et biotiques) pourraient être associés. Dans ce but, il faut identifier la nature de cette association d'une part, et quantifier la part respective des deux principaux processus dynamiques d'autre part. Une hypothèse intégrant les facteurs physiques de l'environnement et les interactions biotiques est proposée pour expliquer la dynamique des populations. Cette hypothèse est déduite d'observations des populations de poissons plats en Mer du Nord (Van de Veer *et al.*, 2000) et de morues en

Atlantique (Anderson et Gregory, 2000). L'abondance des individus d'une espèce est régulée par les facteurs physiques lors de la phase pélagique. Lors de la phase démersale, des facteurs densité-dépendants, tels que prédation et cannibalisme, atténuent les variations observées à la phase qui précède. Le poids respectif des deux types de facteurs dépend de la durée relative des deux phases. Selon cette hypothèse, le rôle des interactions biotiques est plus important dans la dynamique des espèces démersales que dans celle des pélagiques. A l'inverse, le rôle des facteurs physiques est plus important pour les espèces pélagiques que pour les démersales. Toutefois, nous avons montré que les interactions peuvent induire une forte variabilité. Les facteurs biotiques n'atténuent donc pas toujours les variations. Un lien théorique pour associer les deux types de processus peut aussi être cherché dans les différences d'échelles spatio-temporelles auxquelles les deux types de processus sont à l'œuvre. Une même espèce démersale pourrait être régulée à long terme (décennies) par des facteurs abiotiques et à court terme (année), par des facteurs biotiques (Fromentin *et al.*, 1997).

Un premier pas vers une quantification de la part respective des interactions entre espèces et des facteurs physiques dans la dynamique des peuplements pourrait être réalisé à l'aide des indicateurs multispécifiques. Ceux-ci ont permis de déceler une différence du rôle des interactions entre le golfe de Gascogne, le golfe du Lion, la Mer du Nord, le plateau de la Nouvelle-Ecosse et le plateau de Guyane. Il est difficile d'attribuer une signification statistique à ces différences à cause du faible nombre d'écosystèmes analysés. Toutefois, l'intégration d'autres peuplements dans cette analyse devrait permettre de quantifier la part des interactions dans leur dynamique.

La diversité dépend de la dynamique des peuplements, (Huston, 1994). En effet, c'est l'équilibre dynamique entre le régime de mortalité et le déplacement compétitif qui assure son maintien. Une modification de la dynamique s'accompagne donc en théorie d'une modification de la diversité. L'impact de l'exploitation par la pêche sur les interactions et en conséquence sur la diversité, est analysé selon la théorie de Huston.

Dynamique de diversité et exploitation

Il n'y a pas de relation simple entre la diversité et l'exploitation, généralisable à partir des résultats trouvés par différents auteurs (Hall, 1999). En effet, dans le cadre de la théorie de Huston, la relation entre la diversité et l'exploitation n'est pas linéaire et dépend de la dynamique des peuplements. Le niveau de compétition est un facteur de maintien de la diversité. A long terme, une altération de la compétition due à l'exploitation par la pêche, comme le montre notre analyse, conduit à une modification de la diversité.

Le golfe du Lion est dominé par des espèces de type K, tandis que le golfe de Gascogne est dominé par des espèces de type r. De plus, la diversité spécifique est plus forte dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne (*cf.* 3^{ème} partie). Ces éléments permettent de situer ces deux écosystèmes de façon relative sur le diagramme de Huston (**Figure 23**). La situation des peuplements sur le diagramme se déplacerait de la droite vers la gauche à cause de l'exploitation. La diversité d'un peuplement non exploité à l'origine, qui serait situé sur la droite du graphique, commencerait par augmenter lentement sous l'effet de l'exploitation puis diminuerait rapidement. Des modifications de structure du peuplement en traits vitaux dominants sont associées aux changements de diversité.

La relation entre diversité et impact de la pêche n'est pas linéaire. L'amplitude d'augmentation et de diminution de la diversité par l'exploitation dépend du régime de perturbations du peuplement : pour de forts régimes de perturbations, la diversité augmente faiblement avant de diminuer tandis que pour de faibles régimes de perturbations, la diversité augmente fortement avant de diminuer.

Outre les effets directs, des auteurs cherchent l'effet de l'exploitation sur la cinétique des espèces en fonction de leur dynamique (cf. 1^{ère} partie, paragraphe 3.2). Très peu d'études ont pour sujet des modifications de la dynamique elle-même, vraisemblablement par manque d'approches globales. L'hypothèse que le rôle des interactions entre les espèces est altéré par l'exploitation est soutenue par les arguments apportés ici. Les caractéristiques du peuplement telles que diversité et composition spécifique relative, mais aussi les propriétés corrélatives telles que la production, sont donc susceptibles d'être modifiées.

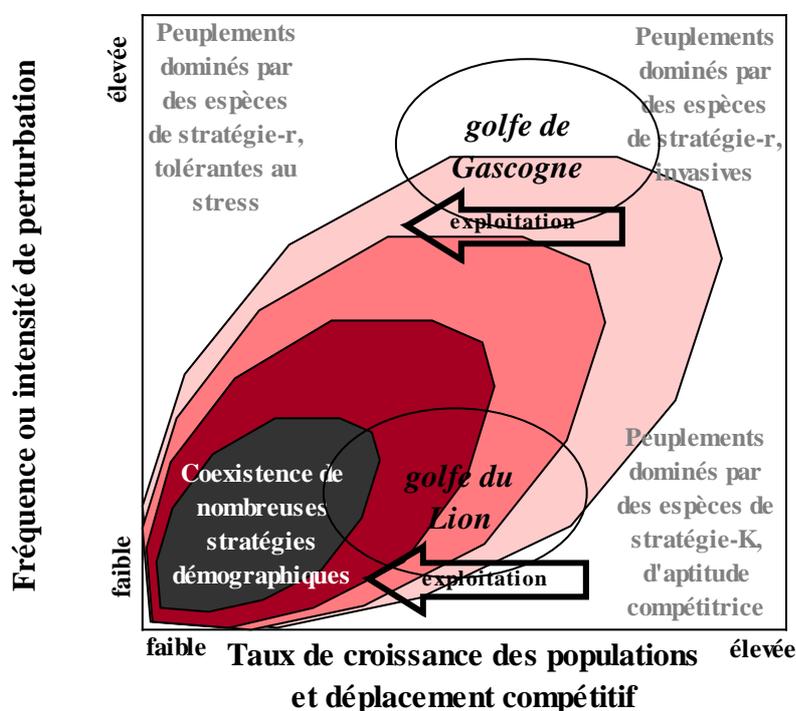


Figure 23.- Impact de l'exploitation par pêche sur la diversité tel que suggéré par les résultats obtenus dans nos analyses et selon la théorie de la diversité de Huston (1994). Le golfe du Lion serait moins soumis à perturbations que le golfe de Gascogne et les espèces dominantes seraient plutôt de type K, tandis qu'elles seraient plutôt de type r dans le golfe de Gascogne. De plus, la diversité spécifique est plus forte dans le golfe du Lion (selon S et N2). La diminution des interactions par l'exploitation conduirait à une diminution de la ségrégation spatiale (Levine, 1976; Vandermeer, 1980), qui est une modalité du déplacement compétitif (Barbault, 1992). Ainsi, la situation des peuplements sur le diagramme serait soumise à un déplacement de la droite vers la gauche, tel qu'indiqué par les flèches.

Dans le cas de cette étude, les indices de diversité spécifique ont permis d'interpréter la structure et le fonctionnement des peuplements à l'échelle biogéographique. Les autres indicateurs multispécifiques utilisés ici, la variabilité de biomasse totale et de la pente du spectre multispécifique et la pente des droites espèces-surface, ont permis de définir le rôle

d'un type de processus écologique dans la dynamique des peuplements. Leur utilisation a permis de mettre en évidence l'impact de l'exploitation sur la dynamique. La diversité étant en relation avec la dynamique, l'effet à long terme de l'exploitation sur la biodiversité a pu être déduite.

Les fonctions des écosystèmes dépendent de la diversité. L'impact de la pêche sur la diversité est donc susceptible de modifier ces fonctions. Les relations théoriques entre la diversité et les fonctions des écosystèmes font l'objet de plusieurs théories qui permettent de déduire les modifications possibles. Celles-ci sont analysées.

Conséquences possibles sur le fonctionnement de l'écosystème

Les écosystèmes non altérés réalisent diverses fonctions qui génèrent des biens (nourriture, plantes médicamenteuses, matières premières...) et services (fertilité des sols, régulation des climats, maintien de la composition gazeuse de l'atmosphère, accumulation des nutriments) dont le genre humain tire profit (Costanza *et al.*, 1997; Sherman et Duda, 1999; Chapin *et al.*, 2000), notamment pour l'exploitation halieutique. La capacité des écosystèmes à remplir ces fonctions dépend de l'intégrité de la biodiversité à plusieurs échelles (génétique, spécifique et écosystémique) et de leur dynamique (**Figure 24**).

L'effet des modifications de la diversité sur les fonctions des écosystèmes dépend de la nature de leur relation. Tandis que l'effet de certains processus écologiques fonctionnels sur la diversité fait l'objet de l'hypothèse de Huston (1994), l'effet de la diversité sur les processus fonctionnels fait l'objet de plusieurs autres hypothèses (revue d'après Boucher, 1997) : "diversité-stabilité", "rivet pop", "redondance" et "idiosyncrasie". D'après la première hypothèse ("diversité-stabilité"), chaque espèce joue un rôle identique dans l'écosystème et les attributs fonctionnels, en particulier la production, augmentent linéairement avec le nombre d'espèces présentes. Dans le cas de la seconde hypothèse ("rivet-pop"), chaque espèce joue un rôle mais le fonctionnement du système est altéré à partir d'un seuil de disparition des espèces en fonction du nombre, de la position et des espèces voisines immédiates. La production augmente donc rapidement avec le nombre d'espèces présentes puis atteint un seuil. Dans le cas de la troisième hypothèse ("redondance"), le fonctionnement est aussi altéré à partir d'un seuil de disparition mais il existe des groupes fonctionnels au sein desquels les espèces jouent le même rôle et peuvent se remplacer. Dans le cas de la quatrième hypothèse ("idiosyncrasie"), la relation entre les attributs fonctionnels et le nombre d'espèces est indéterminée.

Le poids des modifications du fonctionnement des écosystèmes est différent selon les hypothèses énoncées. Dans le cas de la dernière hypothèse, il n'y a pas de conséquences prévisibles. Dans le cas de la seconde et de la troisième hypothèse, une altération de la diversité diminue les attributs fonctionnels des écosystèmes (réduction de la production). Cette diminution est lente et les modifications de la diversité n'ont que peu de conséquences tant que le seuil n'est pas atteint. Au-delà du seuil, la diminution est beaucoup plus rapide. Dans le cas de la première hypothèse, toute altération de la diversité porte à conséquence sur les attributs fonctionnels : ils diminuent rapidement et linéairement.

