

Organisation géographique des populations de poissons marins

Mémoire présenté à

l'Université Pierre et Marie Curie

par

Pierre PETITGAS

pour obtenir

l'Habilitation à Diriger des Recherches

soutenu le 08 Septembre 2010

devant le jury composé de :

Pr. Jean Marc Guarini, UPMC, Président
Dr. François Gerlotto, IRD, Rapporteur
Dr. Philippe Gros, IFREMER, Rapporteur
Dr. Jacques Rivoirard, ENSMP, Rapporteur
Dr. Cédric Bacher, IFREMER, Examineur
Dr. Pascal Monestiez, INRA, Examineur

Remerciements

Depuis le début, j'ai voulu appréhender l'Océan, travailler sur le vivant dans la mer, en relation avec les pêches maritimes.

Mon parcours a dépendu de ma formation pluri-disciplinaire et mon histoire personnelle mais aussi de rencontres et en particulier, de celle avec la Géostatistique. J'avais besoin de maîtriser une technique pour travailler sur les populations et la méthode me révélait la Nature. Le Centre de Géostatistique à Fontainebleau a été un lieu privilégié et fécond où plus qu'ailleurs ensuite, j'ai pris le temps de réfléchir, construire le modèle qui révèle les données. Je tiens à rendre hommage au feu Pr. George Matheron qui m'y a invité, alors que je ne connaissais rien et laissé libre de me développer. Parmi tous les collègues bienveillant du Centre, Jacques Rivoirard est celui qui m'a suivi, guidé et avec qui j'ai le plus échangé au fil des ans.

Le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) a été une famille intellectuelle et en particulier au début, le WGFASST (Working Group on Fisheries Acoustic Science and Technology) où j'ai présenté mes premiers travaux et reçu un accueil favorable. Cette organisation internationale d'échange et de coopération m'a convenu au delà du sujet scientifique car elle est une réponse à notre condition devant la grandeur de l'océan. Depuis, ayant développé mon travail avec le CIEM et connu plusieurs de ses instances, les belles impressions du début sont restées, sans doute à cause de l'alchimie particulière de l'organisation faite d'international, d'enthousiasme, de consensus et de méritocratie.

L'IRD m'a ensuite offert un poste, où j'ai continué le travail commencé à Fontainebleau avec en particulier la complicité d'Emile Marchal, François Gerlotto, Marc Soria. Ce furent les années de l'épopée des valeurs fortes, du comportement des bancs et de multiples confrontations à des situations d'échantillonnage variées.

Puis je suis passé à l'Ifremer. J'ai alors travaillé sur l'organisation spatiale à l'échelle des cycles de vie et des populations et me suis lancé à utiliser les résultats des modèles hydrodynamiques, grâce à Pascal Lazure. J'ai fait équipe avec Jacques Massé qui a monté les campagnes écosystémiques dans le golfe de Gascogne, gardant contact avec le terrain et l'évaluation. La bonne capacité technique d'observation à la mer et les possibilités de modélisation ont été, comme à l'IRD, fortement complémentaires.

En fait, je revenais à l'Ifremer. Mon travail de DEA avait été réalisé à Nantes sur un sujet donné par Alain Laurec qui s'intéressait à la géostatistique et cherchait à rendre l'écologie planctonique plus quantitative. J'adhérais alors à la démarche inductive d'Alain Herbland et Constantin Koutsikopoulos, partant d'une question traduite en un plan échantillonnage à la mer.

Mes collègues de travail, soyez ici remerciés de vos échanges, votre intérêt, votre complicité. Après ces années si vite passées, je n'ai qu'une envie, continuer avec les anciens bien sûr, mais aussi avec les nouveaux.

Table des matières

| | |
|---|----|
| <i>Remerciements</i> | 2 |
| <i>Table des matières</i> | 3 |
| <i>Partie I – Curriculum vitae</i> | 5 |
| Diplômes | 5 |
| Postes | 5 |
| Publications | 6 |
| Articles dans revues de rang A..... | 6 |
| Chapitres de livres | 8 |
| Actes de colloques avec comité lecture..... | 9 |
| Logiciels | 9 |
| Rapports internationaux | 9 |
| Communications à la conférence annuelle du CIEM..... | 10 |
| Encadrements d'étudiants et CDD | 13 |
| Encadrements de DUT (2 mois)..... | 13 |
| Encadrement de Master 1 (3 mois) | 13 |
| Encadrements de DESS (6 mois) | 13 |
| Encadrements de DEA / DAA / Master 2 (6 mois)..... | 13 |
| Direction de Thèse | 14 |
| Comités de Thèse | 14 |
| Encadrements de Post-doc | 14 |
| Encadrements de CDD | 15 |
| Enseignements, formations, conférences | 15 |
| Enseignements..... | 15 |
| Conférences internationales | 16 |
| Evaluation de la recherche et édition | 16 |
| Journaux scientifiques | 16 |
| Jurys de Thèse | 16 |
| Responsabilités de recherche et administratives | 17 |
| Organisations internationales | 17 |
| Projets internationaux..... | 17 |
| Projets IFREMER et nationaux | 18 |
| Groupes de travail internationaux | 18 |
| <i>Partie II – Mémoire</i> | 19 |
| <i>Résumé</i> | 20 |
| <i>Abstract</i> | 21 |
| <i>Introduction</i> | 22 |
| <i>1. Evaluation directe de l'abondance, utilisations des géostatistiques</i> | 24 |
| 1.1 L'approche géostatistique | 25 |
| 1.2 Estimation linéaire, variance d'estimation, plan d'échantillonnage | 27 |

| | |
|--|-----------|
| 1.3 Valeurs fortes et valeurs nulles | 27 |
| 1.4 Biais et précision..... | 29 |
| 1.5 Approches non-stationnaires et multivariées | 31 |
| 1.6 Approches multi-annuelles | 33 |
| 1.7 Quand la variable à estimer est une combinaison de variables ou une fonction.... | 33 |
| 1.8 Surveillance de l'état des stocks avec des séries d'indicateurs et extension à la surveillance de l'environnement | 34 |
| 2. <i>Ecologie des distributions spatiales</i> | 37 |
| 2.1 Caractéristiques d'une distribution spatiale..... | 38 |
| 2.2. Organisation multi-échelles | 40 |
| 2.2.1 Les bancs (schools, biomass schooling pattern)..... | 40 |
| 2.2.2 Les agrégats de bancs (clusters of schools, spatial schooling pattern)..... | 42 |
| 2.2.3 Structuration à méso-échelle (populations acoustiques) | 44 |
| 2.3 Variations d'une distribution spatiale..... | 45 |
| 2.3.1 Variations densité-dépendantes..... | 46 |
| 2.3.2 Relation avec l'environnement, modèles d'habitats réalisés | 48 |
| 2.4 Quelques modèles dynamiques | 50 |
| 3. <i>Organisation spatiale et dynamique des populations</i>..... | 52 |
| 3.1 Patrons spatiaux des cycles de vie..... | 53 |
| 3.1.1 Correspondance entre cycle de vie et structures océanographiques | 53 |
| 3.1.2 Impact de la variabilité environnementale | 54 |
| 3.1.3 Impact de changements environnementaux | 55 |
| 3.1.4 Une population, différents cycles de vie | 55 |
| 3.1.5 Pérennité des cycles de vie, comportement des poissons..... | 56 |
| 3.2 Habitats et aires marine protégées | 58 |
| 3.2.1 Habitats essentiels | 59 |
| 3.2.2 Test de mesures de gestion spatialisée. | 60 |
| 3.3 Survie et transport des larves, recrutement..... | 62 |
| 3.3.1 Développement d'un « IBM larvaire » | 63 |
| 3.3.2 Etude des noyaux de dispersion larvaire | 64 |
| 3.3.3 Conditions initiales: modélisation bioénergétique de la ponte..... | 66 |
| 3.3.4 Corrélacion du recrutement à des variables explicatives: une approche de surveillance..... | 69 |
| <i>Perspectives</i>..... | 71 |
| <i>Références</i>..... | 76 |

Partie I – Curriculum vitae

Pierre Petitgas

Né le 24 Avril 1962. Marié, 2 enfants.

12 rue de la Brasserie. 44100. Nantes. Tel : 0677562447.

IFREMER. rue de l'Île d'Yeu. BP 21105. 44311 cedex 3. Nantes. Tel: 0240374163

E-mail: Pierre.Petitgas@ifremer.fr

Ancien élève de l'Ecole Normale Supérieure de Saint-Cloud et Biologiste (Agrégation de Sciences Naturelles, 1987), je me spécialise en biologie marine (DEA d'Océanologie biologique, 1985) puis dans l'observation et l'estimation des stocks de poissons (Doctorat en Géostatistique, 1991). Ma thématique de recherche porte sur l'écologie et l'évaluation des populations de poissons pélagiques et plus particulièrement sur la distribution géographique de ces populations, son importance pour la dynamique de celles-ci, son lien avec l'environnement et la pêche, son utilisation pour l'évaluation directe par campagne à la mer. Chercheur à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD: 1991-98), j'acquies une expertise internationale sur de nombreux stocks tropicaux. Cadre de recherche à l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) depuis 1998, j'y ai coordonné un programme de recherche sur la Variabilité des ressources et y développe des outils couplant Océanographie et Halieutique permettant d'envisager l'importance de la distribution spatiale pour la prévision des populations et leur conservation dans un contexte de changement climatique et de forts impacts anthropiques. Ces travaux menés dans un cadre international m'ont conduit à prendre des responsabilités depuis 2007 au Comité scientifique du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM / ICES).

Diplômes

1980. Baccalauréat, série C. Mention AB.

1982. Entrée à l'Ecole Normale Supérieure de Saint-Cloud, rang 12^{ième}.

1985. DEA d'Océanologie biologique, Paris VI. Mention B.

1987. Agrégation de Sciences Naturelles, rang 4^{ième}.

CAPES de Sciences Naturelles, rang 2^{ième}.

1991. Docteur en Géostatistique de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, mention très honorable avec félicitations du jury. Contributions géostatistiques à la biologie des pêches maritimes.

Postes

1987-1991 : Détachement à l'Ecole Nationale des Mines de Paris, Centre de Géostatistique. Maître de Conférence.

1991-1998 : Détachement à l'Institut de Recherche pour le développement (IRD) sur poste d'accueil (1991-1994) puis Chargé de recherche (1994-1998) suite au concours d'entrée dans ce Corps.

1998-actuel : Cadre de recherche à l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER).

Publications

Articles dans revues de rang A

1^{er} auteur

- Petitgas, P. 1993.** Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES Journal of Marine Science*, 50: 285-298.
- Petitgas, P. 1993.** Use of disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquatic Living Resources*, 6: 201-209.
- Petitgas, P. and Levenez, J.-J. 1996.** Spatial organisation of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition and biomass in Senegalese waters. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 147-153.
- Petitgas, P. 1997.** Sole egg distributions in space and time characterized by a geostatistical model and its estimation variance. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 213-225.
- Petitgas, P. 1997.** Use of disjunctive kriging to analyse an adaptative survey design for anchovy eggs in Biscay Bay. *Ozeanografika*, 2: 121-132.
- Petitgas, P. 1998.** Biomass dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 443-453.
- Petitgas, P., Reid, D., Carrera, P., Iglesias, M., Georgakarakos, S., Liorzou, B. and Massé, J. 2001.** On the relation between schools, clusters of schools, and abundance in pelagic fish. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 1150-1160.
- Petitgas, P. 2001.** Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish and Fisheries*, 2: 231-249.
- Petitgas, P., Poulard, J.-C. and Biseau, A. 2003.** Comparing commercial and research survey catch per unit effort: megrim in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 66-76.
- Petitgas, P. 2003.** A method for the identification and characterisation of clusters of schools along the transect lines of fisheries acoustic surveys. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 872-884.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., Lebarbier, E. and LeCann, A. 2003.** Sampling variance of species identification in fisheries acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 437-445.
- Petitgas, P. 2003.** L'anchois dans le golfe de Gascogne: une ressource fluctuante sous dépendance environnementale, des outils nouveaux d'océanographie halieutique pour sa prévision. pp.163-176, In: *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*, Académie des Sciences, RST 17, Editions Tec & Doc, Paris.
- Petitgas, P., Massé, J., Bourriau P., Beillois, P., Bergeron, J.-P., Delmas, D., Herbland, A., Froidefond, J.-M. and Santos, M. 2006.** Hydroplankton characteristics and their relationships with sardine and anchovy distributions on the French shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, 70(S1): 161-172.
- Petitgas, P., Magri, S. and Lazure, P. 2006.** One dimensional biophysical modelling of fish egg vertical distributions in shelf seas. *Fisheries Oceanography*, 15: 413-428.
- Petitgas, P., Goarant, A., Massé, J. and Bourriau, P. 2009.** Combining acoustic and CUFES data for the quality control of fish-stock survey estimates. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1384-1390.
- Petitgas, P., Cotter, J., Trenkel, V. and Mesnil, B. 2009.** Fish stock assessments using surveys and indicators: Editorial. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 119-119.

- Petitgas, P. 2009.** The CUSUM out-of-control table to monitor changes in fish stock status using many indicators. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 201–206.
- Petitgas, P. and Poulard, J.-C. 2009.** A multivariate indicator to monitor changes in the spatial patterns of age-structured fish populations. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 165–171.
- Petitgas, P., Secor, D., McQuinn, I., Huse, G. and Lo, N. 2010.** Stock collapses and their recovery: mechanisms that establish and maintain life-cycle closure in space and time. *ICES Journal of Marine Science*, 67. doi:10.1093/icesjms/fsq082.

2^{ième} auteur

- Koutsikopoulos, C. and **Petitgas, P. 1990.** Une procédure systématique pour le sous-échantillonnage des prélèvements de plancton. *Oceanologica Acta* 13: 403-409.
- Marchal, E. and **Petitgas, P. 1993.** Precision of acoustic fish stock estimates: separating the number of schools from the biomass in the schools. *Aquatic Living Resources*: 211- 219.
- Potier, M., **Petitgas, P.** and Petit, D. **1997.** Interaction between fish and fishing vessels in the Javanese purse seine fishery. *Aquatic Living Resources* 10: 149-156.
- Samb, B. and **Petitgas, P. 1997.** Estimation de la précision des campagnes acoustiques au Sénégal par la méthode géostatistique transitive à une dimension. *Aquatic Living Resources* 10: 75-82.
- Allain, G., **Petitgas, P.** and Lazure, P. **2001.** The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography* 10: 151-163.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, P. **2003.** The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the bay of Biscay investigated by lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, 12 (4/5): 407-418.
- Allain, G., **Petitgas, P.** and Lazure, P. and Grellier, P. **2007.** Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Fisheries Oceanography*, 16: 489-505.
- Allain, G., **Petitgas, P.** and Lazure, P. **2007.** The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulations. *Fisheries Oceanography*, 16: 506-514.
- Goarant, A., **Petitgas, P.** and Bourriau, P. **2007.** Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) egg density measurements in the Bay of Biscay: evidence for the spatial variation in egg density with sea surface salinity. *Marine Biology*, 151: 1907-1915.
- Doray, M., **Petitgas, P.** and Josse, E. **2008.** A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored fish aggregating devices with star acoustic surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 65: 1193-1205.
- Doray, M., **Petitgas, P.** Nelson, L., Mahévas, S., Josse, E. and Reynal, L. **2009.** The influence of the environment on the variability of monthly tuna biomass around a moored fish-aggregating device. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1410–1416.
- Dubreuil, J. and **Petitgas, P. 2009.** Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 74: 521-534.
- Cotter, J., **Petitgas, P.**, Abella, A., Apostolaki, P., Mesnil, B., Politou, C.-Y., Rivoirard, J., Rochet, M.-J., Spedicato, M.-T., Trenkel, V. and Woillez, M. **2009.** Towards an ecosystem approach to fisheries management (EAFM) when surveys provide the main source of information. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 243–254.
- Mesnil, B. and **Petitgas, P. 2009.** Detection of changes in time-series of indicators using CUSUM control charts. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 187–192.

- Pecquerie, L., **Petitgas, P.** and Kooijman, S. **2009**. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*, 62: 93–105.
- Lehuta, S., **Petitgas, P.**, Vermard, Y., Mahévas, S. and Huret, M. (**submitted**). Learning from a spatially explicit fishery model: the parameterisation of the anchovy fishery in the Bay of Biscay using ISIS-Fish. *ICES Journal of Marine Science*.
- Huret, M., **Petitgas, P.** and Woillez, M. (**accepted**). Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices: a case study on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*.
- Woillez, M., **Petitgas, P.**, Huret, M., Struski, C. and Léger, F. (**accepted**). Statistical monitoring of spatial patterns of environmental indices for integrated ecosystem assessment, the Bay of Biscay pelagic zone as example. *Progress in Oceanography*.

3^{ème} auteur

- Reid, D., Scalabrin, C., **Petitgas, P.**, Massé, J., Aukland, R., Carrera, P. and Georgakarakos, S. **2000**. Standard protocols for the analysis of school based data from echo sounder surveys. *Fisheries Research*, 47: 125-136.
- Beare, D., Reid, D. and **Petitgas, P.** **2002**. Spatio-temporal patterns in herring school abundance and size in the northwest North Sea: modelling space-time dependencies to allow examination of the impact of local school abundance on schools size. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 469-479.
- Muñoz, R., Carrera, P., **Petitgas, P.**, Beare, D., Georgakarakos, S., Haralambous, J., Iglesias, M., Liorzou, B., Massé, J. and Reid, D. **2003**. Consistency in the correlation of school parameters across years and stocks. *ICES Journal of Marine Science* 60: 164-175.
- Bellier, E., Planque, B. and **Petitgas, P.** **2007**. Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967–73 and 2000–2004. *Fisheries Oceanography*, 16(1): 1-15.
- Gallego, A., North, E. and **Petitgas, P.** **2007**. Advances in modelling physical–biological interactions in fish early life history. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 121–126.
- Villamor, B., Abaunza, P., **Petitgas, P.**, Massé, J., Uriarte, A. **2007**. Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. *ICES Insight*, 44: 9-10.
- Woillez, M., Rivoirard, J. and **Petitgas, P.** **2009**. Notes on survey-based spatial indicators for monitoring fish populations. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 155-164.
- Woillez, M., Rivoirard, J. and **Petitgas, P.** **2009**. Using min/max autocorrelation factors of survey-based indicators to follow the evolution of fish stocks in time. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 193–200.
- Lehuta, S., Mahevas, S., **Petitgas, P.** and Pelletier, D. **2010**. Combining sensitivity and uncertainty analysis to evaluate the impact of management measures with ISIS-Fish: Marine Protected Areas for the Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) fishery in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1063–1075.
- Planque, B., Loots, C., **Petitgas, P.**, Lindstrom, U. and Vaz, S. (**in press**). Modelling the spatial distribution of fish populations using a statistical multi-model approach. *Fisheries Oceanography*.

Chapitres de livres

- Petitgas, P.** **1996**. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. pp. 113-142, In: *Computers in Fisheries Research*, Ed. by B. Megrey and E. Moksness. Chapman and Hall, London.

Petitgas, P. 2009. Geostatistics and their applications to fisheries survey data: a history of ideas, 1990–2007. pp. 191-224, In: *Computers in Fisheries Research*, Ed. by B. Megrey and E. Moksness. Springer Verlag, Netherlands.

Actes de colloques avec comité lecture

Petitgas, P. and Laloe, F. **1998.** Représentation simulée d'un processus de recherche et de capture de bancs de poissons répartis selon un processus ponctuel marqué. pp. 21-26, In: *Biométrie et Halieutique*, Ed. by C. Duby and F. Laloë. Société Française de Biométrie, Paris.

Petitgas, P. 1999. A review of geostatistics for fisheries survey design and stock assessment. pp. 1-12, In: *GeoEnv II - Geostatistics for environmental applications*, Ed. by J. Gomez-Hernandez, A. Soares and R. Froidevaux. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.

Wackernagel, H., **Petitgas, P.** and Touffait, Y. **1989.** Overview of coregionalisation analysis. pp. 409-420, In: *Geostatistics*, Ed. by M. Armstrong. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Logiciels

Petitgas, P. and Prampart, A. **1995.** EVA, Estimation de la variance: logiciel de géostatistique pour l'analyse structurale et les calculs de variance. ORSTOM Editions, collection LogOrstom, Paris.

Petitgas, P. and Lafont, T. **1997.** EVA2: estimation variance version 2 - a geostatistical software on windows95 for the precision of fish stock surveys. ICES CM 1997/Y:22.

Rapports internationaux

Petitgas, P. 2000. A short review of collocation (interaction) indices between spatial patterns of two species. In: Report of the workshop on the use of the continuous underway fish egg sampler (CUFES) for mapping spawning habitats of pelagic fish (eds. D. Checkley, J. Hunter, L. Motos and C. van der Lingen) pp. 53-55. GLOBEC report n°14.

Petitgas, P. 2000. Spatial point processes and the spatial distribution of schools. In: Report on Echotrace Classification (ed. D. Reid) pp. 64-69. ICES Cooperative Research Report, N°238.

Petitgas, P. 2002. Modelling in fisheries assessments. pp. 16-23, In: *ICES Science 1979-1999: The view from a younger generation*, Ed. by P. Petitgas. ICES Cooperative Research Report, N° 253.

Petitgas, P. (Ed.) 2002. *ICES Science 1979-1999: The View from a Younger Generation.* ICES Cooperative Research Report, N° 253.

Petitgas, P. (Ed.) 2010. Life cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. ICES Cooperative Research Report, N° 304. (in press)

North, E., A. Gallego and **Petitgas, P. (Eds.) 2009.** Manual of recommended practices for modelling physical-biological interactions during fish early life. ICES Cooperative Research Report, N° 295.

Petitgas, P. (Ed.) 2004. Report of the ICES Study Group on Regional Scale Ecology of Small Pelagic Fish (SGRESP). ICES CM 2004/G:06.

Petitgas, P. (Ed.) 2005. Report of the ICES Study Group on Regional Scale Ecology of Small Pelagic Fish (SGRESP). ICES CM 2005/G:06.

- Petitgas, P.** (Ed.) **2006**. Report of the ICES Study Group on Regional Scale Ecology of Small Pelagic Fish (SGRESP). ICES CM 2006/LRC:05.
- Petitgas, P.** (Ed.) **2007**. Report of the Working Group on Life Cycle and Ecology of Small Pelagic Fish (WGLESP). ICES CM 2007/LRC:04.
- Petitgas, P.** (Ed.) **2007**. Report of the Workshop on Testing the Entrainment Hypothesis (WKTEST). ICES CM 2007/LRC:10.
- Petitgas, P.** (Ed.) **2008**. Report of the Working Group on Life Cycle and Ecology of Small Pelagic Fish (WGLESP). ICES CM 2008/LRC:13.
- North E., Gallego A. and **Petitgas, P.** (Eds.) **2006**. Report of the Workshop on Advancements in modelling physical-biological interactions in fish early-life history: recommended practices and future directions (WKAMF). ICES CM 2006/OCC:05.