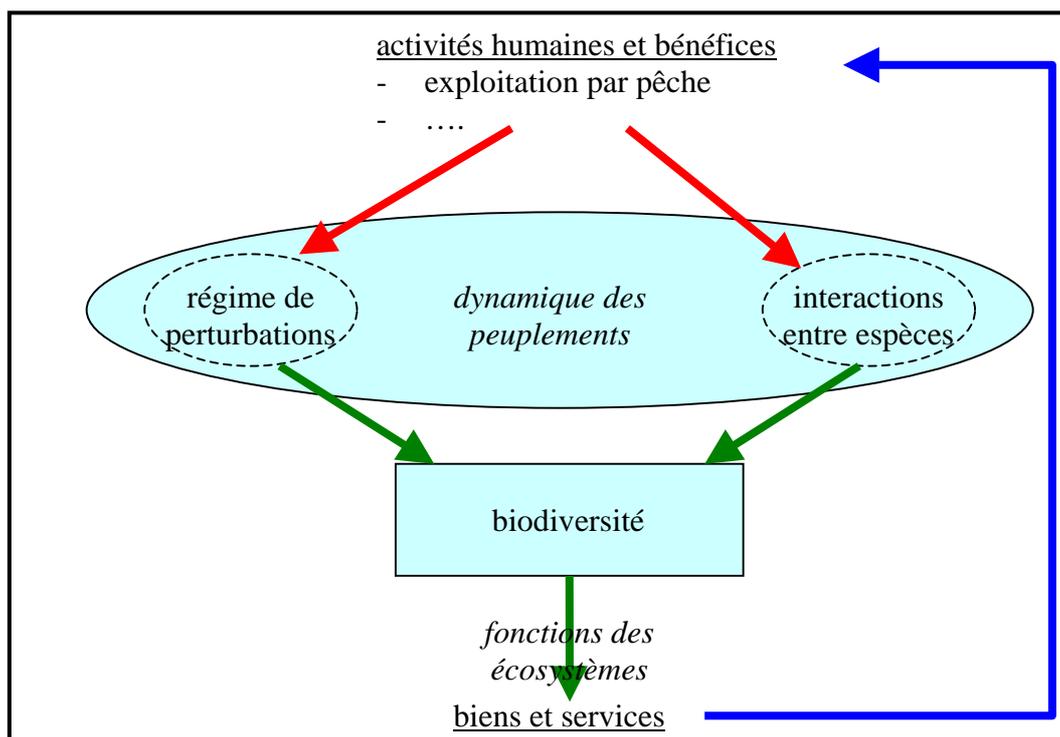


Figure 24.- Mécanismes par lesquels l'activité humaine, dont l'exploitation par la pêche, modifie la capacité des écosystèmes à produire des biens et services et les bénéfices qui en sont tirés (d'après Chapin et al., 2000, modifié). L'exploitation modifie la dynamique des peuplements (flèches rouges). La dynamique des peuplements assure le maintien de la biodiversité qui assure des fonctions conduisant aux biens et services (flèches vertes). Les sociétés humaines tirent profit de ces biens et services (flèche bleue).

Dans ce travail, des interactions densité-dépendantes, de type compensations entre espèces sont mises en évidence dans le golfe du Lion, dans le golfe de Gascogne. De plus, sur le Banc Georges, des espèces ont été remplacées par d'autres du même type fonctionnel (Murawski et Idoine, 1992). Certaines espèces voisines ou appartenant à un même groupe fonctionnel joueraient donc un rôle similaire dans ces écosystèmes. Ainsi, la deuxième ou la troisième hypothèse, "rivet pop" et "redondance", pourrait s'appliquer dans le cas des écosystèmes halieutiques analysés. La relation diversité-attribut fonctionnel reste à établir selon cette voie dans le cas des peuplements de poissons démersaux pour espérer quantifier les modifications des attributs fonctionnels des écosystèmes halieutiques comme la production. Dans une perspective de gestion, l'identification du seuil à partir duquel les modifications des attributs fonctionnels sont plus fortes permettrait de donner une valeur de référence à ne pas dépasser.

Des travaux sont encore nécessaires pour quantifier les relations entre l'exploitation, la dynamique des peuplements, la diversité, les fonctions des écosystèmes et les biens et services produits. Toutefois, les résultats établis ici apportent de nouveaux éléments pour une gestion écosystémique et éclairer des expériences réalisées dans plusieurs régions. Des perspectives de travaux pourront ainsi être proposées.

Vers une gestion écosystémique

Deux principaux modes de gestion écosystémique sont évoqués par Jennings et Kaiser (1998). Ils visent à préserver la structure et le fonctionnement des peuplements. Le premier s'appuie sur les relations trophiques entre espèces. Des expériences de gestion de ce type ont été tentées notamment en Atlantique Nord-Ouest et en Namibie (Shelton, 1992) : le capelan est préservé en Atlantique Nord-Ouest comme espèce fourrage pour la morue, tandis que l'anchois est fortement pêché en Namibie dans l'espoir de favoriser la sardine de valeur commerciale plus intéressante. Le succès de la plupart de ce type de tentatives ne fut cependant pas celui attendu. En effet, les variations des facteurs physiques de l'environnement peuvent être plus importantes dans la régulation du peuplement que les interactions entre espèces. D'autre part, dans le cas de régulation par les relations prédateurs-proies, le prédateur peut avoir plusieurs espèces-proies. Dans ce cas, la proie peut être régulée par le prédateur sans que le prédateur ne soit régulé par la proie. A l'inverse, si le rapport d'abondance entre les deux espèces est suffisamment élevé, le prédateur peut être régulé par la proie sans que la proie ne soit régulée par le prédateur. Pour que ce type de gestion soit efficace, le réseau trophique doit non seulement être identifié dans un premier temps, mais le rôle des interactions dans la dynamique du peuplement et des espèces que l'on cherche à préserver doit être effectivement prépondérant. La restauration d'une ou plusieurs espèces, ainsi que l'impact de l'exploitation (Shannon *et al.*, sous presse), dépendent de la nature des interactions et de leur part dans la dynamique du peuplement. La mise en place d'un tel type de gestion nécessite donc de déterminer la part des interactions biotiques dans la dynamique du peuplement considéré et leur nature.

Le deuxième mode de gestion repose sur la mise en place de zones protégées telles que les "aires marines protégées" (marine protected areas). Ces zones, d'où la pêche est exclue, permettent, au moins théoriquement, de protéger un ou plusieurs types d'habitats identifiés comme nécessaires à préserver, de conserver la structure génétique des stocks, de reconstituer la biomasse des stocks et de simplifier la gestion et ses modes d'application. Dans le golfe de Castellammare (Sicile), le chalutage a été interdit. Seules les pêcheries artisanales et récréatives sont autorisées. Après 4 années d'interdiction, Pipitone *et al.* (2000) constatent que la biomasse totale est 8 fois supérieure à celle observée avant l'interdiction. Toutefois, pour certains stocks, la biomasse n'est multipliée que par 2 (*Merluccius merluccius*), pour d'autres la biomasse est multipliée jusqu'à 500 fois (*Lepidotrigla cavillone*). La vitesse de restauration des stocks dépend pour partie des traits démographiques des espèces : le grondin se reproduit plus vite que le merlu. Ce dernier ne se reproduit qu'à 4 ou 5 ans. Ainsi, il faudrait observer la biomasse des stocks après une période d'interdiction supérieure à l'âge de 1^{ère} maturité des stocks dont cet âge est le plus tardif. Cependant, il n'est pas certain que les populations puissent se reconstituer avec les mêmes biomasses relatives que pendant la période où l'exploitation était faible. Enfin, il n'est pas évident que les espèces de plus fort intérêt commercial, souvent dominantes, soient les plus favorisées. Enfin, la principale difficulté opérationnelle réside dans la surface que doit représenter une zone protégée. Certaines espèces, en particulier les pélagiques, sont migratrices. L'aire de répartition des populations peut donc être très vaste, même si l'espèce n'est pas migratrice, et par conséquent impossible à préserver en totalité. Il faudrait donc identifier et préserver des zones correspondant à la phase du cycle de vie identifiée comme la plus sensible. En complément il serait nécessaire de contrôler strictement non seulement l'effort de pêche dans les autres zones, mais aussi les autres sources de mortalité telles que les pollutions. En revanche, l'habitat entier d'une population plus sédentaire et avec une aire de répartition plus limitée, comme la sole peut faire l'objet d'une préservation à l'aide d'une zone protégée (Jennings *et al.*, 1993). De plus, la

délimitation d'une zone en fonction d'une seule population ne peut être efficace si les interactions trophiques interviennent significativement dans sa dynamique. Là encore, la dynamique du peuplement doit être analysée.

Dans une perspective de gestion écosystémique et de préservation et/ou de restauration d'une population ou d'une espèce, le contexte d'interactions biotiques doit être analysé étant donné son importance dans la dynamique des populations de poissons démersaux. Une hiérarchie du rôle des interactions biotiques entre espèces dans leur dynamique peut être recherchée. Cette hiérarchie doit être traduite à l'échelle d'un écosystème, par l'existence de groupes fonctionnels d'espèces au sein desquels les interactions sont privilégiées. Ces groupes d'espèces pourraient être une unité écologique de gestion plus opérationnelle que le peuplement entier (Simberloff et Dayan, 1991). Par ailleurs, le rôle prépondérant des peuplements de poissons dans la dynamique de l'ensemble d'un écosystème lacustre est connu (voir Jennings et Kaiser, 1998, pour une revue). Ainsi, les relations dynamiques entre les peuplements marins de poissons démersaux et d'invertébrés benthiques, proies des poissons démersaux, sous l'effet de l'exploitation devraient aussi être étudiées.

Dans cette perspective, l'échelle géographique de l'application de cette approche doit être étendue pour permettre une première quantification de l'état des écosystèmes halieutiques et de la part des interactions entre espèces dans la dynamique des peuplements, avec une prise en compte d'autres taxa parmi les invertébrés benthiques. Les bases de données existantes issues des campagnes scientifiques menées dans d'autres régions peuvent être utilisées dans ce but.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, P.B., 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fishery Bulletin* 78 : 1-12.
- Albert, O.T., 1995. Diel changes in food and feeding of small Gadoids on a coastal bank. *ICES Journal of Marine Sciences*, 52: 873-885.
- Aldebert, Y., 1997. Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie Milieu* 47, 275-284.
- Aldebert, Y., Carriès, C., 1988. Problèmes d'exploitation du merlu dans le golfe du Lion. *FAO, Rapport Pêches*, 395 : 87-91.
- Aldebert, Y., Recasens, L., Leonart, J., 1992. Analysis of gear interactions in a hake fishery : the case of the gulf of Lions (NW Mediterranean). *Scientia Marina*, 57, 2-3 : 207-217.
- Aldebert, Y., Recasens, 1996. Comparison of methods for stocks assessment of European hake *Merluccius merluccius* in the Gulf of Lions (Northwestern Mediterranean). *Aquatic Living Resources*, 9, 1 : 13-22.
- Allen, A.P., Whittier, T.R., Kaufmann, P.R., Larsen, D.P., O'Connor, R.J., Hughes, R.M., Stemberger, R.S., Dixit, S.S., Brinkhurst, R.O., Herlihy, A.T., Paulsen, S.G., 1999. Concordance of taxonomic richness patterns across multiple assemblages in lakes of the northeastern United States. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56 : 739-747.
- Alvarez, P., Motos, L., Uriarte, A., 1997. The advection of hake, *Meluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Annual International Symposium of the Fisheries Society of the British Isles, Galway (Ireland), Ichthyoplankton Ecology*. 50 p.
- Amara, R.C., Poulard, J.-C., Lagardère, F., Désaunay, Y., 1998. Comparison between the life cycles of two Soleidae, the common sole, *Solea solea*, and the thickback sole, *Microchirus variegatus*, in the Bay of Biscay (France). *Environmental Biology of Fishes*, 53 : 193-209.
- Andersen, K.P., Ursin, E., 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorous circulation and primary production. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri –og Havundersogelser*, 7 : 319-345.
- Anderson, J.T., Gregory, R.S., 2000. Factors regulating survival of northern cod (NAFO 2J3KL) during their first 3 years of life. *ICES Journal of Marine Science*, 57 : 349-359.
- Armstrong, M.J., 1982. The predator-prey relationships of Irish Sea poor-cod (*Trisopterus minutus* L.), pouting (*Trisopterus luscus* L.), and cod (*Gadus morhua* L.). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 40 : 135-152.
- Arrhenius, F., 1997. Top-down controls by young-of-the-year herring (*Clupea harengus*) in the northern Baltic proper. *Lowell Wakefield fisheries symposium series*. 14. 828 p.
- Arruda, L.M., Andrade, J.P., Cunha, M.M., 1998. Abundance, diversity, and community structure of the fish population in the Ria de Aveiro (Portugal). *Oceanologica Acta*, 11 : 235-240.
- Bakun, A., 1989. L'océan et la variabilité des populations marines. Dans, Troadec, J.P., *L'homme et les ressources halieutiques*, IFREMER (Ed) : 155-188.
- Banse, K, Mosher, S., 1980. Adult body mass and annual production/biomass of field populations. *Ecological Monographs*, 50 : 355-379.
- Barbault, R., 1992. *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution*. Masson (Ed). Paris. 273p.
- Baumgartner, T.R., Soutar, A., Ferreira-Bartrina, V., 1992. Reconstruction of the Pacific sardine and northern anchovy population over the past two millenia from sediments of the Santa Barbara basin, California. *California Co-operative Fishery Investigations Report*, 33 : 24-40.

- Beddington, J.R., 1984. The response of multispecies systems to perturbations. In : Exploitation of marine communities, May, R.M. (Ed), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo : 209-225.
- Berlow, E.L., 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398, 330-334.
- Berlow, E.L., Navarrete, S.A., Briggs, C.J., Power, M.E., Menge, B.A., 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology*, 80, 7 : 2206-2224.
- Bertrand, J., Gil de Sola, L., Papaconstantinou, C., Relini, G., Souplet, A, 1997. An international bottom trawl survey in the Mediterranean: the MEDITS programme. ICES CM 1997/Y: 3.
- Beukema, J.J., 1988. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Marine Biology*, 99 : 425-433.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Paya, I., Sainsbury, K., Sanchez, F., Jin, X., Zwanenburg, K., 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Sciences*, 57, 3 : 558-571.
- Blanchard, F., 1996. Le système pêche côtière en Guyane, bilan des trois dernières années : une nécessaire prise en compte de la complexité. *La Pêche maritime*, 1393, juillet-aout, 8p.
- Blanchard, F. Structure and dynamics of a small-scale fishery system in French Guyana. Aspects structuraux et dynamiques de la pêche côtière en Guyane Française. Dans "Amazonian Coastal Ecosystems", Workshop IV ECOLAB, November 1997, Cayenne, (French Guyana), IRD (Ed) (sous presse).
- Blanchard, F., Boucher, J., 2001. Temporal variability of total biomass in harvested communities of demersal fishes. *Fisheries Research*, 49, 283-293.
- Borgmann, U., 1987. Models on the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 : 136-140.
- Boucher, G., 1997. Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie et Milieu*, 47, 4 : 307-316.
- Boucher, J., 1985. Caractéristiques physiques et biologiques du domaine pélagique. in : Peuplements profonds du golfe de Gascogne. Laubier, L., Monniot, C. (Eds.) 629p, 25-42.
- Boudreau, P.R., Dickie, L.M., 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49 : 1528-1538.
- Briggs, J.C., 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill series in population biology, McGraw-Hill book company, 475p.
- Caddy, J.F., 1999. Eléments pour l'aménagement des pêcheries méditerranéennes : unités géographiques et contrôle de l'effort. *FAO, Etudes et Revues*, 70, 57p et annexes.
- Caddy, J.F., Carocci, F., Coppola, S., 1998. Have peak fishery production levels been passed in continental shelf areas? Some perspectives arising from historical trends in production per shelf area. *Journal of the Northwestern Atlantic Fisheries Sciences*, 23 : 191-219.
- Caddy, J.F., Refk, R., Do Chi, T., 1995. Productivity estimates for the Mediterranean : evidence of accelerating ecological change. *Ocean Coastal Management*, 26, 1 : 1-18.
- Cancela Da Fonseca, J.P., 1993. Community composition : complexity versus diversity. *Bulletin Ecology*, 24, 1 : 31-40.
- Carpenter, R.C., 1988. Mass mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the US National Academy of Sciences*, 85 : 511-514.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., 1984. Planktonic community structure and limnetic primary production. *American Naturalist*, 124 : 159-172.

- Carpenter, S.R., Leavitt, P.R., 1991. Temporal variation in a paleolimnological record arising from a trophic cascade. *Ecology*, 72 : 277-285.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35 : 634-639.
- Caswell, H., Cohen, J.E., 1993. Local and regional regulation of species-area relations : a patch occupancy model. Dans "Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives", 99-107. Ricklefs, R., Schluter, D. (Eds), University of Chicago Press, Chicago, 416p.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviners, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405 : 234-242.
- Charbonnier, D., Garcia, S., 1985. Atlas des pêcheries de la Méditerranée occidentale et centrale. Atlas of the western and central Mediterranean. Rome, FAO/EEC, CGPM/GFCM.
- Chesney, E.J.Jr., Iglesias, J., 1979. Seasonal distribution, abundance and diversity of demersal fishes in the inner Ria de Arosa, northwest Spain. *Estuarine Coastal Marine Sciences*, 8, 3 : 227-239.
- Christensen, V., Pauly, D., 1992. ECOPATH II : a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61 : 169-185.
- Christensen, V., 1995. A model of trophic interactions in the North Sea in 1981, the Year of the Stomach. *Dana*, 11, 1 : 1-28.
- Conover, R.J., Wilson, S., Harding, G.C.H., Vass, W.P., 1995. Climate, copepods and cod : some thoughts on the long-range prospects for a sustainable northern cod fishery. *Climate Research*, 5 : 69-82.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neil, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387 : 253-260.
- Cousins, S.H., 1978. Trophic models – was Elton right? 2nd International Congress of Ecology, Jérusalem, Energy Research Group Report 029, the Open University, Milton Keynes, U.K.
- Cousins, S.H., 1980. A trophic continuum derived from plant structure, animal size and a detritus cascade. *Journal of Theoretical Biology*, 82 : 607-618.
- Cury, P., Roy, C., 1989. Optimal environment window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 670-680.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J., Verheye, H.M. Small pelagics in upwelling systems : patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 603-618.
- Cushing, D.H., Dickson, R.R., 1976. The biological response in the sea to climate changes. *Advances in Marine Biology*, 14 : 1-122.
- Daan, N., Bromley, P.J., Nielsen, N.A., 1990. Ecology of North Sea fish. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26, 2-4 : 343-386.
- Dardignac, J., Quérou, J.C., 1976. Contribution à l'étude de la répartition des Gadidés dans le Golfe de Gascogne. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 40, 3 et 4 : 553-554.
- Dardignac, J., 1988. Les pêcheries du Golfe de Gascogne, bilan des connaissances. *Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER* 9, 204p.
- De Vries, J.G., Pearcy, W.G., 1983. Fish debris in sediments of the upwelling area off central Peru : a late quaternary record. *Deep Sea Research*, 28 : 87-109.
- Dickson, R.R., Brander, K.M., 1993. Effects of a changing wind-field on cod stocks of the North Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 2 : 124-153.

- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., Thomson, D., 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 151, 3 : 264-276.
- Docampo, L., De Bikuna, B.G., 1994. Development and application of a diversity index (D) to the benthic macroinvertebrates communities in the rivers of Biscay (North of Spain). *Archive Hydrobiologie*. 129, 3, 353-371.
- Doherty, P.J., 1982. Some effects of density on the juveniles of two species of tropical, territorial damselfish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 65 : 249-261.
- D'Onghia, G., Tursi, A., Basanisi, M., Marano, C.A., 1996. Dominanza-diversita nella fauna ittica dei fondi mobili del Mar Ionio. *Biologia Marina Mediterraneo*, 3 : 150-151.
- Dorel, D., 1986. Relations taille/poids pour l'Atlantique Nord-Est, IFREMER, DRV, 165 p.
- Dorel, D., Desaunay, Y., 1991. Comparison of three *Solea solea* (L.) nursery grounds of the Bay of Biscay: Distribution, density and abundance of O-group and I-group. ICES-CM-1991/G:75, 8 p.
- Downing, J.A., Plante, C., 1993. Production of fish populations in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1 : 110-120.
- Dragesund, O., Gjosaeter, J., 1988. The Barents Sea. Dans "Continental Shelves (Ecosystems of the World 27)", Postma, H., Zijlstra, J.J. (Eds), Elsevier, Amsterdam, 339-361.
- Duplisea, D.E., Kerr, S.R., Dickie, L.M., 1997. Demersal fish biomass size spectra on the Scotian Shelf, Canada : species replacement at the shelfwide scale. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54 : 1725-1735.
- Ellersten, B., Fossum, P., Solemdal, P., Sundby, S., 1989. Relation between temperature and survival of eggs and first-feeding of the northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 191 : 209-219.
- Ellis, T., Gibson, R.N., 1995. Size-selective predation of 0-group flatfishes on a Scottish coastal nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 127 : 27-37.
- FAO, 1988. Rapport du groupe de travail ad hoc sur l'aménagement des stocks dans la Méditerranée occidentale (CGPM). Rome, 24-25 juin 1986 et Sète, 10-11 février 1987. *Rapport Pêches*, 386, 48p.
- FAO, 1991. FAO Fishery information, data statistics service, statistical bulletin for the general fisheries council for the Mediterranean (GFCM) No 8 : nominal catches 1977-1989. *Bulletin of fisheries statistics* 31.
- Farrugio, H., 1989. Les pêcheries artisanales et leurs interactions en Méditerranée française. 8^{ème} semaine des Açores, 13p.
- Farrugio, H., Le Corre, G., 1996. Diagnostics a l'équilibre de quelques stocks halieutiques demersaux euryhalins du Golfe du Lion : Analyses de pseudocohortes et rendements par recrue. Consultation Technique du Conseil General des Pêches sur l'Evaluation des Stocks dans les Divisions Statistiques Baleares et Golfe du Lion, Sète (France), 19-23 Septembre 1994, Alaya, H.B. (ed.), *FAO Rapport Pêches*, 537 : 113-120.
- Fifas, S., Dao, J.C., Boucher, J., 1990. Un modele empirique du recrutement pour le stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche, France), *Aquatic Living Resources*, 3 : 13-18.
- Finger, T.R., 1982. Interactive segregation among three species of sculpins (*Cottus*). *Copeia*, 3 : 680-694.
- Flinkman, J., Aro, E., Vuorinen, I., Viitasalo, M., 1998. Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *Marine Ecology Progress Series*, 165 : 127-136.

- Forest, A., 1974. Contribution à l'étude de la biologie et e la pêche du céteau, *Dicolocoglossa cuneata* (Moreau), dans le sud du golfe de Gascogne. Thèse de 3^{ème} cycle d'Océanographie biologique, Aix-Marseille, 114p.
- Forest, A., 1995. Variabilité du recrutement de la sole commune *Solea solea* dans le Golfe de Gascogne. Comparaison avec différents stocks du nord-est Atlantique. Journal de Recherche Océanographique., 20, 1-2 : 55-62.
- Fortier, L., Villeneuve, A., 1996. Cannibalism and predation of fish larvae by larvae of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, trophodynamics and potential impact on recruitment. Fishery Bulletin, 94 : 268-281.
- Fromentin, J.M., Stenseth, N.C., Gjosaeter, J., Bjornstad, W.F., Johannessen, T., 1997. Spatial patterns of the temporal dynamics of three gadoid species along the Norwegian Skagerrak coast. Marine Ecology Progress Series, 155 : 209-222.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., 1991. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson (Ed), Paris, 392p.
- Gaertner, J. C., Chessel, D., Bertrand, J., 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages : a multitable approach. Aquatic Living Resources, 11, 2 : 75-85.
- Glémarec, M., 1988. Les facteurs déterminant la distribution des bivalves actuels sur les plateformes nord-est atlantiques. Géologie méditerranéenne, XV, I, 73-81.
- Gomes, M.C., Haedrich, R.L., Guadalupe Villagarcia, M., 1995. Spatial and temporal changes in the groundfish assemblages on the north-east Newfoundland/Labrador Shelf, north-west Atlantic, 1978-1991. Fisheries Oceanography, 4, 2 : 85-101.
- Greenstreet, S.P.R., Hall, S.J., 1996. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the north-western North sea : an analysis of long-term and spatial trends. Journal of Animal Ecology, 65 : 577-598.
- Grosslein, M.D., Langton, R.W., Sissenwine, M.P., 1980. Recent fluctuations in pelagic fish stocks of the Northwest Atlantic, Georges Bank region, in relation to species interactions. Rapports et procès-verbaux des réunions. Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer, 177 : 374-404.
- Guhl, W., 1987. Aquatic ecosystem characterizations by biotic indices. Int. Revue ges. Hydrobiol. 72, 4 : 431-455.
- Guichet, R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Northern part of the Bay of Biscay. ICES Journal of Marine Sciences, 52 : 21-31.
- Guillou, A.J., Njock, J.C., 1978. Analyse des structures de la pêche dans les ports de la côte atlantique française de 1961 à 1975 et des incidences du chalutage sur les stocks des principales espèces concernées par cette activité dans les mers adjacentes. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes, 42 : 17-166.
- Hall, S.J., 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science Ltd, Oxford (UK), 275 p.
- Hall, S.J., Greenstreet, S.P., 1996. Global diversity and body size. Nature, 383 : 132-133.
- Hamerlynk, O., Hostens, K., 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. ICES Journal of Marine Sciences, 50 : 81-91.
- Hennemuth, R.C., 1979. Man as predator. Dans "Contemporary Quantitative Ecology and Related Econometrics", 507-532., Patil, G.P., Rosenzweig, M. (Eds), International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Hill, M. O., 1973. Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. Ecology 54 : 427-432.
- Hixon, M.A., 1980. Competitive interactions between California reef fishes of the genus *Embiotica*. Ecology, 61 : 918-931.