Communications à la conférence annuelle du CIEM

- Petitgas, P.** and Poulard, J.-C. **1989**. Applying stationary geostatistics to fisheries: a study on hake in the Bay of Biscay. In: ICES CM 1989/G:62.
- Petitgas, P.** **1994**. Spatial strategies for fish populations. In: ICES CM 1994/D:14.
- Petitgas, P.**, Monimeau, L., Brehmer, P. and Gerlotto F. **1996**. Characterising the spatial distribution of fish schools with a point process approach: a first application on sonar recordings. ICES CM 1996/B:31.
- Petitgas, P.**, Diner, N., Georgakarakos, S., Reid, D., Aukland, R., Massé, J., Scalabrin, C., Iglesias, M., Muino, R. and Carrera, P. **1998**. Sensitivity analysis of school parameters to compare schools from different surveys: a review of the standardisation task of the EC-FAIR program CLUSTER. ICES CM 1998/J:23.
- Petitgas, P.** and Samb, B. **1998**. On the clustered occurrence of fish schools along acoustic survey transects and its relation to population abundance. ICES CM 1998/J:5.
- Petitgas, P.**, Poulard, J.-C. and Biseau, A. **1999**. Comparison of commercial and scientific cpue data to analyse catchability: megrim in the Celtic Sea. ICES CM 1999/R:08.
- Petitgas, P.** **2000**. On the clustering of fish schools at two scales and their relation with meso-scale physical structures. ICES CM 2000/K:25.
- Petitgas, P.** **2001**. Allocation of survey effort between small scale and large scale and the precision of fisheries survey-based abundance estimates. ICES CM 2001/P:17.
- Petitgas, P.** and Lazure, P. **2002**. Typology of surface currents in Biscay as produced by a circulation model, 1985-2000. ICES CM 2002/P:04.
- Petitgas, P.**, Delmas, D., Herbland, A., Bourriau, P., Bergeron, J.-P., Koueta, N., Froidefond, J.-M., Massé, J., Santos, M. and Beillois, P. **2002**. Functional entities in Biscay pelagic ecosystem and their relation with the distribution of fish. ICES CM 2002/O:04.
- Petitgas, P.**, Massé, J., Beillois, P., Bourriau, P., Santos, M., Lazure, P. and Planque B. **2002**. Estimating in situ daily fecundity by coupling CUFES to acoustics during fisheries surveys: exploration of the method potential on anchovy and sardine in Biscay. ICES CM 2002/O:03.
- Petitgas, P.** and Grellier, P. **2003**. Size selective processes for anchovy in Biscay, 2000-2002 - recruitment, adult survival and spawning. ICES CM 2003/N:07.
- Petitgas, P.**, Massé, J., Grellier, P. and Beillois, P. **2003**. Variation in the spatial distribution of fish length: a multi-annual geostatistics approach on anchovy in Biscay 1983-2002. ICES CM 2003/Q:15.
- Petitgas, P.**, Magri, S. and Lazure, P. **2004**. A one-dimensional model for the vertical distribution of fish eggs: sensitivity analysis and validation. ICES CM 2004/P:33.

- Petitgas, P.**, Beillois, P., Massé, J. and Grellier, P. **2004**. On the importance of adults in maintaining population habitat occupation of recruits as deduced from observed schooling behaviour of age-0 anchovy in the bay of Biscay. ICES CM 2004/J:13.
- Petitgas, P.** and Vaz, S. **2005**. Investigating the interaction between population spatial organisation and population dynamics using an age-structured multi-site matrix model on anchovy in Biscay. ICES CM 2005/L:23.
- Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, P. **2005**. Validation of a biophysical larvae drift, growth and survival model on anchovy in Biscay with a framework for its operational use. ICES CM 2005/O:34.
- Petitgas, P.**, Lenfant, P., Gonzalez, C. and Grellier, P. **2005**. Tracking individual variability in Bay of Biscay anchovy population using genetics and otolith analysis to understand the mechanisms of population maintenance. ICES CM 2005/T:09.
- Petitgas, P.**, Reid, D., Planque, B., Nogueira, E., O'Hea, B., Cotano, U. **2006**. The entrainment hypothesis: an explanation for the persistence and innovation in spawning migrations and life cycle spatial patterns. ICES CM 2006/B:07.
- Petitgas, P.** **2008**. Fish Habitat Mapping with Empirical Orthogonal Functions. ICES CM 2008/M:07.
- Petitgas, P.**, Huret, M., Léger, F., Peck, M., Dickey-Collas, M. and Rijnsdorp, A. **2009**. Patterns and schedules in hindcasted environments and fish life cycles. ICES CM 2009/E:25.
- Petitgas, P.** and Secor, D. **2009**. Mechanisms that sustain life cycle closure in space and time. ICES CM 2009/H:09.
- Allain, G., **Petitgas, P.** and Lazure, P. **1999**. Environmental and stock effects on the recruitment of anchovy in the bay of Biscay: a multivariate analysis. ICES CM 1999/Y:22.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, P. **2000**. Coupling the otolith growth history of anchovy larvae with the physical history of water masses tracked in a hydrodynamic model. ICES CM 2000/N:10.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, G. **2001**. The transport of anchovy larvae and juveniles across the Bay of Biscay studied using otolith increments and a 3D hydrodynamic model. ICES CM 2001/W:01.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Grellier, P. and Lazure, P. **2002**. Comparative otolith growth and drift of larval and juvenile anchovy in Biscay and implications for survival. ICES CM 2002/O:14.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, G. **2003**. Stochastic bio-physical modelling of anchovy larval growth and survival in the Bay of Biscay and its use for recruitment prediction. ICES CM 2003/P:25.
- Allain, G., **Petitgas, P.**, Lazure, P. and Grellier, G. **2004**. Use of a biophysical larval drift growth and survival model to explore the interaction between a stock and its environment: anchovy recruitment in Biscay. ICES CM 2004/J:14.
- Doray, M., **Petitgas, P.**, Josse, E. and Mahévas, S. **2005**. A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored Fish Aggregating devices with star acoustic surveys. ICES CM 2005/U:05.
- Mahévas, S., **Petitgas, P.** and Lazure, P. **2000**. Stochastic Markov modelling along trajectories in a hydrodynamic model of series of events of potential interest for recruitment. ICES CM 2000/N:19.
- Pecquerie, L., **Petitgas, P.**, Huret, M. and Menesguen, A. **2005**. Anchovy seasonal distribution in the Bay of Biscay : which time and spatial scales should be used to relate its pattern to trophic interactions? ICES CM 2005/O:21

- Soria, M., **Petitgas, P.** and Bahri, T. **1998**. On the size of fish schools and clusters: a spatial analysis of multibeam sonar images in the Mediterranean Sea. ICES CM 1998/J:8.
- Vaz, S., **Petitgas, P.**, Beillois, P., Massé, J. and Grellier, P. **2002**. Time and spatial variations of anchovy biometric parameters in the bay of Biscay from 1983 to 2002. ICES CM 2002/O:27.
- Vaz, S. and **Petitgas, P.** **2002**. Study of the bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. ICES CM 2002/O:07.
- Woillez, M., **Petitgas, P.**, Rivoirard, J., Poulard, J.-C. and Bez, N. **2005**. Indices for capturing spatial pattern and change across years of a fish population: an application on European Hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. ICES CM 2005/L:16.
- Lehuta, S., **Petitgas, P.** and Mahévas, S. **2006**. Assessing the potential effect of management scenarios for anchovy fishery of the Bay of Biscay using ISIS-Fish simulation tool. ICES CM 2006/R:10.
- Marquis, E., **Petitgas, P.**, Niquil, N., Dupuy, C. **2006**. Influence of the small pelagic fish on the structure and functioning of the planktonic food web on the continental shelf of the Bay of Biscay. ICES CM 2006/F:09.
- Woillez, M., **Petitgas, P.**, Rivoirard, J., Fernandes, P., terHofstede, R., Korsbrekke, K., Orłowski, A., Spedicato, M.-T., Politou, C.-Y. **2006**. Relationships between population spatial occupation and population dynamics. ICES CM 2006/O:05.
- Cotter, J., **Petitgas, P.**, Mesnil, B., Trenkel, V., Rochet, J.-M., Woillez, M., Rivoirard, J., Bogaards, H., Spedicato, M.-T., Lembo, G., Uriarte, A. and Witthames, P. **2007**. Manual of indicators and methods for assessing fish stocks using only fishery-independent survey-based information. ICES CM 2007/O:27.
- Huret, M., **Petitgas, P.**, Schrum, C. and Planque, B. **2007**. Linking anchovy and sprat distributions with bio-physical oceanographic features: a Bay of Biscay - North Sea comparison. ICES CM 2007/G:14.
- Huret, M., **Petitgas, P.** and Léger, F. **2009**. Sensitivity of anchovy larval dispersal to climate variability of the Bay of Biscay. ICES CM 2009/E:08.
- Struski, C., **Petitgas, P.** and Huret, M. **2009**. Long-term hindcast and climate change forecast of habitat unsuitability using bioenergetics and physical-biogeochemical models: anchovy in the Bay of Biscay and the North Sea. ICES CM 2009/E:22.
- Beare, D., Reid, D. and **Petitgas, P.** **2000**. Spatio-temporal patterns in herring school abundance and size in the NW North Sea. ICES CM 2000/K:02.
- Beare, D., Reid, D., **Petitgas, P.**, Carrera, P., Georgakarakos, S., Haralambous, J., Iglesias, M., Liorzou, B., Massé, J. and Muino, R. **2000**. Spatio-temporal patterns in pelagic fish school abundance and size: a study of pelagic fish aggregation using acoustic surveys from Senegal to Shetland. ICES CM 2000/K:03.
- Lebarbier, E., Massé, J. and **Petitgas, P.** **1998**. Relating trawl catches to aggregation variability to improve identification of echo-traces during acoustic surveys. ICES CM 1998/J:10.
- Bellier, E., Planque, B. and **Petitgas, P.** **2004**. Historical fluctuation of spawning area of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the bay of Biscay from 1967 to 2004. ICES CM 2004/Q:01
- Pecquerie, L., Huret, M., **Petitgas, P.** and Menesguen, A. **2004**. Use of coupled circulation and ecosystem NPZ models to characterise food conditions of anchovy in the Bay of Biscay. ICES CM 2004/P:34
- Portilla, E., Planque, B., **Petitgas, P.**, Massé, J., Santos, M., Beillois, P. and Bourriau, P. **2002**. Spatial association between spawning areas of sardine and anchovy in the Bay of Biscay. ICES CM 2002/O:06.

- Villalobos, H., Massé, J., **Petitgas, P.** and Beillois, P. **2005.** Evolution of the aggregation pattern in pelagic fish echotraces during spring acoustic surveys in the Bay of Biscay, 1989-2004. ICES CM 2005/U:14.
- Woillez, M., Rivoirard, J., **Petitgas, P.** and Deerenberg, C. **2007.** Selecting and combining survey based indices of fish stocks using their correlation in time to make diagnostics of their status. ICES CM 2007/O:07.

Encadrements d'étudiants et CDD

Encadrements de DUT (2 mois)

2000. Martin Fichez. INTECHMER Cherbourg. Evaluation de la maturité de l'anchois dans le Nord Gascogne pendant l'été 2000.

Encadrement de Master 1 (3 mois)

2004. Benoît Lebreton. Université de la Rochelle. Caractérisation du régime alimentaire de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, dans le golfe de Gascogne.
2005. Amélie Lorec. Université de Bordeaux I. Mesures de la densité des œufs d'anchois et de sardine.
2006. Anne Goarant. ENSA – Toulouse. Variation géographique de la densité des œufs d'anchois dans le golfe de Gascogne.
2009. Sophie Chambord. Université de La Rochelle. Distribution horizontale et verticale des œufs d'anchois et de sardine.
2010. Marine Couraudon-Reale. Université Pierre et Marie Curie. Densité des œufs d'anchois et de sardine dans le golfe de Gascogne.