- Hixon, M.A., 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. Dans "The ecology of fishes on coral reefs", Sale, P.F. (Ed), Academic Press, San Diego, 475-508.
- Huisman, J., Weissing, F.J., 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402 : 407-410.
- Hurlbert, S. H., 1971. The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 4 : 577-586.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 1 : 81-101.
- Huston, M.A., 1994. Biological diversity, the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, 681 p.
- Hutchings, J.A., 1996. Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock collapse. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53 : 943-962.
- ICES, 1992. Bulletin statistique des pêches maritimes pour 1988. ICES fisheries statistics 73 : 116p.
- ICES, 1994. Report of the working group on ecosystem effects of fishing activities. ICES CM 1994/Asses/Env : 1.
- ICES, 1996. Report of the working group on ecosystem effects of fishing activities. ICES CM 1996/Asses/Env : 1/G.
- ICES, 1998. Report of the Working group on the assessment of southern shelf demersal stocks. CM 1998/ACFM: 4.
- ICES, 1999. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management. ICES Cooperative Research Report, 236. Parts 1 and 2.
- Iglesias, J., 1981. Spatial and temporal changes in the demersal fish community of the Ria de Arosa (NW Spain). *Marine Biology*, 65 : 199-208.
- Jennings, S., Howlett, G.J., Flatman, S., 1993. The distribution, migrations and stock integrity of lemon sole *Microstomus kitt* in the western English Channel. *Fisheries Research*, 18 : 377-388.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 34 : 201-352.
- King, A.W., Pimm, S.L., 1983. Complexity, diversity, and stability : a reconciliation of theoretical and empirical results. *American Naturalist*, 122 : 229-239.
- Koutsikopoulos, C., Petitgas, P., Arbault, S., Bourriau, P., Camus, P., Villemarque, J. de La, Rouxel, C., 1988. Environmental features governing the spatial distribution of the early life stages of sole (*Solea vulgaris*, Quensel) in the Bay of Biscay. ICES-CM-1988/L:18, 7p.
- Koutsikopoulos, C., Dorel, D., Desaunay, Y., 1995. Movement of sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay: Coastal environment and spawning migration. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 75, 1 : 109-126.
- Lambshhead, P.J.D., Platt, H.M., Shaw, K.M., 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assesment of dominance and diversity. *Journal of Natural History*, 17 : 859-874.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76 : 5-13.
- Lanters, R.L.P., 1999. Basic elements for the implementation of an ecosystem approach in marine management. ICES CM 1999/Z:10.
- Lavigne, D.M., 1982. Similarity in energy budgets of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 51 : 195-206.
- Lekve, K., Stenseth, N.C., Gjoesaeter, J., Fromentin, J.-M., Gray, J.S., 1999. Spatio-temporal patterns in diversity of a fish assemblage along the Norwegian Skagerrak coast. *Marine Ecology Progress Series*, 178 : 17-27.

- Lemoine, M., Vendeville, P., Ladurelle, C., 1982. Examen des prises accessoires de la pêcherie de crevettes peneides du plateau continental de la Guyane Française. Science et Pêche, Bulletin de l'Institut des Pêches Maritimes, 324 : 1-11.
- Levine, S.H., 1976. Competitive interactions in ecosystems. American Naturalist, 110: 903-910.
- Mahon, R., Smith, R.W., 1989. Demersal fish assemblages on the Scotian Shelf, Northwest Atlantic : spatial distribution and persistence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 46, 1 : 134-152.
- May, R.M., Beddington, J.R., Clark, C.W., Holt, S.J., Laws, R.M., 1979. Management of multispecies fisheries. Science, 205, 4403 : 267-277.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. Nature, 395 : 794-798.
- McClanahan, T.R., 1994. Kenyan coral reef lagoon fish : effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. Coral Reefs, 13 : 231-241.
- McClanahan, T.R., Shafir, S.H., 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. Oecologia 83 : 362-370.
- McGrady-Steed, J., Morin, P.J., 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. Ecology 81, 2, 361-373.
- Mehl, S., 1986. Stomach contents of north-east Arctic cod and possible changes in their diet. International Council for the Exploration of the Sea. Committee Meeting 1986/G:29.
- Mehl, S., 1987. The north-east Arctic cod stocks consumption of commercially exploited prey species in 1984-1986. International Council for the Exploration of the Sea. Committee Meeting 1987/S:9, 1-32.
- Murawski, S.A., Idoine, J.S., 1992. Multispecies size composition : a conservative property of exploited fishery systems? Journal of the Northwestern Atlantic Fisheries Sciences, 14 : 79-85.
- Murawski, S.A., Lange, A.M., Idoine, J.S., 1991. An analysis of technological interactions among Gulf of Maine mixed-species fisheries. ICES Marine Sciences Symposia 193 : 237-252.
- Murua, H., Motos, L., Marrale, D., 1996. Reproductive modality and batch fecundity of the European hake, *Merluccius merluccius*. ICES CM/G: 40.
- Myers, R.A., Cadigan, N.G., 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 50 : 1576-1590.
- Niva, T., Julkunen, M., 1998. Effect of population fluctuation of vendace (*Coregonus albula*) on the diet and growth of stocked brown trout (*Salmo trutta*). Advances in Limnology, 50 : 295-303.
- Ottersen, G., Sundby, S., 1995. Effects of temperature, wind and spawning stock biomass on recruitment of Arcto-Norwegian cod. Fisheries Oceanography, 4 : 278-292.
- Overholtz, W.J., Tyler, A.V., 1985. Long-term responses of the demersal fish assemblages of Georges Bank. Fishery Bulletin, 83, 4 : 507-520.
- Overholtz, W.J., Tyler, A.V., 1986. An exploratory simulation model of competition and predation in a demersal fish assemblage on Georges Bank. Transactions of the American Fisheries Society, 115 : 805-817.
- Papaconstantinou, C., Stergiou, K., 1988. On the density-dependent regulation of the 0 group hake (*Merluccius merluccius*, L. 1758) in the Patraikos Gulf, Greece. FAO Fishery Report, 394 : 168-171.
- Pauly, D., 1987. Theory and practice of overfishing : a southeast Asian perspective. Symposium on the Exploitation and Management of Marine Fishery Resources in Southeast Asia. Indo-Pacific Fishery Commission, RAPA Report : 1987/10.

- Pauly, D., Martosubroto, P., 1996. Baseline studies of biodiversity: the fish resources of western Indonesia. ICLARM Stud. Rev., Pauly, D., Martosubroto, P. (Eds.), 23, 321 p.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres Jr., F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279 : 860-863.
- Pipitone, C., Badalamenti, F., D'Anna, G., Patti, B., 2000. Fish biomass increase after a four-year trawl ban in the Gulf of Castellammare (NW Sicily, Mediterranean Sea). *Fisheries Research*, 48 : 23-30.
- Pimm, S.L., Hyman, J.B., 1987. Ecological stability in the context of multispecies fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 2 : 84-94.
- Planque, B., Frédou, T., 1999. Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56 : 2069-2077.
- Platt, T., 1985. Structure of marine ecosystem : its allometric basis. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 213 : 55-64.
- Platt, T., Denman, K., 1977. Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30, 575-581.
- Platt, T., Denman, K., 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 173 : 60-65.
- Pope, J.G., Knights, B.J., 1982. Comparison of length distributions of combined catches of all demersal fishes in surveys in the North Sea and at Faroe Bank. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59 : 116-118.
- Pope, J.G., Macer, C.T., 1996. An evaluation of the stock structure of North Sea cod, haddock, and whiting since 1920, together with a consideration of the impacts of fisheries and predation effects on their biomass and recruitment. *ICES Journal of Marine Sciences*, 53 : 1157-1169.
- Pope, J.G., Stockes, T.K., Murawski, S.A., Idoine, S.I., 1988. A comparison of fish size composition in the North Sea and on Georges Bank. Dans " *Ecodynamics, contributions to theoretical ecology*" Wolff, W., Soeder, C.J., Drepper, F.R. (Eds.), Springer-Verlag, Berlin.
- Poulard, J.-C., Boucher, J., 1997. Spatial distribution of species assemblages in the Celtic Sea and the bay of Biscay. Working Document, ICES Working Group on Ecosystem Effects of fishing, Copenhagen, 17p.
- Quéro, J.C., 1984. Les poissons de mer des pêches françaises. J. Grancher (Ed.), Paris, 394p.
- Quéro, J.C., Cendrero, O., 1996. Incidence de la pêche sur la biodiversité ichtyologique marine : le bassin d'Arcachon et le plateau continental. *Cybiurn* 20, 4, 323-356.
- Rice, J., Gislason, H., 1996. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Sciences*, 53 : 1214-1225.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science*, 235 : 167-171.
- Robertson, D.R., 1996. Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial caribbean damselfishes. *Ecology*, 77 : 885-899.
- Rochet, M.-J., 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES Journal of Marine Sciences*, 55 : 371-391.
- Rodriguez-Capetillo, R., Yanez-Arancibia, A., Sanchez-Gil, P., 1987. Study of diversity, distribution and abundance of demersal fish species on the continental shelf of Yucatan, southern Gulf of Mexico (dry season). *Biotica*, 12 : 87-120.
- Rosenzweig, M.L., 1995. Species diversity in space and time. University Press, Cambridge. 436 p.
- Rudstam, L.G., Aneer, G., Hilden, M., 1994. Top-down control in the pelagic Baltic ecosystem. *Dana*, 10 : 105-129.