Encadrements de DESS (6 mois)

1991. Arnaud Prampart. DESS Informatique, Université de Paris 8. Réalisation d'un logiciel de géostatistique pour l'analyse structurale et les calculs de variance.
1997. Thierry Lanfont. DESS Double compétence Informatique appliquée aux organisations, Université de Montpellier II. Réalisation d'une seconde version du programme précédent, incluant l'échantillonnage adaptatif (EVA2).
2000. Arnaud LeCann. DESS Génie Informatique, Université de Nantes. Réalisation d'un logiciel pour l'association optimale d'images acoustiques de bancs de poissons à des résultats de pêche.

Encadrements de DEA / DAA / Master 2 (6 mois)

1993. David Nowicki. DEA Océanologie Biologique, Université de Paris VI. Utilisation de campagnes de chalutage pour l'étude de liens entre paramètres biologiques et physiques du milieu marin.
1996. Luc Monimeau. DEA Biostatistique, Université de Montpellier II. Etude de la répartition spatiale des bancs de poissons dans les eaux sénégalaises.
1998. Emilie Lebarbier. DEA Modélisation stochastique et statistique, Université de Paris XI. Comment relier une image acoustique de bancs de poissons à un résultat de pêche?

1999. Gwenhaël Allain. DAA halieutique, ENSA-Rennes. Etude de la variabilité de l'anchois dans le golfe de Gascogne: effets maternels, paramètres météorologiques et structures physiques méso-échelle.
2000. Thomas Brunel. DEA Océanologie biologique, Université de Paris VI. Y a-t-il un lien entre la structuration dans l'espace des poissons pélagiques, la répartition de la pêche et l'environnement?
2005. Vanessa Moucan. Master 2, Université de Tours. Importance des vieux adultes pour le maintien de l'occupation spatiale des habitats.
2006. Sigrid Lehuta. Master 2, Institut National Agronomique, Paris. Evaluation de l'efficacité d'aires marines protégées pour restaurer la population d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) du golfe de Gascogne à l'aide d'un modèle spatialisé.
2007. Maximilien Simon. Master 2, Agrocampus, ENSA-Rennes. Classification de cartes de peuplements: application aux petits pélagiques du golfe de Gascogne.

Direction de Thèse

- 2001-2003. Gwenhaël Allain. Agrocampus, ENSA-Rennes. Couplage d'un modèle individu-centré larvaire à un modèle hydrodynamique pour développer un indice de recrutement de l'anchois dans le golfe de Gascogne. Laboratoire ECOHAL, IFREMER-Nantes.
- 2004-2006. Laure Pecquerie. Agrocampus, ENSA-Rennes. Modélisation de la croissance et de la reproduction d'une espèce de petits pélagiques et leur couplage à un modèle de bas niveau trophique : l'anchois du golfe de Gascogne. Départements EMH et DYNECO, IFREMER – Nantes et Brest, collaboration avec l'Université d'Amsterdam.

Comités de Thèse

- 2006-2009. Christophe Loots. Contrôles de la distribution spatiale de l'habitat de reproduction chez les populations de poissons : approche multi-modèles appliquée à la plie et au merlan de Mer du Nord et à l'anchois du Golfe de Gascogne. Université de Paris VI.
- 2007-2010. Sigrid Lehuta. Evaluer l'impact d'aires marines protégées sur la dynamique de pêcheries mixtes : développement d'indicateurs et application à la pêche pélagique du golfe de Gascogne. Agrocampus, ENSA-Rennes.

Encadrements de Post-doc

- 2001-2002. 18 mois. Sandrine Vaz. Modélisation spatialisée de la population d'anchois du golfe de Gascogne permettant de combiner les effets de l'environnement à ceux de la pêche. Laboratoire ECOHAL, IFREMER-Nantes.
- 2003-2004. 18 mois. Stéphanie Magri-Hoeltzener. Variabilité hydrodynamique sur les habitats biologiques du Golfe de Gascogne. Collaboration entre les Départements EMH et DYNECO, IFREMER – Nantes et Brest.
- 2006-2007. 18 mois. Marina Chifflet. Validation de trajectoires lagrangiennes dans les modèles hydrodynamiques pour représenter les dérives larvaires de poissons dans le golfe de Gascogne et en Mer du Nord. Collaboration entre les Départements EMH et DYNECO, IFREMER – Nantes et Brest et l'Université de Hamburg (Réseau d'Excellence Européen EUR-OCEANS).
- 2008-2009. 18 mois. Mathieu Woillez. Surveillance écosystémique et cartographique pour l'halieutique. Département EMH, IFREMER – Nantes.

Ecadrements de CDD

2005. 3 mois. Estelle Brousmiche. Comparaison entre la croissance des anchois du Nord et du Sud Gascogne à partir de mesures otolithométriques. Contrat pour l'analyse de données fournies par les pêcheurs.
2006. 6 mois. Anne Goarant. Analyse de la capturabilité des campagnes, comparaison entre les méthodes d'échantillonnage par les œufs et par acoustique. Contrat dans le cadre du projet européen UNCOVER.
2007. 3 mois. Laure Pecquerie. Mise en forme des codes informatiques d'un modèle bioénergétique DEB de l'anchois. Contrat suite à fin de thèse.
2008. 4 mois. Julien Dubreuil. Etude du cycle saisonnier des réserves énergétiques de l'anchois. Contrat dans le cadre du projet européen RECLAIM.
2009. 8 mois. Caroline Struski. Etude à long terme du forçage climatique sur la croissance et la ponte de l'anchois dans le Golfe de Gascogne. Contrat dans le cadre du projet européen RECLAIM.

Enseignements, formations, conférences

Enseignements

1989. Cours (3 heures) au DEA Océanologie biologique Université de Paris VI. Représentation spatiale des données écologiques.
1997. Cours (3 heures) au DEA Ecologie des systèmes aquatiques Université de Montpellier II. L'agrégation biologique et ses conséquences pour l'évaluation des populations et leur capturabilité par la pêche.
1991. Formation (2 jours) de Géostatistique appliquée aux campagnes à la mer. 1991. IRD-Bondy.
1992. Formation (5 jours) de Géostatistique dans le cadre CIEM. 1992. Geostatistics for fish survey data. Ecole des Mines de Paris.
1993. Formation (5 jours) de Géostatistique dans le cadre FAO en Afrique de l'Ouest. Tenerife.
1997. Formation (3 jours) de Géostatistique dans le cadre de la formation interne de l'IRD (avec INRA). IRD-Montpellier.
- 2002-2004. Ateliers annuels (3 jours) de Géostatistique appliquée aux campagnes à la mer dans le cadre du Système d'information halieutique de l'IFREMER (SIH-Campagnes). IFREMER-Nantes
2002. Atelier (1 jour) sur les modèles spatialisés de dynamique de population et leur couplage à des modèles hydrodynamiques. IFREMER-Nantes.
2002. Atelier (1 jour) sur les applications géostatistiques marine dans le cadre de la formation du PNEC ART4. Station marine d'Endoume.
1999. Conférence à l'Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (Québec). Geostatistics applications to fisheries survey design and assessment.
2006. Conférence au Hellenic Centre for Marine Research à Athènes. Fish distribution and environment.
2010. Invité (invited speaker) à l'atelier CIEM Workshop on Mortality in the Early Life Stages of Fish (WKMOR). Aberdeen.

Conférences internationales

2000. Co-organisateur (convener) d'une session thématique (Session K) à la conférence annuelle du CIEM. Bruges. 32 présentations, 5 posters.
2002. Co-organisateur (convener) du Colloque d'océanographie du golfe de Gascogne, International Colloquium of the Bay of Biscay. Gijon, 5 jours.
2006. Co-organisateur (convener) de l'atelier de travail WKAMF (3 jours) du CIEM en collaboration avec les programmes GLOBEC et EUR-OCEANS : Workshop on advancements in modelling physical-biological interactions in fish early-life history. Nantes. 23 présentations orales, 17 posters. Co-Editeur d'un numéro spécial du journal Marine Ecology Progress Series, suite à l'atelier.
2007. Co-organisateur (convenor) de l'atelier de travail WKTEST du CIEM (3 jours): Workshop on Testing the Entrainment Hypothesis. Nantes.
2009. Co-organisateur (convener) d'une session thématique (Session H) à la conférence annuelle du CIEM. Berlin. 17 présentations, 7 posters. Co-Editeur d'une série d'article (special feature) dans le journal ICES Journal of Marine Science, suite à la session.
2010. Co-organisateur (convenor) de l'atelier de travail WKANSARNS du CIEM (3 jours): Workshop on anchovy, sardine and climate variability in the North Sea and adjacent waters. Nantes.
2010. Membre du comité d'organisation de la Conférence scientifique annuelle du CIEM (ASC) à Nantes. 5 jours, 19 sessions thématiques.

Evaluation de la recherche et édition

Journaux scientifiques

- Arbitrage d'environ 5 manuscrits par an principalement pour les journaux suivants : Fisheries Oceanography, ICES Journal Marine Science, Marine Ecology Progress Series.
- 2000 – actuel. Membre de comité éditorial du journal Fisheries Oceanography.
2006. Co-Editeur d'un numéro spécial du journal Scientia Marina, suite au Colloque internationale d'océanographie du golfe de Gascogne en 2002.
2007. Co-Editeur d'une série d'articles (special feature) dans le journal Marine Ecology Progress Series, suite à l'atelier WKAMF en 2006 du CIEM.
2009. Co-éditeur d'un numéro spécial du journal Aquatic Living Resources, suite au projet européen FISBOAT.
2010. Co-éditeur d'une série d'articles (special feature) dans le journal ICES Journal of Marine Science, suite à la session H en 2009 de la conférence annuelle du CIEM (What do fish learn in schools? Life cycle diversity within populations: mechanisms and consequences).

Jurys de Thèse

1997. Rapporteur de la thèse de Philippe Guiblin. Analyse géostatistique de campagnes (acoustique et chalutage) sur le hareng écossais. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris.
2004. Rapporteur de la thèse de Mireille Boleau. Combinaison géostatistique de l'acoustique et des captures dans les campagnes scientifiques de pêche par chalutage. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris.
2006. Examineur de la thèse de Mathieu Doray. L'agrégation des thons de sub-surface au sein du système « DCP ancré – macronecton – environnement – pêche » en Martinique :

- étude hiérarchique par méthodes acoustiques, optiques et halieutiques. Agrocampus, ENSA-Rennes.
2007. Examineur de la thèse d'Elise Marquis. Le micro-zooplancton dans le réseau trophique planctonique : importance et rôle fonctionnel ; étude sur le plateau continental du golfe de Gascogne. Université de La Rochelle.
2007. Examineur de la thèse de Grégoire Certain. Distribution, abondance et stratégie de recherche alimentaire chez les prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne: une étude spatialisée. Université de La Rochelle.
2007. Examineur de la thèse de Edwige Bellier. Distributions et structures spatiales au sein de systèmes en patchs hiérarchiques dynamiques: mise en évidence des relations spatiales espèces-environnement à échelles multiples. Université d'Aix-Marseille II.
2007. Examineur de la thèse de Mathieu Woillez. Contributions géostatistiques à la biologie halieutique. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris.
2009. Examineur de Gaël Potin. Distribution spatiale de poissons grégaires dans le réseau de structures artificielles : le cas de la baie de Saint-Paul à l'Île de la Réunion. Université de La Réunion.
2009. Examineur de la thèse de Abdelmalek Faraj. Techniques géostatistiques au service de l'aménagement de la pêche céphalopodière marocaine. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris.
2010. Examineur de la thèse de Sakina Ayata. Importance relative des facteurs hydroclimatiques et des traits d'histoire de vie sur la dispersion larvaire et la connectivité à différentes échelles spatiales (Manche, golfe de Gascogne). Université de Paris VI.

Responsabilités de recherche et administratives

Organisations internationales

- 1998 – 2004. Représentant français (nommé) au Comité de l'océanographie du CIEM.
- 2005-2007. Représentant français (nommé) au Comité des ressources vivantes du CIEM.
- 2007-2008. Président élu (Chairman) du Comité des ressources vivantes du CIEM. A ce titre, membre du Comité consultatif du CIEM (ConC).
- 2009-2011. Président élu (Chairman) du Steering Group on Ecosystem Functions. A ce titre, membre du Comité scientifique du CIEM (SCICOM).

Projets internationaux

- 1996-1998. Coordinateur du projet européen CLUSTER (FAIR CT96-1799). Aggregation patterns of pelagic commercial fish under different stock situations and their impact on exploitation and assessment.
- 2005-2007. Coordinateur du projet européen FISBOAT (FP6-SRTEP-502572). Fisheries Independent survey based operational assessment tools.
- 1999-2001. Responsable Ifremer dans le projet européen PELASSES (Directorate General Fisheries, 99/010). Direct abundance estimation and distribution of pelagic fish species: improving acoustic and daily egg production methods for sardine and anchovy.
- 2005-2008. Responsable Ifremer dans le Réseau d'excellence européen EUR-OCEANS (FP6-REX-511106). Ocean Ecosystems Under Anthropogenic and Natural Forcings.
- 2007-2009. Responsable Ifremer dans le projet européen RECLAIM (FP6-STREP-44133). Resolving Climate Change Impacts on Fish stocks.

2009-2011. Responsable Ifremer dans le projet européen REPRODUCE (ERANET MariFish). Understanding Recruitment Processes Using Coupled Biophysical Models of the Pelagic Ecosystem.

Projets IFREMER et nationaux

1998-2008. Coordinateur du programme IFREMER Variabilité des Ressources: projet FOREVAR (Forçage environnemental et variabilité des populations) affilié au programme international GLOBEC, focus 2.

2000-2003. Coordinateur du volet Petits pélagiques et leur environnement du Chantier Gascogne du Programme national d'écologie côtière (PNEC-Gascogne).

Groupes de travail internationaux

2004-2006. Président (Chairman) du groupe CIEM Study Group on Regional Scale Ecology of Small Pelagic Fish (SGRESP).

2007-2008. Président (Chairman) du groupe CIEM Working Group on Life cycle and Ecology of Small Pelagic Fish (WGLESP).

Partie II – Mémoire

Résumé

La gestion des stocks de poissons marins est longtemps restée a-spatiale, considérant implicites les mécanismes d'organisation spatiale qui soutiennent la distribution géographique des ressources et leur dynamique démographique. Mais l'impact du changement climatique et l'anthropisation des habitats nécessitent d'en tenir compte explicitement. Partant de questions d'évaluation qui ont nécessité la modélisation des distributions spatiales (section 1), le déterminisme écologique de ces distributions a ensuite été abordé à différentes échelles (section 2) puis ont été envisagées les conséquences de l'organisation spatiale sur la dynamique démographique des populations (section 3). L'approche scientifique suivie intègre l'acquisition de données à la mer, la caractérisation statistique et la modélisation.

L'application de la géostatistique aux données des campagnes halieutiques permet de proposer une solution à l'estimation d'abondance et la cartographie pour une variété de plans d'échantillonnage. Différents modèles sont mis en œuvre (stationnaires, non-stationnaires, non-linéaires, multivariés, spatio-temporels) en fonction du comportement des données et du problème posé. Des biais d'échantillonnage sont identifiés en combinant différentes méthodes d'échantillonnage. Des procédures nouvelles d'évaluation de stocks à partir d'indicateurs dont des indicateurs spatiaux sont développées, qui préparent à l'évaluation des écosystèmes.

L'étude écologique des distributions révèle des échelles structurales différentes dont les forçages environnementaux et densité-dépendants sont différents. L'échelle structurale des agrégats de bancs est fortement lié au comportement dynamique d'éclatement et de fusion de ceux-ci. En revanche, l'échelle structurale supérieure correspondant à la méso-échelle peut être reliée aux gradients régionaux de l'environnement. Les liens entre les caractéristiques des bancs et l'abondance de la population restent équivoques, sans doute à cause d'un défaut de compréhension de la connectivité entre individus à travers les échelles structurales.

Les déplacements (migration et dispersion) jouent un rôle majeur dans l'organisation des cycles de vie. Les transferts de connaissances entre générations confèrent aux populations une mémoire des routes de migration et des habitats. On montre comment l'organisation spatiale soutient la dynamique démographique des populations en analysant des effondrements de stocks. Sur l'anchois du golfe de Gascogne, des stratégies de gestion à long-terme sont envisagées dans lesquelles des habitats essentiels sont protégés. Pour les tester, une plateforme de simulations est utilisée, où des modèles spatialisés de la population et des stratégies de pêche sont intégrés. Pour fermer le cycle de vie, les dérives des larves sont simulées en utilisant un modèle hydrodynamique. Le comportement vertical des larves modifie les caractéristiques de la dispersion. Les connectivités entre zones dépendent des conditions initiales qui correspondent à la ponte des adultes. La ponte est alors prédite par un modèle bioénergétique.

Des indices spatiaux sont développés pour caractériser les propriétés d'agrégation et d'occupation des distributions spatiales, applicables aux données des campagnes ainsi qu'aux résultats de simulation. Un rejeu à long-terme d'un modèle couplé physique-biogéochimique a fourni des indicateurs permettant de surveiller l'environnement dans le golfe de Gascogne. Une procédure statistique a été utilisée pour détecter des changements dans les contrôles multiples des populations.

Les perspectives identifiées concernent i) l'amélioration des évaluations d'abondance par ré-analyse et modélisation multi années, ii) l'évaluation des écosystèmes utilisant des indicateurs, en particulier spatiaux, et des procédures de détection de changements, iii) le développement de modèles spatiaux de cycle de vie prenant en compte la mémoire et leur intégration à des modèles océanographiques et de pêche sur des plateformes de simulation, et iv) la modélisation multi-échelle des distributions spatiales formulant la connectivité entre individus et expliquant les ré-ajustements d'abondance à travers les échelles structurales.

Abstract

The management of marine fish stocks has stayed non-spatial, considering spatial distributions and their consequences on demography as implicit. But the impacts of climate change and the anthropisation of habitats now require to consider spatial procedures explicitly. The work presented here starts with the question of evaluating population abundance, which requires the modelling of spatial distributions (section 1). Then an ecological understanding of the multi-scale nature of distributions is investigated (section 2). Last, we study how demographic population dynamics depends on the spatial organisation of life cycles (section 3). In this work, the approach has been to combine data acquisition at sea with statistical characterisation and modelling.

The application of geostatistics to fisheries survey data provided a solution to abundance evaluation and mapping for many different survey designs. A variety of models were implemented (stationary, non-stationary, non-linear, multivariate, spatio-temporal), depending on the statistical characteristics of the data and the problem posed. Sampling bias were identified by combining different survey methods. New procedures for assessing stocks based on indicators including spatial ones were developed, which prepared for ecosystem assessments.

The ecological investigation focussed on the controls of spatial distributions. These are structured at different scales and each structure may have its own environmental and density-dependent drivers. Clusters of schools are primarily generated by behaviour as schools coalesce and split. In contrast at the meso-scale (clusters of clusters), the spatial patterns can be related to gradients in the environment. The relationships between population abundance and school characteristics stay equivocal probably because of a lack of understanding of the connectivity between individuals across multiple scales.

Fish movements (migration and dispersion) sustain life cycle spatial organisation. The transfer of information between generations results in a population level memory of migration routes and habitat-uses. We show how the spatial organisation sustains the demographic dynamics of populations by analysing case studies of collapsed stocks. On anchovy in the Bay of Biscay, spatial long-term management strategies are envisaged where essential habitats are protected. To evaluate such management scenarios, a spatial simulation platform is used where a spatial population model of the anchovy is integrated with a spatial model of fishing strategy. To close the anchovy life cycle, the larvae drifts are simulated using a particle tracking model coupled to a hydrodynamic model. The dispersion was affected by larval vertical behaviour. The connectivity across regions was influenced by the initial conditions of the biophysical larval model, which corresponded to the spawning of the adults. Spawning windows were predicted using a bioenergetic model.

Spatial indices were developed to characterize aggregation and occupation patterns in spatial distributions, and applied to survey data as well as outputs of simulations. A long-term hindcast of a coupled physical-biogeochemical model provided indicators allowing to monitor the environment in the Bay of Biscay. A statistical procedure was used to detect changes in the multiple controls of populations.

The perspectives retained are i) the improvement of abundance estimation using re-analysis and multi annual spatio-temporal models, ii) the assessment of ecosystems based on indicators, including spatial ones, and using statistical procedures to detect changes, iii) the modelling of the full life cycle of fish populations that also include memory and their integration on simulation platforms with ocean and fishery models, and iv) the multi-scale modelling of fish spatial distributions that formulate the connectivity between individuals allowing re-adjustments of abundance across scales.

Introduction

Quand on sort du port, la première interrogation est de savoir où aller. En fonction de certains critères (saison, météo) on choisit une zone. Arrivé sur zone, le poisson n'est pas distribué de façon homogène, il faut trouver les endroits où il est concentré. Et même si on peut le localiser, il ne se laissera capturer que dans certaines conditions. Sur le terrain, l'organisation multi échelles est une évidence, qui mélange le temps, l'espace, les conditions extérieures et le comportement du poisson. Si une telle organisation répond sans doute à des contraintes environnementales et trophiques, elle doit bien avoir, aussi, des propriétés qui permettent à l'individu poisson et à sa population de se maintenir au fil du temps. C'est ce que nous allons voir. Mais notre premier problème sera de trouver et dénombrer les poissons, à une certaine échelle, celle des populations.

La population, l'un des objets de l'halieutique. En tant qu'objet d'étude, une population est plus un concept qu'une réalité tangible. Le concept de population est né à la fin du XIXe siècle (Sinclair, 1988), d'abord en tant que race d'une espèce associée à une aire géographique puis en tant que groupe d'individus se reproduisant ensemble (self reproducing unit: Mayr, 1974). En plus des critères d'ordre systématique (espèce) et reproductif (pool de gènes en interaction), une population se définit géographiquement par l'organisation spatiale des cycles de vie. Une population est donc constituée de groupes d'individus qui visitent une succession d'habitats et qui sont en interaction génétique par reproduction et connectivité spatiale. Comprise comme une unité de reproduction dans un espace géographique donné, une population est un objet auto-régénérant, une ressource renouvelable. Ainsi, la gestion des pêches s'est développée à l'échelle des populations et sans considération spatiale, sur des critères uniquement démographiques. Les populations (ou stocks dans le cas de métapopulations) sont donc les objets biologiques de l'halieutique. Voilà qui définit les échelles auxquelles nous allons travailler. L'échelle temporelle sera principalement celle de l'année, correspondant au cycle de la reproduction. Les échelles spatiales seront multiples: de l'individu, aux bancs, aux habitats, à l'aire géographique contenant les cycles de vie.