- Sarano, F., 1984. Ovarian cycle of the hake *Merluccius merluccius* as a partial spawner fish. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 48, 1-2 : 65-76.
- Scherrer, B., 1983. Biostatistique. Morin, G. (Ed.), 850p.
- Schmitt, R.J., Holbrook, S.J., 1990. Population responses of surfperch released from competition. *Ecology*, 71 : 1653-1665.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois press. Urbana. 117 p.
- Shannon, L.J., Cury, P., Jarre, A. Modelling effects of fishing in the Southern Benguela ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 57 (sous presse).
- Shapiro, J., Wright D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation. *Freshwater Biology*, 14 : 371-383.
- Shelton, P.A., 1992. Detecting and incorporating multispecies effects into fisheries management in the north-west and south-east Atlantic. *South African Journal of Marine Science*, 12 : 723-737.
- Shepherd, J.G., Pope, J.G., Cousens, R.D., 1984. Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapport des Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 185 : 255-267.
- Sherman, K., Duda, A.M., 1999. A strategic approach to marine ecosystems management. *ICES, CM 1999/Z:11*.
- Shin, Y.-J., Cury, P., 1999. OSMOSE, an object-oriented simulator of marine biodiversity exploitation. *ICES/SCOR Symposium "Ecosystem effects of Fishing"*, Montpellier, Mars 1999, Poster.
- Shmida, A., Wilson, M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., 1996. Insect species diversity, abundance and body size relationships. *Nature*, 380, 6576 : 704-705.
- Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22 : 115-143.
- Sissenwine, M.P., Brown, B.E., Grosslein, M.D., Hennemuth, R.C., 1984. The multispecies fisheries problem : a case study of Georges Bank. *Lecture Notes of Biomathematics*, 54 : 286-309.
- Sissenwine, M.P., Daan, N., 1991. An overview of multispecies models relevant to management of living resources. *ICES Marine Sciences Symposia*, 193 : 6-11.
- Solow, A.R., 1994. Detecting change in the composition of a multispecies community. *Biometrics*, 50 : 556-565.
- Souissi, S., Ibanez, F., Ben Hamadou, R., Boucher, J., Cathelineau, A.C., Blanchard, F., Poulard, J.C. New method for multivariate cartography : application to study species assemblages and their habitats by using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia* (sous presse).
- Soutar, A., Isaacs, J.D., 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias. *Fishery Bulletin*, 72, 2 : 257-273.
- Southward, A.J., Boalch, G.T., Maddock, L., 1988. Fluctuations in the herring and pilchard fisheries of Devon and Cornwall linked to changes in climate since the 16th century. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 68 : 423-445.
- Sparre, P., 1991. Introduction to multispecies virtual population analysis. *ICES Marine Sciences Symposia*, 193 : 12-21.
- Spencer, P.D., Collie, J.S., 1997. Patterns of population variability in marine fish stocks. *Fisheries Oceanography*, 6, 3 : 188-204.
- Steele, J.H., 1965. Some problems in the study of marine resources. *Second Publication of the International Commn. of the Northwestern Atlantic Fisheries*, 6 : 463-476.

- Thiebaut, M. L., Dickie, L. M., 1992. Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems : a consequence of allometry in predator-prey interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1308-1317.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity : population versus ecosystem stability. *Ecology* 77 : 350-363.
- Tilman, D., Lehman, C.L., Bristow, C.E., 1998. Diversity-stability relationships : statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist*, 151, 3 : 277-282.
- Tilman, D., 2000. Overview : causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405 : 208-211.
- Ungaro, N., Marano, G., Marsan, R., 1998. Demersal fish assemblage biodiversity as an index of fishery resources exploitation. *Italian Journal of Zoology*, 65 : 511-516.
- Ursin, E., 1982. Stability and variability in the marine ecosystem. *Dana*, 2 : 51-67.
- Van der Veer, H.W., Berghahn, R., Miller, J.M., Rijnsdorp, A.D., 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species : progress made by the flatfish symposia. *ICES Journal of Marine Science*, 57 : 202-215.
- Valdes, L., Lago de Lanzos, A., Sola, A., Franco, C., Sanchez, P., Alvarez, P., 1996. Hake, mackerel and horse mackerel distribution of eggs and larvae in relation to geostrophic circulation in the Bay of Biscay. *ICES CM/S*: 16.
- Van Densen, W.L.T., Buijse, A.D., 1992. Environmental variability and the stability in the outcome of the professional fishery in lake IJssel, the Netherlands. *Netherlands Journal of Zoology*, 42, 2-3 : 500-511.
- Vandermeer, J.H., 1980. Indirect mutualism : variations on a theme by Stephen Levine. *American Naturalist*, 116 : 441-448.
- Vehanen, T., Maeki-Petaeys, A., Aspi, J., Muotka, T., 1999. Intercohort competition causes spatial segregation in brown trout in artificial streams. *Journal of Fish Biology*, 55, 1 : 35-46.
- Vitousek, P.M., Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H., Matson, P.A., 1986. Human appropriation of the producers of photosynthesis. *Bioscience*, 36 : 368-373.
- Walters, C.J., Stocker, M., Tyler, A.V., Westheim, S.J., 1986. Interaction between Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) and herring (*Clupea harengus pallasii*) in the Hecate Strait, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 : 830-837.
- Wang, Y.-T., Tzeng, W.-N., 1997. Temporal succession and spatial segregation of clupeoid larvae in the coastal waters off the Tanshui River Estuary, northern Taiwan. *Marine Biology*, 129, 1 : 23-32.
- Warwick, R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92 : 557-562.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1991. A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71 : 225-244.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1995. New biodiversity measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129 : 301-305.
- Warwick, R.M., Pearson, T.H., Ruswahyuni, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos : further evaluation of the species abundance/biomass method. *Marine Biology*, 95 : 193-200.
- Weisberg, S.B., 1986. Competition and coexistence among four estuarine species of *Fundulus*. *American Zoologist* 26, 1 : 249-257.
- Welcomme, R.L., 1985. River fisheries. *FAO Technical Paper*, 262p.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E., 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. *Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et*

- de la Méditerranée, Vol I, II, III. Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E. (Eds.), UNESCO, Paris, 1473p.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecology Monography, 30 : 279-338.
- Wilson, J.A., French, J., Kleban, P., McKay, S.R., Townsend, R.E., 1991. Chaotic dynamics in a multiple species fishery : a model of community predation. Ecological Modelling, 58 : 303-322.
- Xianshi, J., Qisheng, T., 1996. Changes in fish species diversity and dominant species composition in the Yellow Sea. Fisheries Research, 26 : 337-352.

ANNEXES

Liste des annexes

ANEXE 1 : 1^{er} article de la convention sur la diversité biologique et liste des pays ayant ratifié la convention. p129

ANNEXE II : Les données utilisées p135

ANNEXE III : Analyse des variations de la pente du spectre multispécifique selon la saison et le type d'engin p143

ANNEXE I

1^{er} article de la convention sur la diversité biologique et pays ayant ratifié la convention.
5 JUIN 1992

Préambule

Les parties contractantes,
Conscientes de la valeur intrinsèque de la diversité biologique et de la valeur de la diversité et de ses éléments constitutifs sur les plans environnemental, génétique, social, économique, scientifique, éducatif, culturel, récréatif et esthétique,

Conscientes également de l'importance de la diversité biologique pour l'évolution et pour la préservation des systèmes qui entretiennent la biosphère,

Affirmant que la conservation de la diversité biologique est une préoccupation commune à l'humanité,

Réaffirmant que les Etats ont des droits souverains sur leurs ressources biologiques,

Réaffirmant également que les Etats sont responsables de la conservation de leur diversité biologique et de l'utilisation durable de leurs ressources biologiques,

Préoccupées par le fait que la diversité biologique s'appauvrit considérablement par suite de certaines des activités de l'homme,

Conscientes du fait que les renseignements et les connaissances sur la diversité biologique font généralement défaut et qu'il est nécessaire de développer d'urgence les moyens scientifiques, techniques et institutionnels propres à assurer le savoir fondamental nécessaire à la conception des mesures appropriées et à leur mise en oeuvre,

Notant qu'il importe au plus haut point d'anticiper et de prévenir les causes de la réduction ou de la perte sensible de la diversité biologique à la source et de s'y attaquer,

Notant également que lorsqu'il existe une menace de réduction sensible ou de perte de la diversité biologique, l'absence de certitudes scientifiques totales ne doit pas être invoquée comme raison pour différer les mesures qui permettraient d'en éviter le danger ou d'en atténuer les effets,

Notant en outre que la conservation de la diversité biologique exige essentiellement la conservation in situ des écosystèmes et des habitats naturels ainsi que le maintien et la reconstitution de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel,

Notant en outre que des mesures ex situ, de préférence dans le pays d'origine, revêtent également une grande importance,

Reconnaissant qu'un grand nombre de communautés locales et de populations autochtones dépendent étroitement et traditionnellement des ressources biologiques sur lesquelles sont fondées leurs traditions et qu'il est souhaitable d'assurer le partage équitable des avantages découlant de l'utilisation des connaissances, innovations et pratiques traditionnelles intéressant la conservation de la diversité biologique et l'utilisation durable de ses éléments,

Reconnaissant également le rôle capital que jouent les femmes dans la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique et affirmant la nécessité d'assurer leur pleine

participation à tous les niveaux aux décisions politiques concernant la conservation de la diversité biologique et à leur application,

Soulignant qu'il importe et qu'il est nécessaire de favoriser la coopération internationale, régionale et mondiale entre les Etats et les organisations intergouvernementales et le secteur non gouvernemental aux fins de conservation de la diversité biologique et de l'utilisation durable de ses éléments,

Reconnaissant que le fait d'assurer des ressources financières nouvelles et additionnelles ainsi qu'un accès satisfaisant aux techniques pertinentes devrait influencer sensiblement sur la mesure dans laquelle le monde sera à même de s'attaquer à l'appauvrissement de la diversité biologique,

Reconnaissant en outre que des moyens spéciaux sont nécessaires pour satisfaire les besoins des pays en développement, notamment la fourniture de ressources financières nouvelles et additionnelles ainsi qu'un accès approprié aux techniques pertinentes,

Notant à cet égard les conditions particulières des pays les moins avancés et des petits Etats insulaires,

Reconnaissant que des investissements importants sont nécessaires pour assurer la conservation de la diversité biologique, dont on peut escompter de nombreux avantages sur les plans environnemental, économique et social,

Reconnaissant que le développement économique et social et l'éradication de la pauvreté sont les premières priorités des pays en développement qui prennent le pas sur toutes les autres,

Conscientes du fait que la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique revêtent la plus haute importance pour la satisfaction des besoins alimentaires, sanitaires et autres de la population de la planète, qui ne cesse de croître, et que l'accès aux ressources génétiques et à la technologie ainsi que leur partage sont de ce fait indispensables,

Notant qu'à terme la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique renforceront les relations amicales entre Etats et contribueront à la paix de l'humanité,

Désireuses d'améliorer et de compléter les arrangements internationaux existant en matière de conservation de la diversité biologique et d'utilisation durable de ses éléments,

Déterminées à conserver et à utiliser durablement la diversité biologique au profit des générations présentes et futures,

Sont convenues de ce qui suit :

Article premier. Objectifs

Les objectifs de la présente Convention, dont la réalisation sera conforme à ses dispositions pertinentes, sont la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques, notamment grâce à un accès satisfaisant aux ressources génétiques et à un transfert approprié des techniques pertinentes, compte tenu de tous les droits sur ces ressources et aux techniques, et grâce à un financement adéquat.

RATIFICATION - 14 February 2000

1. Mauritius (4.9.92)
2. Seychelles (22.9.92)
3. Marshall Islands (8.10.92)
4. Maldives (9.11.92)
5. Monaco (20.11.92)
6. Canada (4.12.92)
7. China (5.1.93)
8. St. Kitts & Nevis (7.1.93)
9. Ecuador (23.2.93)
10. Fiji (25.2.93)
11. Antigua & Barbuda (9.3.93)
12. Mexico (11.3.93)
13. Papua New Guinea (16.3.93)
14. Vanuatu (25.3.93)
15. Cook Islands (20.4.93)
16. Guinea (7.5.93)
17. Armenia¹ (14.5.93)
18. Japan¹ (28.5.93)
19. Zambia (28.5.93)
20. Peru (7.6.93)
21. Australia (18.6.93)
22. Norway (9.7.93)
23. Tunisia (15.7.93)
24. Saint Lucia² (28.7.93)
25. Bahamas (2.9.93)
26. Burkina Faso (2.9.93)
27. Belarus (8.9.93)
28. Uganda (8.9.93)
29. New Zealand (16.9.93)
30. Mongolia (30.9.93)
31. Philippines (8.10.93)
32. Uruguay (5.11.93)
33. Nauru (11.11.93)
34. Jordan (12.11.93)
35. Nepal (23.11.93)
36. Czech Republic³ (3.12.93)
37. Barbados (10.12.93)
38. Sweden (16.12.93)
39. European Comm.³ (21.12.93)
40. Denmark (21.12.93)
41. Germany (21.12.93)
42. Portugal (21.12.93)
43. Spain (21.12.93)
44. Belize (30.12.93)
45. Albania² (5.1.94)
46. Malawi (2.2.94)
47. Samoa (9.2.94)
48. India (18.2.94)
49. Hungary (24.2.94)
50. Paraguay (24.2.94)
51. Brazil (28.2.94)
52. Cuba³ (8.3.94)
53. Sri Lanka (23.3.94)
54. Ethiopia (5.4.94)
55. Dominica² (6.4.94)
56. Italy (15.4.94)
57. Bangladesh (3.5.94)
58. Luxembourg (9.5.94)
59. Egypt (2.6.94)
60. Georgia² (2.6.94)
61. UK (3.6.94)
62. Chad (7.6.94)
63. The Gambia (10.6.94)
64. Micronesia (20.6.94)
65. Malaysia (24.6.94)
66. Benin (30.6.94)
67. France (1.7.94)
68. The Netherlands¹ (12.7.94)
69. Kenya (26.7.94)
70. Pakistan (26.7.94)
71. Estonia (27.7.94)
72. Finland (27.7.94)
73. Greece (4.8.94)
74. Grenada (11.8.94)
75. Kiribati² (16.8.94)
76. Romania (17.8.94)
77. Austria (18.8.94)
78. Indonesia (23.8.94)
79. Slovakia³ (25.8.94)
80. Costa Rica (26.8.94)
81. Ghana (29.8.94)
82. Nigeria (29.8.94)
83. Guyana (29.8.94)
84. Djibouti (1.9.94)
85. Kazakhstan (6.9.94)
86. El Salvador (8.9.94)
87. Chile (9.9.94)
88. Iceland (12.9.94)
89. Venezuela (13.9.94)
90. Comoros (29.9.94)
91. Bolivia (3.10.94)
92. Republic of Korea (3.10.94)
93. Senegal (17.10.94)
94. Cameroon (19.10.94)
95. DP Republic of Korea³ (26.10.94)
96. San Marino (28.10.94)
97. Swaziland (9.11.94)
98. Zimbabwe (11.11.94)
99. Viet Nam (16.11.94)
100. Switzerland (21.11.94)
101. Argentina (22.11.94)
102. Myanmar (25.11.94)
103. Colombia (28.11.94)
104. Côte d'Ivoire (29.11.94)
105. Democratic Republic of the Congo (3.12.94)
106. Equatorial Guinea² (6.12.94)
107. Sierra Leone² (12.12.94)
108. Lebanon (15.12.94)
109. Jamaica (6.1.95)
110. Lesotho (10.1.95)
111. Panama (17.1.95)
112. Ukraine (7.2.95)
113. Oman (8.2.95)
114. Cambodia² (9.2.95)
115. Central African Rep. (15.3.95)
116. Mali (29.3.95)
117. Cape Verde (29.3.95)
118. Russian Federation (5.4.95)
119. Guatemala (10.7.95)
120. Uzbekistan² (19.7.95)
121. Niger (25.7.95)
122. Honduras (31.7.95)
123. Israel (7.8.95)
124. Algeria (14.8.95)
125. Morocco (21.8.95)
126. Bhutan (25.8.95)
127. Mozambique (25.8.95)
128. Solomon Islands (3.10.95)
129. Togo¹ (4.10.95)
130. Botswana (12.10.95)
131. Republic of Moldova (20.10.95)
132. Guinea-Bissau (27.10.95)
133. Sudan (30.10.95)
134. South Africa (2.11.95)
135. Nicaragua (20.11.95)
136. Latvia (14.12.95)
137. Singapore (21.12.95)
138. Syrian Arab Republic (4.1.96)
139. Suriname (12.1.96)
140. Poland (18.1.96)
141. Lithuania (1.2.96)
142. Yemen (21.2.96)
143. Niue² (28.2.96)
144. Madagascar (4.3.96)
145. United Rep. of Tanzania (8.3.96)
146. Eritrea² (21.3.96)
147. Ireland (22.3.96)
148. Bulgaria (17.4.96)
149. Rwanda (29.5.96)
150. Saint Vincent and the Grenadines² (3.6.96)
151. Slovenia (9.7.96)
152. Cyprus (10.7.96)
153. Congo (1.8.96)
154. Trinidad and Tobago (1.8.96)
155. Iran, Islamic Republic of (6.8.96)
156. Kyrgyzstan² (6.8.96)
157. Mauritania (16.8.96)
158. Qatar (21.8.96)
159. Bahrain (30.8.96)
160. Turkmenistan² (18.9.96)
161. Lao People's Democratic Republic² (20.9.96)
162. Haiti (25.9.96)
163. Croatia³ (7.10.96)
164. Belgium (22.11.96)
165. Dominican Republic (25.11.96)
166. Turkey (14.2.97)
167. Gabon (14.3.97)
168. Burundi (15.4.97)
169. Namibia (16.5.97)
170. Tajikistan² (29.10.97)
171. Liechtenstein (19.11.97)
172. Former Yugoslav Republic of Macedonia² (2.12.97)
173. Angola (1.4.98)
174. Tonga² (19.5.98)
175. Palau² (6.1.99)
176. Sao Tome and Principe (29.9.99)
177. United Arab Emirates (10.2.00)

1 Acceptance of the Convention

2 Accession to the Convention

3 Approval of the Convention

ANNEXE II

Les données utilisées dans les analyses présentées sont décrites : campagnes scientifiques dans le golfe de Gascogne, dans le golfe du Lion et sur le plateau de Guyane française.

LES DONNEES

II. 1. LES CAMPAGNES DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

Une série de données issues des campagnes de chalutage de fond menées dans le golfe de Gascogne par le laboratoire Ressources Halieutiques de l'IFREMER de Nantes depuis 1987 est utilisée. La série de données est constituée à partir de sept campagnes (programme EVHOE) réalisées entre les mois de septembre et novembre des années 1987, 1988, 1989, 1990, 1992, 1994 et 1995 selon un protocole standardisé. Les données d'une campagne menée au mois de mai 1988 selon le même protocole seront utilisées pour tester l'existence possible de différences des indicateurs multisécifiques dues à un effet saison.

II. 1.1. Stratégie d'échantillonnage

L'échantillonnage couvre l'ensemble du golfe sur les fonds de 10 à 600 m. La stratification est définie selon des critères bathymétriques : de 15 à 30 m, de 31 à 80 m, de 81 à 120 m, de 121 à 160 m, de 161 à 200 m, de 201 à 400 m, de 401 à 600 m.

La position des stations est déterminée aléatoirement dans chaque strate. Leur nombre est proportionnel à la surface de la strate. A partir de 1989, les positions des stations sont conservées d'une campagne à l'autre.

II. 1.2. Protocoles expérimentaux

L'engin utilisé lors des campagnes est un chalut de fond de type GOV 36/47, le maillage de la poche est de 20 mm, l'ouverture horizontale est de 20 m. La durée des traits de chalutage est de 30 min, avec une vitesse de traction de 4 nœuds. Le nombre de trait par campagne est de 101 à 142.

A l'issue de chaque trait, les espèces sont identifiées, les individus sont sexés, comptés et l'ensemble des individus est pesé par espèce. Les individus d'espèces d'intérêt commercial sont mesurés. Etant donné le sujet du travail et dans un souci de comparabilité avec d'autres travaux, les poissons pélagiques et les invertébrés n'ont pas été pris en compte (voir paragraphe II.3 pour la liste des espèces retenues). Dans ce travail, le terme démersal est utilisé pour faire référence aux espèces retenues.

II. 2. LES CAMPAGNES DANS LE GOLFE DU LION

Deux séries de données issues de campagnes de chalutage de fond menées dans le golfe du Lion par le laboratoire Ressources Halieutiques de l'IFREMER de Sète depuis 1983 sont utilisées. La première série est constituée des données de cinq campagnes (programme CHALIST) réalisées au mois de juin des années 1983, 1985, 1986, 1987 et 1992 selon un protocole standardisé. La deuxième série est constituée des données de quatre campagnes (programme MEDITS) réalisées au mois de juin des années 1994, 1995, 1996 et 1997.

II. 2.1. Stratégie d'échantillonnage

L'échantillonnage couvre l'ensemble du golfe sur les fonds de 10 à 600 m (moins de 6 traits de chalut sont réalisés au delà de 600 m lors des campagnes MEDITS). La stratification est définie selon des critères bathymétriques et administratifs (**Tableau II-1**).

La position des stations est déterminée aléatoirement dans chaque strate. Leur nombre est proportionnel à la surface de la strate. Lors des campagnes MEDITS, les positions des stations sont conservées d'une campagne à l'autre.

Tableau II-1.- *Caractérisation des strates d'échantillonnage définies pour les campagnes de chalutage.*

| Programme | Strate | Localisation | | Surface (Km ²) |
|-----------|--------|--------------------------------|-----------------------|----------------------------|
| CHALIST | A1 | De la sonde 10 m à la limite | Ouest de méridien 4°E | 1047 |
| | A2 | des 3 milles | Est de méridien 4E | 1176 |
| | B1 | De la limite des 3 milles à la | Ouest de méridien 4°E | 1909 |
| | B2 | sonde 80 m | Est de méridien 4E | 1004 |
| | C1 | 80-100 m | Ouest de méridien 4°E | 2656 |
| | C2 | | Est de méridien 4E | 1833 |
| | D1 | 100-150 m | Ouest de méridien 4°E | 5224 |
| | D2 | | Est de méridien 4E | 1493 |
| | E1 | 150-500 m | Ouest de méridien 4°E | 682 |
| | E2 | | Est de méridien 4E | 1068 |
| MEDITS | 12101 | 10-50 m | Ouest de méridien 4°E | 1482 |
| | 12106 | | Est de méridien 4E | 696 |
| | 12102 | 50-100 m | Ouest de méridien 4°E | 3911 |
| | 12107 | | Est de méridien 4E | 2610 |
| | 12103 | 100-200 m | Ouest de méridien 4°E | 819 |
| | 12108 | | Est de méridien 4E | 1734 |
| | 12104 | 200-500 m | Ouest de méridien 4°E | 709 |
| | 12109 | | Est de méridien 4E | 653 |
| | 12105 | 500-800 m | Ouest de méridien 4°E | 660 |
| | 12110 | | Est de méridien 4E | 586 |

II. 2.2. Protocoles expérimentaux

Les campagnes CHALIST et MEDITS ont été menées selon deux protocoles différents (**Tableau II-2**).

A l'issu de chaque trait, les espèces sont identifiées, les individus sont sexés, comptés et l'ensemble des individus est pesé par espèce. Les individus d'espèces d'intérêt commercial sont mesurés. Pour les raisons évoquées précédemment, les espèces de poissons pélagiques et les invertébrés ont été retirés, seules les espèces restantes communes aux campagnes CHALIST et MEDITS sont retenues (voir paragraphe II.3 pour la liste des espèces).