L'organisation spatiale, pourquoi s'y intéresser. On distingue souvent en écologie les flux d'énergie entre niveaux trophiques de l'organisation spatiale. La structure d'un écosystème est présentée comme constituée des liens énergétiques entre niveaux trophiques, sans référence à l'organisation spatiale des populations de proies et prédateurs. En quelque sorte, les interactions trophiques ont lieu en moyenne sur une aire géographique. Pourtant, La dimension géographique est centrale en écologie car un individu, à chaque instant, ne peut interagir qu'avec la partie du milieu et de ses congénères qui lui sont proches spatialement. La géographie préside donc à la réalisation des interactions. L'organisation spatiale intervient dans l'écologie des populations, leur dynamique démographique et leur gestion ainsi que dans les procédures d'estimation de leurs abondances. La distribution spatiale d'une population est structurée à différentes échelles qui résultent d'interactions entre des conditions externes (environnementales, trophiques) et internes à la population (comportement, abondance). Les caractéristiques statistiques des distributions spatiales déterminent la précision des estimations d'abondance réalisées par campagnes à la mer. L'organisation spatiale confère aux individus des propriétés de prospection et d'utilisation du milieu et ainsi, soutient la dynamique démographique des populations. Elle est un attribut des populations et donc un indicateur de leur état. L'organisation spatiale peut aussi servir à la gestion. Lorsque le rôle d'un habitat a été identifié comme essentiel à la viabilité d'une population, une stratégie de conservation à long-terme peut viser à préserver cet habitat.

Lexique. Il est utile de distinguer différents concepts et de les rendre opératoires en les associant à des méthodes. En particulier, la distribution spatiale désignera la manière dont l'espace est occupé, à un certain moment: c'est une carte de densité en poissons. Un habitat désignera les conditions environnementales propices en un certain sens pour des poissons, à un certain moment: c'est une carte de conditions environnementales traduites d'un point de vue fonctionnel. Une structure désignera une composante de la distribution spatiale, mise en évidence par une méthode de décomposition de variance: par exemple, une échelle de corrélation spatiale. Le terme d'organisation désignera un ensemble de structures spatiales à des échelles différentes et les connexions entre elles. L'organisation spatiale du cycle de vie désignera une organisation spatio-temporelle dans laquelle des habitats sont occupés par différents stades de vies et connectés entre eux par des mouvements au cours d'un cycle, soit une année ou durant la vie d'un poisson.

Le rôle de l'abondance, plan du mémoire. Parmi les caractéristiques internes des populations qui influencent leur distribution spatiale, l'abondance joue un rôle majeur. En effet, certaines caractéristiques des distributions spatiales sont densité-dépendantes. D'autre part, l'abondance d'une population est un paramètre clé pour sa gestion. Enfin, la source principale des données pour l'étude des populations est constituée par les séries de campagnes à la mer pour l'évaluation des stocks. On part donc de questions d'évaluation qui ont nécessité la modélisation des distributions spatiales (section 1), on aborde ensuite le déterminisme écologique de ces distributions (section 2) puis, on envisage les conséquences de l'organisation spatiale sur la dynamique démographique des populations (section 3). Dans la section 1 sur l'évaluation de l'abondance, différentes applications de la géostatistique montrent comment des modélisations différentes sont nécessaires en fonction des caractéristiques des distributions spatiales des données et des problèmes posés. L'évaluation de l'état d'un stock avec différents critères est envisagée, dont des indicateurs spatiaux. Dans la section 2 sur l'écologie des distributions, on caractérise différentes échelles structurales dont les variations sont reliées à l'environnement et l'abondance. On détaille différentes situations de variations densité-dépendantes des distributions spatiales. Dans la section 3 sur l'organisation spatiale et la dynamique des populations, on montre comment le comportement des poissons assure la pérennité des migrations et l'utilisation des habitats. La dynamique démographique se révèle liée à ces mécanismes. Sur l'anchois du golfe de Gascogne, après avoir identifié un habitat essentiel, on assemble différents modèles biophysiques permettant de modéliser le cycle de vie (ponte, dérive et survie larvaire) puis on teste des scénarios de gestion spatialisée. Après ces trois sections, suivent des propositions pour i) une amélioration des évaluations utilisant des ré-analyses, ii) l'évaluation des écosystèmes utilisant des indicateurs spatiaux, iii) la modélisation de l'ensemble du cycle de vie en liaison avec des modèles océanographiques et iv) la compréhension de la connectivité entre les individus au travers de l'organisation spatiale à différentes échelles.

1. Evaluation directe de l'abondance, utilisations des géostatistiques

Les recommandations scientifiques pour la gestion des stocks de poissons marins sont basées sur une évaluation de l'état des ressources dont l'indicateur principal est l'abondance. Suite au développement des campagnes scientifiques à la mer dans les années 1970s, l'abondance des stocks est aujourd'hui estimée en combinant des données de deux sources différentes, activités de pêche et campagnes scientifiques (ICES, 2002, chap. 4). La surveillance de l'activité de pêche fournit des données de débarquements et d'effort qui sont déclaratives (pas des mesures), peu spatialisées (exception faite des pêcheries avec observateurs embarqués ou VMS) et dépendantes de la stratégie des pêcheurs. En revanche, même si moins nombreuses, les données des campagnes scientifiques ont l'avantage d'être des mesures in situ indépendantes de la pêche, de répondre à des protocoles de collectes définis et contrôlés (Gunderson, 1993) et de fournir les distributions spatiales des espèces et de leur environnement physique et trophique. Ces campagnes sont conduites en général sur de vastes aires géographiques et sont coordonnées dans le cadre d'institutions internationales (en Europe : le Conseil International pour l'Exploration de la Mer, CIEM / ICES et la Commission Européenne). Elles sont associées à des groupes de travail internationaux relatifs aux méthodes, analyses et bancarisation des données. Tirant profit des possibilités des navires océanographiques et en réponse à l'approche écosystémique des pêches, les campagnes d'évaluation évoluent aujourd'hui vers des campagnes intégrées combinant différentes méthodes et leur objectif vers la surveillance des écosystèmes (Cotter et al., 2009). J'ai contribué dans ce cadre international à l'utilisation de la géostatistique pour l'évaluation des stocks, à la combinaison de méthodes d'échantillonnage et au développement de diagnostics basés sur des séries temporelles d'indicateurs. Ce dernier point a fait l'objet du projet Européen FISBOAT que j'ai coordonné (Petitgas, Cotter et al., 2009). Dans la continuité du projet FISBOAT, le postdoc de M. Woillez a permis d'étendre les procédures de diagnostic dans un contexte écosystémique.

Plan d'échantillonnage et méthode d'analyse des données sont liés. Contrairement à la statistique classique qui propose des plans d'échantillonnage basés sur une implantation au hasard des observations n'intégrant pas explicitement la dimension spatiale, la géostatistique propose de modéliser la structuration spatiale dans les données pour réaliser l'évaluation et la cartographie (Matheron, 1971). La géostatistique apporte une solution méthodologique pour analyser les données issues d'échantillonnages dont les contraintes sont incompatibles avec un échantillonnage aléatoire (comme par exemple pour les campagnes d'acoustique). De plus, elle permet la cartographie alors que les atlas des ressources font défaut dans le contexte actuel de gestion spatialisée d'usages multiples. Enfin, le modèle spatial est l'expression d'une compréhension écologique, qui peut améliorer l'estimation. Pour toutes ces raisons, la géostatistique est d'un apport important à la Science des pêches. J'ai contribué au développement d'applications géostatistiques en halieutique (Petitgas, 1993) et ai régulièrement mis à jour les applications et les comparaisons avec d'autres méthodes (Petitgas, 1996, 2001, 2009).

1.1 L'approche géostatistique

Plaçons nous dans le cas général suivant: la concentration en poisson est connue aux points d'échantillonnage, l'échantillonnage est non préférentiel et on cherche à former l'estimateur de l'abondance totale sur la zone échantillonnée et sa variance d'estimation (précision). Issue des statistiques classiques, la théorie des sondages (Cochran, 1977) propose un estimateur dont les propriétés statistiques dépendent de celles du réseau des points d'observation. Lorsque les données sont indépendantes, l'estimateur et la variance d'estimation peuvent être formulés simplement, sans hypothèse sur la distribution spatiale échantillonnée. Pour se conformer à ce schéma, une implantation au hasard des observations est nécessaire. Mais ceci n'est pas toujours ni possible ni souhaitable. Par exemple, lors des campagnes acoustiques, la donnée est acquise en continu le long de la route du navire: le cap ne saurait être tiré au hasard à intervalles de temps de durée aléatoire. D'autre part, l'échantillonnage aléatoire laisse souvent de larges zones non échantillonnées. Lorsque les observations sont réalisées sur un réseau de points dont les positions ne sont pas indépendantes les unes des autres (ex : échantillonnage à maille régulière), le calcul de la variance d'estimation requiert de spécifier la corrélation qui existe dans les données. La géostatistique répond à ce problème (Matheron, 1971). Une branche de la géostatistique (théorie transitive) est une extension de la théorie des sondages à l'échantillonnage par grille régulière dont l'origine est aléatoire. L'autre branche, la géostatistique intrinsèque, est l'application de la théorie des fonctions aléatoires au problème de l'estimation. Les valeurs échantillonnées de la variable d'intérêt (densité en poisson sur un petit support spatial) sont interprétées comme une des réalisations possibles d'une fonction aléatoire ($Z(x_1), \dots, Z(x_n), \dots$). Par rapport à la théorie des sondages, c'est le phénomène naturel qui porte l'aspect aléatoire (les hypothèses statistiques) et non le réseau de points. Cela libère l'échantillonnage de la nécessité d'une implantation au hasard et permet d'effectuer des interpolations entre les points d'observation. La variance d'estimation peut se calculer pour tous les plans d'échantillonnage, qu'ils soient au hasard, à maille régulière, irrégulière (zig-zag) ou en étoile. Le modèle le plus simple qui résout la question de l'estimation globale (abondance sur une zone) et locale (cartographie des densités) est le modèle intrinsèque d'ordre 2. Toutefois, il existe une variété de modèles géostatistiques, de configurations d'échantillonnage, d'interpolation et d'estimateurs (Chilès and Delfiner, 1999; Rivoirard et al., 2000; Petitgas, 2001; 2009). Les méthodes de la statistique classique utilisent aussi la théorie des fonctions aléatoires. Les modèles linéaires généralisés (GLM) et additifs généralisés (GAM) sont fondés sur des hypothèses de stationnarité d'ordre 2, similaires aux modèles géostatistiques. Toutefois, les grandeurs estimées par GLM et géostatistique peuvent différer: variance de l'estimateur ou d'estimation, estimation de la moyenne de la fonction ou de la moyenne spatiale de la réalisation échantillonnée (ICES, 1993; Petitgas, 2001; 2009). Ces différences donnent à la géostatistique toute son originalité d'approche de l'estimation (Matheron, 1989).

Une étude géostatistique procède en 2 temps. D'abord, l'analyse structurale puis l'estimation. L'analyse structurale correspond à l'inférence d'un modèle décrivant la corrélation entre les valeurs en fonction de la distance qui les sépare. Le modèle s'applique à la fonction aléatoire: il faut donc l'inférer à partir des caractéristiques des données, ce qui suppose de faire des hypothèses de stationnarité spatiale. Elles peuvent être faites à différentes échelles: pour toutes les distance dans la zone (stationnarité stricte) ou seulement pour les petites distances (quasi-stationnarité). Le modèle de fonction aléatoire peut s'écrire: $Z(x) = E[Z(x)] + Y(x)$ où l'espérance E est prise sur les différentes réalisations. $E[Z(x)]$ est la composante non aléatoire (dérive). Elle n'est pas forcément une fonction lisse (régulière) dans l'espace. Les résidus $Y(x)$

sont la partie aléatoire. Ils présentent un certain degré de stationnarité dans l'espace déterminant les conditions de l'inférence du modèle. Dans le modèle intrinsèque d'ordre 2, la dérive est une constante: $E[Z(x)] = m$ et les incréments spatiaux ne dépendent pas de la localisation mais uniquement de la distance qui séparent les points:

$2\gamma(h) = \text{Var}[(Z(x) - Z(x+h))]$, où la variance Var est prise sur les différentes réalisations. La fonction structurale $\gamma(h)$ est le variogramme. C'est une caractéristique de la fonction aléatoire, qui doit donc être inférée à partir des réalisations échantillonnées.