Tableau II-2.- *Protocoles expérimentaux des campagnes de chalutage.*

| Caractéristiques | CHALIST | MEDITS |
|-------------------------------|--|--|
| Type d'engin | le Drezen 20 PM | GOC 73 |
| Maillage poche | 40 mm | 20 mm |
| Ouverture horizontale | 10 m | 10 m |
| Durée des traits | Sonde < 150 m : 30 min Sonde > 150 m : 60 min | Sonde < 200 m : 30 min Sonde > 200 m : 60 min |
| Vitesse de traction | 3 nœuds | 3 nœuds |
| Nombre de traits par campagne | de 57 à 73 | de 53 à 70 |

II. 3. LISTE DES ESPECES RETENUES POUR LES ANALYSES

| golfe de Gascogne | | |
|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| <i>Acantholabrus Palloni</i> | <i>Helicolenus dactylopterus</i> | <i>Raja montagui</i> |
| <i>Agonus cataphractus</i> | <i>Hexanchus griseus</i> | <i>Raja naevus</i> |
| <i>Ammodytes tobianus</i> | <i>hyperoplus immaculatus</i> | <i>Raja undulata</i> |
| <i>Anarhichas lupus</i> | <i>Hyperoplus lanceolatus</i> | <i>Raniceps raninus</i> |
| <i>Anguilla anguilla</i> | <i>Labrus bergylta</i> | <i>Rossia macrosoma</i> |
| <i>Aphia minuta</i> | <i>Labrus bimaculatus</i> | <i>Scophthalmus rhombus</i> |
| <i>Argentina silus</i> | <i>Lepidorhombus boscii</i> | <i>Scorpaena loppei</i> |
| <i>Argentina sphyraena</i> | <i>Lepidopus caudatus</i> | <i>Scorpaena notata</i> |
| <i>Arnoglossus imperialis</i> | <i>Lepidotrigla cavillone</i> | <i>Scorpaena porcus</i> |
| <i>Arnoglossus laterna</i> | <i>Lepidion eques</i> | <i>Scyliorhinus canicula</i> |
| <i>Arnoglossus thori</i> | <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | <i>Scyliorhinus stellaris</i> |
| <i>Aspitrigla cuculus</i> | <i>Lesueurigobius friesii</i> | <i>Scymnodon ringens</i> |
| <i>Aspitrigla obscura</i> | <i>Limanda limanda</i> | <i>Solea lascaris</i> |
| <i>Balistes carolinensis</i> | <i>Liparis montagui</i> | <i>Solea vulgaris</i> |
| <i>Bathysolea profundicola</i> | <i>Lithognathus mormyrus</i> | <i>Sparus aurata</i> |
| <i>Blennius ocellaris</i> | <i>Lophius budegassa</i> | <i>Sparus pagrus</i> |
| <i>Boops boops</i> | <i>Lophius piscatorius</i> | <i>Spinachia spinachia</i> |
| <i>Buglossidium luteum</i> | <i>Macrorhamphosus scolopax</i> | <i>Spondyliosoma cantharus</i> |
| <i>Callionymus lyra</i> | <i>Malacocephalus laevis</i> | <i>Squalus acanthias</i> |
| <i>Callionymus maculatus</i> | <i>Melanogrammus aeglefinus</i> | <i>Symphodus bailloni</i> |
| <i>Callionymus reticulatus</i> | <i>Merluccius merluccius</i> | <i>Symphodus melops</i> |
| <i>Capros aper</i> | <i>Merlangius merlangus</i> | <i>Syngnathus acus</i> |
| <i>Centrolabrus exoletus</i> | <i>Microstomus kitt</i> | <i>Syngnathus rostellatus</i> |
| <i>Cepola rubescens</i> | <i>Microchirus variegatus</i> | <i>Torpedo marmorata</i> |
| <i>Chimaera monstrosa</i> | <i>Molva dipterygia macrophtha</i> | <i>Torpedo nobiliana</i> |
| <i>Ciliata mustela</i> | <i>Molva molva</i> | <i>Trachyscorpia cristulata ec</i> |
| <i>Coelorhynchus coelorhynchus</i> | <i>Mullus surmuletus</i> | <i>Trachinus draco</i> |
| <i>Conger conger</i> | <i>Mustelus asterias</i> | <i>Trachyrhynchus trachyrhynch</i> |
| <i>Ctenolabrus rupestris</i> | <i>Mustelus mustelus</i> | <i>Trigloporus lastoviza</i> |
| <i>Cyttopsis roseus</i> | <i>Myliobatis aquila</i> | <i>Trigla lucerna</i> |
| <i>Dalatias licha</i> | <i>Myoxocephalus scorpius</i> | <i>Trigla lyra</i> |
| <i>Dasyatis pastinaca</i> | <i>Nerophis ophidion</i> | <i>Trisopterus luscus</i> |
| <i>Deania calceus</i> | <i>Nezumia aequalis</i> | <i>Trisopterus minutus</i> |
| <i>Dicentrarchus labrax</i> | <i>Notacanthus bonapartei</i> | <i>Umbrina canariensis</i> |
| <i>Dicentrarchus punctatus</i> | <i>Pagellus acarne</i> | <i>Zeugopterus punctatus</i> |
| <i>Dicologlossa cuneata</i> | <i>Pagellus bogaraveo</i> | <i>Zeus faber</i> |
| <i>Diplodus cervinus</i> | <i>Pagellus erythrinus</i> | |
| <i>Diplodus vulgaris</i> | <i>Parablennius gattorugine</i> | |
| <i>Echiodon drummondi</i> | <i>Phrynorhombus norvegicus</i> | |
| <i>Echiichthys vipera</i> | <i>Phycis blennoides</i> | |
| <i>Enchelyopus cimbrius</i> | <i>Platichthys flesus</i> | |
| <i>Etmopterus spinax</i> | <i>Pleuronectes platessa</i> | |
| <i>Eutrigla gurnardus</i> | <i>Pollachius pollachius</i> | |
| <i>Gadiculus argenteus</i> | <i>Pollachius virens</i> | |
| <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i> | <i>Polyprion americanus</i> | |
| <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> | <i>Pomatoschistus minutus</i> | |
| <i>Gaidropsarus vulgaris</i> | <i>Psetta maxima</i> | |
| <i>Galeus melastomus</i> | <i>Raja brachyura</i> | |
| <i>Glyptocephalus cynoglossus</i> | <i>Raja circularis</i> | |
| <i>Gobius niger</i> | <i>Raja clavata</i> | |
| <i>Gobius paganellus</i> | <i>Raja fullonica</i> | |
| <i>Gymnammodytes semisquamatus</i> | <i>Raja microocellata</i> | |

| golfe du Lion | |
|------------------------------------|---------------------------------------|
| <i>Alpheus glaber</i> | <i>Molva dipterygia macrophthalma</i> |
| <i>Anthias anthias</i> | <i>Molva molva</i> |
| <i>Argentina sphyraena</i> | <i>Mullus barbatus</i> |
| <i>Arnoglossus imperialis</i> | <i>Mullus surmuletus</i> |
| <i>Arnoglossus laterna</i> | <i>Nezumia sclerorhynchus</i> |
| <i>Arnoglossus rueppelli</i> | <i>Ophichthus rufus</i> |
| <i>Arnoglossus thori</i> | <i>Oxynotus centrina</i> |
| <i>Aspitrigla cuculus</i> | <i>Pagellus acarne</i> |
| <i>Aspitrigla obscura</i> | <i>Pagellus bogaraveo</i> |
| <i>Blennius ocellaris</i> | <i>Pagellus erythrinus</i> |
| <i>Boops boops</i> | <i>Peristedion cataphractum</i> |
| <i>Buglossidium luteum</i> | <i>Phycis blennoides</i> |
| <i>Callanthias ruber</i> | <i>Phycis phycis</i> |
| <i>Callionymus lyra</i> | <i>Polyprion americanus</i> |
| <i>Callionymus maculatus</i> | <i>Pontophilus spinosus</i> |
| <i>Callionymus phaeton</i> | <i>Psetta maxima</i> |
| <i>Capros aper</i> | <i>Raja asterias</i> |
| <i>Centrophorus granulosus</i> | <i>Raja clavata</i> |
| <i>Cepola rubescens</i> | <i>Raja montagui</i> |
| <i>Chimaera monstrosa</i> | <i>Raja naevus</i> |
| <i>Chlorotocus crassicornis</i> | <i>Rossia macrosoma</i> |
| <i>Citharus linguata</i> | <i>Scophthalmus rhombus</i> |
| <i>Chlorophthalmus agassizii</i> | <i>Scorpaena elongata</i> |
| <i>Coelorhynchus coelorhynchus</i> | <i>Scorpaena loppei</i> |
| <i>Conger conger</i> | <i>Scorpaena notata</i> |
| <i>Dalophis imberbis</i> | <i>Scorpaena porcus</i> |
| <i>Dicentrarchus labrax</i> | <i>Scorpaena scrofa</i> |
| <i>Diplodus annularis</i> | <i>Scyliorhinus canicula</i> |
| <i>Diplodus sargus</i> | <i>Scyliorhinus stellaris</i> |
| <i>Diplodus vulgaris</i> | <i>Serranus cabrilla</i> |
| <i>Epigonus denticulatus</i> | <i>Serranus hepatus</i> |
| <i>Etmopterus spinax</i> | <i>Solea impar</i> |
| <i>Eutrigla gurnardus</i> | <i>Solea lascaris</i> |
| <i>Gadella maraldi</i> | <i>Solea vulgaris</i> |
| <i>Gadiculus argenteus</i> | <i>Sparus pagrus</i> |
| <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> | <i>Spicara maena</i> |
| <i>Galeus melastomus</i> | <i>Spicara smaris</i> |
| <i>Glossanodon leioglossus</i> | <i>Squalus acanthias</i> |
| <i>Leusueurigobius friesii</i> | <i>Squalus blainvillei</i> |
| <i>Gobius niger</i> | <i>Symphurus nigrescens</i> |
| <i>Gobius quadrimaculatus</i> | <i>Torpedo marmorata</i> |
| <i>Helicolenus dactylopterus</i> | <i>Torpedo nobiliana</i> |
| <i>Hexanchus griseus</i> | <i>Torpedo torpedo</i> |
| <i>Hymenocephalus italicus</i> | <i>Trachinus araneus</i> |
| <i>Lepidopus caudatus</i> | <i>Trachinus draco</i> |
| <i>Lepidorhombus boscii</i> | <i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i> |
| <i>Lepidotrigla cavillone</i> | <i>Trigla lucerna</i> |
| <i>Lepidotrigla dieuzeidei</i> | <i>Trigla lyra</i> |
| <i>Lithognathus mormyrus</i> | <i>Trigloporus lastoviza</i> |
| <i>Lophius budegassa</i> | <i>Trisopterus minutus capellanus</i> |
| <i>Lophius piscatorius</i> | <i>Uranoscopus scaber</i> |
| <i>Macrorhamphosus scolopax</i> | <i>Zeus faber</i> |
| <i>Merluccius merluccius</i> | |
| <i>Microchirus variegatus</i> | |

II. 4. LA CAMPAGNE SUR LE PLATEAU DE GUYANE FRANÇAISE

Une série de données issues d'une campagne de de chalutage de fond menée sur le plateau de Guyane Française par le laboratoire Ressources Halieutiques de l'IFREMER de Cayenne en octobre 1994 est utilisée. Ces données sont analysées pour situer les valeurs d'un indicateur multispécifique de diversité dans un contexte biogéographique plus large.

L'échantillonnage couvre le plateau sur les fonds de 10 à 60 m. La stratification est définie selon des quatre secteurs géographiques séparés par une ligne perpendiculaire à la côte et cinq strates bathymétriques : de 10 à 20 m, de 20 à 30 m, de 30 à 40 m, de 40 à 50 m et de 50 à 60 m (**Tableau II-3**).

Tableau II-3.- Surfaces des secteurs et strates échantillonnées en 1994 sur le plateau de Guyane Française.

| Secteur/Strate (km ²) | 0-20 m | 20-30 m | 30-40 m | 40-50 m | 50-60 m | Total |
|-----------------------------------|--------|---------|---------|---------|---------|-------|
| Oyapock-Connétable | 1392 | 357 | 320 | 364 | 768 | 3201 |
| Connétable-Salut | 1402 | 806 | 669 | 820 | 1918 | 5615 |
| Salut-Iracoubo | 1140 | 613 | 614 | 1940 | 1337 | 5644 |
| Iracoubo-Maroni | 2335 | 840 | 1810 | 2524 | 1816 | 9325 |
| Total | 6269 | 2616 | 3413 | 5648 | 5839 | 23785 |

La position des stations est déterminée aléatoirement dans chaque strate. La durée des traits de chalutage est de 30 min, avec une vitesse de traction de 3 nœuds. Le nombre de trait est de 100.