J'ai montré l'utilité de la méthode par une application à une campagne acoustique à maille régulière sur le hareng norvégien (Petitgas, 1993) et montré la similitude des résultats obtenus par méthode intrinsèque et transitive. De plus, les transects acoustiques étant échantillonnés en continu, disposés de façon parallèle et régulièrement espacés, l'estimation peut s'effectuer simplement en réduisant les données à 1D par cumul des valeurs le long des transects. J'ai développé avec des informaticiens un logiciel pour le calcul du variogramme et la variance d'estimation pour de nombreux plans d'échantillonnage (Fig. 1.1: Petitgas et Prampart, 1995; Petitgas and Laffont, 1997). Ce logiciel est toujours utilisé, aucun autre ne l'ayant encore supplanté pour l'estimation globale et la variance d'estimation.

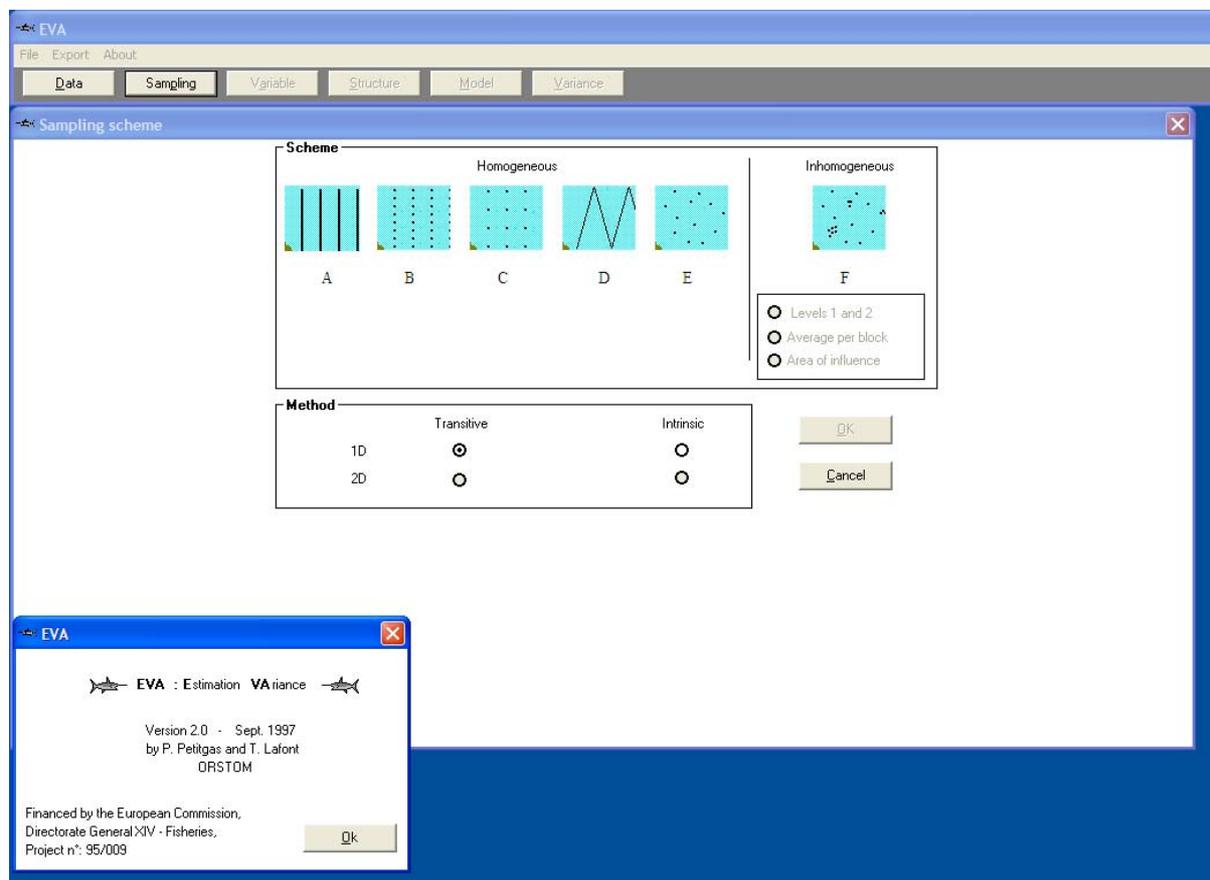


Fig. 1.1 : Interface du logiciel EVA, développé pour permettre l'estimation globale par géostatistique pour de nombreux plans d'échantillonnage.

1.2 Estimation linéaire, variance d'estimation, plan d'échantillonnage

Plaçons nous dans le cas d'une variable continue, quasi-intrinsèque d'ordre 2 et échantillonnée de façon non préférentielle sur un champ V . On cherche à estimer la moyenne sur la zone V de la réalisation échantillonnée (estimation globale), et les moyennes locales dans les mailles d'une grille (cartographie par interpolation: krigeage de blocs). L'estimateur est formé par une combinaison linéaire des données. Soit Z_V la moyenne globale de la fonction aléatoire sur le champ V et Z_V^* l'estimateur linéaire de Z_V à partir des échantillons

z_α : $Z_V = \frac{1}{V} \int_V Z(x) dx$; $Z_V^* = \sum_\alpha \lambda_\alpha z_\alpha$. Le biais est : $E[Z_V - Z_V^*]$. Il est nul si $\sum_\alpha \lambda_\alpha = 1$. La

variance d'estimation pour un estimateur non biaisé se développe en fonction du variogramme :

$$\sigma_E^2 = E[(Z_V - Z_V^*)^2] = \frac{2}{V} \sum_\alpha \lambda_\alpha \int_V \gamma(|x_\alpha - x|) dx - \frac{1}{V^2} \int_V \int_V \gamma(|x - y|) dx dy - \sum_\alpha \sum_\beta \lambda_\alpha \lambda_\beta \gamma(|x_\alpha - y_\beta|)$$

Le krigeage (Matheron, 1971) est l'estimateur non biaisé de variance minimale. Il s'obtient en trouvant les poids λ_α qui minimisent la variance σ_E^2 sous la contrainte de non-biais. La moyenne arithmétique souvent utilisée n'est pas forcément de variance minimale. La variance d'estimation ne dépend pas des valeurs échantillonnées mais du variogramme, de la géométrie du champ et de la position des échantillons. Ayant inféré un variogramme à partir de données, on peut donc calculer la variance d'estimation pour différents plans d'échantillonnage et évaluer comment optimiser l'échantillonnage. Le Logiciel EVA2 (Petitgas et Laffont, 1997) permet en particulier de réaliser ces calculs. Différents exemples démonstratifs ont été publiés, pour un échantillonnage acoustique à maille régulière (Petitgas, 1993; Rivoirard et al., 2000), en étoile (Doray and Petitgas, 2008), un échantillonnage irrégulier à la benne benthique (Petitgas, 1996), un échantillonnage aléatoire stratifié au chalutage de fond (Petitgas and Poulard, 1989).

1.3 Valeurs fortes et valeurs nulles

Les données de campagnes présentent souvent un faible pourcentage de valeurs fortes et de nombreuses valeurs faibles ou nulles. Les valeurs fortes rendent instables les statistiques d'évaluation, moyenne et variogramme. Il n'y a pas de solution miracle à ce problème qui a été traité au cas par cas dans les applications: transformation des données, variogrammes d'indicatrices à différents seuils, utilisation de la covariance non centrée... Pour l'évaluation globale, on peut rester dans le cadre plus robuste de la géostatistique linéaire, quitte à utiliser des outils de la géostatistique non-linéaire pour en définitive paramétrer un modèle de variogramme.

Malgré les valeurs fortes, une composante de l'organisation spatiale est structurée. J'ai cherché à comprendre l'implantation géographique des valeurs fortes pour circonscrire spatialement l'incertitude et prédire leur occurrence en fonction des valeurs qui les entourent. Pour ce faire, j'ai utilisé des outils de la géostatistique non-linéaire développés par Rivoirard (1994) et montré que les valeurs fortes se rencontraient préférentiellement sur les zones où la densité est supérieure à un seuil (Fig. 1.2). Dans ces zones, les bancs riches se rencontrent au hasard (hareng en norvège: Petitgas, 1993b; sardinelle au Sénégal: Petitgas and Levenez, 1996), ce qui limite leur prédiction. Cette approche a été suivie par d'autres (ex: Barange and Hampton, 1997).

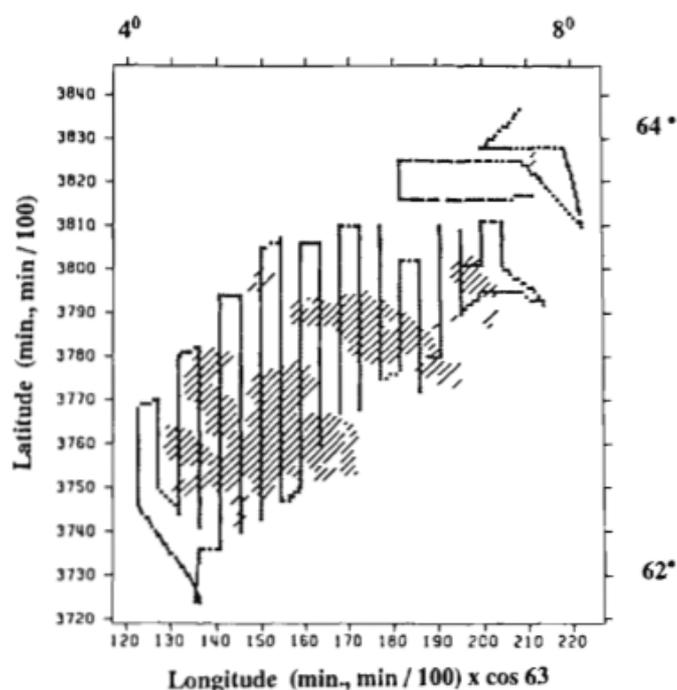


Fig. 1.2 Echantillonnage acoustique du hareng norvégien. Cartographie par krigeage disjonctif des zones dans lesquelles de très fortes valeurs apparaissent de façon purement aléatoire. Les zones hachurées contiennent 90% de la biomasse et couvrent environ 40% du champ échantillonné. (d'après Petitgas, 1993b).

La concentration de fortes valeurs à certains endroits peut poser un problème de capturabilité du stock à l'échantillonnage non-préférentiel, qui peut se traduire par un biais de l'estimateur d'abondance, variable d'une année sur l'autre en fonction du taux d'agrégation. En comparant les captures commerciales avec les captures des campagnes scientifiques sur une même zone, pendant la même période, on a montré que les captures commerciales et scientifiques sont bien corrélées sauf quand la variance des captures commerciales est forte (Petitgas, Poulard et al., 2003c). Ce qui indique que lorsque le poisson est très agrégé, les pêcheurs trouvent les agrégations par recherche alors que les campagnes scientifiques suivant des plans non préférentiels ne les rencontrent pas forcément.