A l'issu de chaque trait, les espèces sont identifiées, les individus sont sexés, comptés et l'ensemble des individus est pesé par espèce. Les individus d'espèces d'intérêt commercial sont mesurés. Les espèces de poissons pélagiques et les invertébrés ne sont pas pris en compte.

ANNEXE III

Les variations de la pente de spectre de poids multispécifique sont analysées pour deux saisons dans le golfe de Gascogne et pour deux séries d'années pour lesquelles le navire et l'engin étaient différents dans le golfe du Lion.

VARIATIONS DE LA VALEUR DE PENTE DU SPECTRE MULTISPECIFIQUE SELON LE PROTOCOLE D'ECHANTILLONNAGE

III. 1.- Introduction

Les conclusions des analyses comparées des caractéristiques de spectres multispécifiques de taille (ou de poids) entre différentes régions sont souvent limitées par la possibilité d'un biais introduit par des différences de protocole des échantillonnages (Murawski et Idoine, 1992; Hall, 1999; Bianchi *et al.*, 2000). Dans le cas de la comparaison de la valeur de pente du spectre entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne, il existe deux sources de biais potentiels dues aux protocoles : la saison d'échantillonnage est différente et les navires et engins utilisés sont différents. Il n'a pas été trouvé de différences de valeurs de pente entre les deux peuplements. Toutefois, des différences de protocoles peuvent masquer des différences existantes.

En 1988, deux campagnes ont été menées selon le même protocole dans le golfe de Gascogne, une première en mai et une seconde en octobre. La pente du spectre est calculée à partir de ces données pour chacune de ces deux campagnes. Les valeurs sont comparées par analyse de covariance pour tester la significativité d'un effet saison. Dans le golfe du Lion, deux types de campagnes sont menées, un premier type de 1983 à 1992 et un second de 1994 à 1997. Une valeur de pente est calculée pour chacun de ces deux types. Les pentes sont comparées par analyse de covariance pour tester l'effet type de campagne.

III. 2.-Analyse des variations de la pente selon les protocoles d'échantillonnage des campagnes

Variations selon la saison

Deux campagnes sont menées avec le même protocole dans le golfe de Gascogne en 1988, une au printemps et une en automne. Les spectres sont comparés entre saisons pour un même type de campagne. Un spectre est ajusté aux données de printemps pour le golfe de Gascogne. Un second est ajusté aux données d'automne. Les deux spectres sont comparés par analyse de covariance.

Le modèle s'ajuste bien aux données pour les deux campagnes (pour chacun des deux ajustement : $R^2=0,98$; $p<0,01$; $n=11$). L'analyse de covariance ne permet pas de rejeter les hypothèses nulles d'égalité des pentes et d'égalité des ordonnées à l'origine (**Figure III-1; Tableau III-1**). Les spectres d'automne et de printemps ont donc les mêmes caractéristiques. Ainsi, à l'échelle du golfe de Gascogne, la saison n'induit pas de différence des caractéristiques de pente et d'ordonnée à l'origine du spectre.

Tableau III-1.- Analyse de covariance des ajustements réalisés pour la campagne d'automne et pour la campagne de printemps 1988 dans le golfe de Gascogne (voir légende en Tableau 7). *: pas de différence significative.

| BARTLETT | | ANCOVA | | | | |
|----------|-------|--------|-------|----|----|---------|
| B | P | Fvp | Fvoo | v1 | v2 | Ft (5%) |
| 1,005 | 0,74* | 0,11* | 0,12* | 1 | 19 | 4,41 |

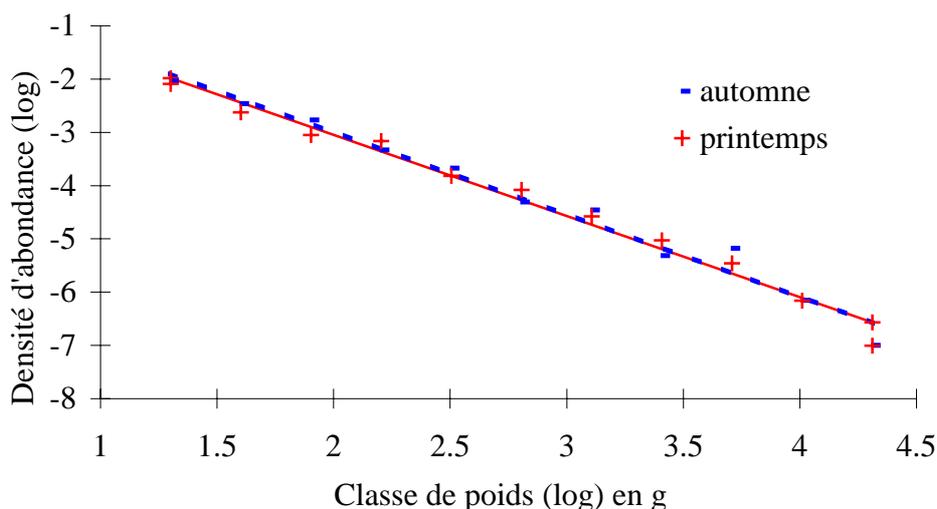


Figure III-1.- Spectres d'abondance (en logarithme) des poissons démersaux du Golfe de Gascogne par classe de poids en grammes (en logarithme) ajustés pour la campagne de printemps (+ et trait plein) et pour la campagne d'automne (- et trait pointillé) 1988.

Variations selon le type d'engin et navire

Dans le golfe du Lion, deux types d'engin sont utilisés : un de 1983 à 1992 et un autre de 1994 à 1997 pour la même saison (printemps). Les spectres sont comparés entre type de campagne. La densité d'individus est calculée par classe pour chaque campagne. Un spectre est ajusté pour les densités par classe pour les années 1983 à 1992 et un second pour les années 1994 à 1997. Les deux ajustements sont comparés par analyse de covariance.

Le modèle linéaire s'ajuste bien aux données pour les deux types de campagnes (**Tableau III-2**). L'homogénéité des variances résiduelles n'est respectée qu'à 0,6%. En effet, l'observation graphique des résidus en fonction de la valeur de x (le poids) nous montre qu'il doit exister une légère convexité des spectres (**Figure III-2**).

Tableau III-2.- Ajustement du modèle linéaire aux données des campagnes CHALIST et MEDITS dans le golfe du Lion.

| Campagne | Pente | Ord. orig. | R ² | n | F |
|----------|-------|------------|----------------|----|------|
| CHALIST | -1,43 | -0,19 | 0,93 | 47 | 569 |
| MEDITS | -1,34 | -0,46 | 0,97 | 38 | 1034 |

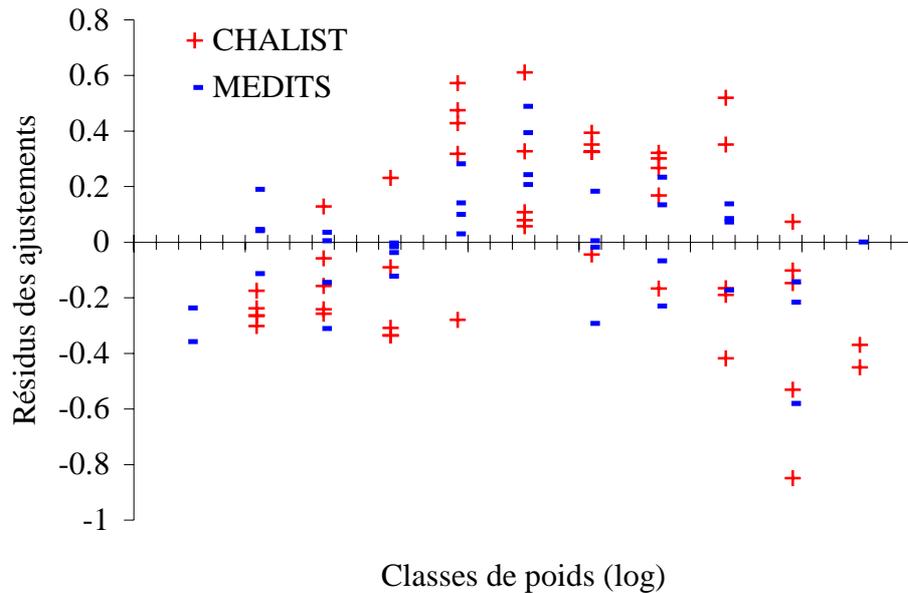


Figure III-2.- distribution des résidus selon les valeurs de classe de poids pour les campagnes CHALIST (+) et MEDITS (-) dans le golfe du Lion.

L'analyse de covariance ne permet pas de rejeter les hypothèses nulles d'égalité des pentes et d'égalité des ordonnées à l'origine (**Tableau III-3; Figure III-3**). Le type d'engin n'induit donc pas de différence des caractéristiques de pente et d'ordonnée à l'origine des spectres à l'échelle du golfe du Lion.

Tableau III-3.- Analyse de covariance des ajustements réalisés pour les campagnes CHALIST utilisant un type d'engin et pour les campagnes MEDITS utilisant un autre type d'engin dans le golfe du Lion (voir légende en tableau 7). * : pas de différence significative.

| BARTLETT | | ANCOVA | | | | |
|----------|-------|--------|-------|----|----|---------|
| B | P | Fvp | Fvoo | v1 | v2 | Ft (5%) |
| 1,096 | 0,006 | 1,31* | 0,56* | 1 | 82 | 3,96 |

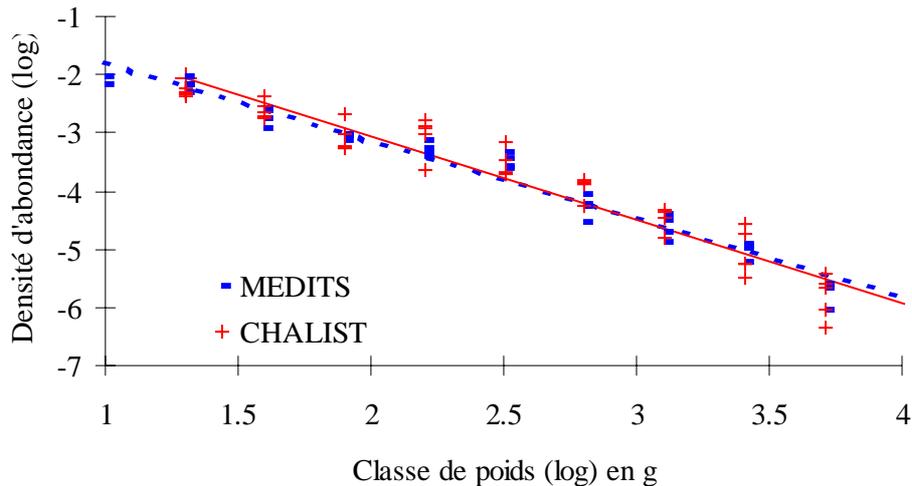


Figure III-3.- Spectres d'abondance (en logarithme) des poissons démersaux du Golfe du Lion par classe de poids en grammes (en logarithme) ajustés pour les campagnes CHALIST (+ et trait plein) et pour les campagnes MEDITS (- et trait pointillé).

Discussion

En théorie, la différence de saison d'observation combinée avec un engin et un navire différent entre les deux régions peut masquer une différence réelle. Or, le mois de mai est proche du mois d'échantillonnage des campagnes du golfe du Lion (juin) et l'effet mai/octobre n'est pas significatif pour le golfe de Gascogne. De plus, l'effet type d'engin n'est pas significatif pour le golfe du Lion. Cependant, une interaction type d'engin et années pourrait masquer un effet réel.

Il n'a pas été possible de mettre en évidence un effet engin/navire ni d'effet saison significatif. Les différences de protocole n'induisent donc pas de différences des caractéristiques des spectres. Ainsi, les conclusions des comparaisons des valeurs de pente entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne semblent robustes dans nos analyses.