Ces fortes densités sont dues à la présence de bancs riches et à des agrégats de bancs. Marchal et Petitgas (1993) ont séparé la structure spatiale du nombre de bancs de la biomasse dans les bancs et montré que les bancs sont structurés spatialement alors que la biomasse, très variable et erratique, ne l'est pas. Une plan d'échantillonnage basé sur la structuration des bancs pourrait permettre de ne pas 'rater' en moyenne les agrégats qui portent les valeurs riches. La compréhension des facteurs influençant l'agrégation des bancs constitue un projet de recherche à part entière. J'ai coordonné le projet Européen CLUSTER (1996-1998) sur cette question (section 2).

Les caractérisations du processus de localisation spatiale des valeurs fortes amènent à se demander si un échantillonnage adaptatif ne serait pas avantageux (Thompson and Seber, 1996; Harbitz et al., 2009). Toutefois, la procédure peut conduire à des biais en fonction de la règle utilisée pour rajouter de façon préférentielle des observations surnuméraires. Des simulations préliminaires ont montré que le biais était faible si les échantillons surnuméraires étaient ajoutés en se basant sur une moyenne spatiale (krigeage) plutôt que sur la valeur d'un échantillon (Petitgas, 2004).

Un exemple de concentration extrême des densités est fournie par les données de comptage des prédateurs supérieurs (mammifères marins ou oiseaux) dont la distribution spatiale est faite de zéros sauf en quelques endroits de très forte agrégation. Dans ce cas, il est utile d'envisager la géostatistique dans un cadre discret plutôt que continu (Monestiez et al., 2006).

Les valeurs nulles posent le problème de la délimitation du champ (zone d'étude) et de la conformité à l'hypothèse intrinsèque d'indépendance entre les valeurs et les bords (pas d'effets de bordure). La théorie transitive est particulièrement adaptée aux données de campagnes d'œufs dont les bordures sont floues (Matheron, 1971; Bez, 2002). Les indicateurs spatiaux développés pour caractériser des propriétés particulières des distributions spatiales (section 2.1), ont été construits pour ne pas dépendre des valeurs nulles en bordure de champ.

1.4 Biais et précision

Biais et précision sont les deux critères de fiabilité d'un estimateur. La précision représente l'incertitude de l'estimateur alors que le biais représente l'écart systématique entre valeur estimée et valeur vraie (Fig. 1.3). La précision σ dépend de la variabilité naturelle dans les données et de la configuration de l'échantillonnage. Le biais, lui, dépend principalement de l'accessibilité et la capturabilité des animaux aux moyens d'échantillonnage. Il peut être intéressant d'utiliser une procédure faiblement biaisée mais précise (échantillonnage adaptatif) plutôt que non biaisée mais peu précise. Sur une réalisation (une campagne, une année) il n'est pas facile de faire la distinction entre biais et précision car le comportement du poisson influe sur chacun des deux critères. Pourtant, la distinction est importante pour interpréter les variations dans une série temporelle: doit-on attribuer les variations de l'estimateur à des fluctuations d'abondance ou à des variations du biais? Une hypothèse par défaut largement répandue est de supposer que le biais est constant puisque l'on utilise année après année le même protocole d'échantillonnage. Or maintes raisons peuvent provoquer des modifications de comportements du poisson, donc un biais variable d'une année sur l'autre même si le protocole d'échantillonnage est constant.

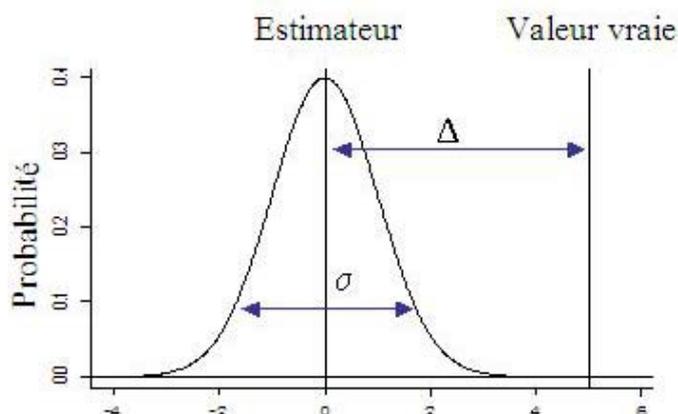


Figure 1.3 : Représentation schématique du biais Δ et de la précision σ d'un estimateur.

J'ai cherché à développer un indice de surveillance du biais dans les campagnes acoustiques pour l'évaluation de l'anchois dans le golfe de Gascogne (Petitgas, Goarant et al., 2009b). Le biais n'est pas quantifiable avec les seules données d'une campagne qui a utilisé une méthode de mesure. Il faut combiner différentes méthodes d'échantillonnage, qui chacune présente des avantages et des inconvénients et comparer les estimations. Les œufs de poissons sont des particules passives dans le plancton dont la capturabilité n'est pas soumise à un comportement

d'évitement. En revanche, dans une campagne acoustique les bancs peuvent présenter un comportement d'évitement à l'approche du navire ainsi que lors des pêches d'identification. La comparaison des estimations d'un même stock réalisées par des campagnes distinctes de production d'œufs et d'acoustique a été un test de validation croisée des méthodes (Hampton, 1996). Nous avons installé à bord du N/O Thalassa une pompe à œufs en sub-surface (CUFES: continuous underwater fish egg sampler; Checkley et al., 1997) qui est devenu un équipement fixe à bord du navire. Nous combinons désormais en routine sur une même campagne et en continu le long de la route du navire, l'échosondage des poissons avec le pompage de leurs œufs. Pour ce faire, il a fallu développer et valider un modèle de distribution verticale des œufs pour accéder à l'abondance intégrée sur la verticale à partir des échantillons sub-superficiels (Petitgas, Magri et al., 2006). Aussi, il a fallu mesurer la flottabilité des œufs vivants, à bord (Goarant et al., 2007). En plus de la comparaison entre l'estimation globale par les œufs et par acoustique, la combinaison des deux méthodes sur le même navire permet de cartographier les poissons et leurs œufs et donc de comprendre en détail le biais relatif entre les méthodes lorsqu'il a lieu. Nous avons pu ainsi identifier pour certaines années des situations d'accessibilité réduite des anchois à l'échantillonnage acoustique à la côte ou des situations d'interprétation difficile des écho-traces en surface (Petitgas, Goarant et al., 2009b ; Fig. 1.4). La procédure de validation croisée est maintenant réalisée en routine pour l'anchois et son application à la sardine est en cours.

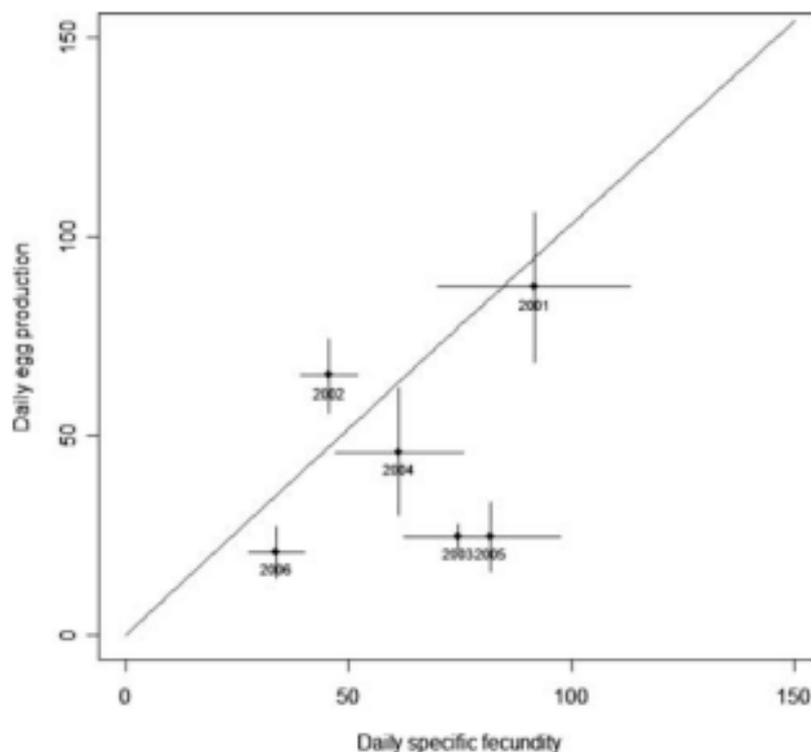


Fig. 1.4: Validation croisée de l'évaluations d'abondance par les oeufs et par acoustique. La production journalière des œufs est estimée avec le CUFES et la biomasse des adultes, par acoustique. La courbe présente la production journalière en fonction de la fécondité journalière qui est estimée par un rapport entre la production des œufs et la biomasse des adultes. La diagonale représente la relation isométrique connue pour l'anchois européen (Somarakis et al., 2004). Les barres représentent +/- 2 écarts-types autour des moyennes spatiales estimées. Les années 2003 et 2005 s'écartent de la diagonale, suggérant des capturabilités différentes pour ces campagnes puisque des abondances d'œufs trop élevées ont été estimées par rapport aux adultes. (d'après Petitgas, Goarant et al., 2009b).

1.5 Approches non-stationnaires et multivariées

La répartition géographique des poissons est pour partie déterminée par l'environnement. La corrélation entre la variable d'intérêt et des covariables (variables explicatives) peut permettre d'augmenter le réalisme des cartographies ou de filtrer une dérive pour accéder au variogramme. On peut distinguer deux types de covariables, spatiales et non-spatiales. Les covariables non-spatiales contrôlent le comportement (e.g., lumière du jour) et donc la densité en poisson indépendamment de la position géographique. En revanche, les covariables spatiales sont régionalisées et co-varient spatialement avec la variable d'intérêt (ex : sonde, panache de rivière). La géostatistique multivariée comprend une diversité de méthodes associées à la diversité des configurations d'échantillonnage, des liens entre variables, ou des grandeurs à estimer. De plus, certaines méthodes sont non-linéaires ou non-stationnaires (Wackernagel, 1995; Chilès et Delfiner, 1999; Rivoirard, 1994) .

Krigeage universel. Il est courant d'observer des gradients dans les données résultant de gradients dans l'environnement (par exemple, suivant la sonde). En fonction de l'échelle spatiale du modèle choisi pour représenter les données et répondre au problème posé, on peut modéliser la dérive (sensu $E[Z(x)]$, section 1.1) de façon explicite. Dans le modèle du Krigeage Universel, la surface de densité $Z(x)$ est séparée en deux composantes: une dérive à grande échelle spatiale, déterministe, $E[Z(x)]$, et des résidus aléatoires intrinsèques d'ordre 2. Matheron (1971) montre qu'il n'est pas possible d'estimer dérive et variogramme avec une réalisation unique, l'estimation de la dérive se traduisant par un biais sur l'estimation du variogramme. Cependant dans la pratique, on peut parfois accéder à la dérive indépendamment des résidus. Dans le cas d'un gradient côte-large qui ne se manifeste que dans la direction perpendiculaire aux isobathes, Sullivan (1991) a estimé la dérive par régression entre la densité des poissons et la sonde dans cette direction uniquement. Dans la direction parallèle aux isobathes, le variogramme a été estimé. Mettant à profit un échantillonnage répétitif sur une frayère, Petitgas (1997) a estimé la dérive (une surface en dôme, un patch d'œufs) en moyennant dans le temps, c'est à dire en utilisant différentes réalisations de la fonction aléatoire. Les variations spatio-temporelles des cartes de ponte ont été modélisées avec un modèle multiplicatif $Z(x,t)=E[Z(x)]U(x,t)$ où la structure spatio-temporelle des résidus U a permis de calculer la variance d'estimation de la quantité totale des œufs pondus pendant la saison (Fig. 1.5). Doray et al. (2008) ont travaillé sur des campagnes acoustiques répétitives en étoile autour d'un dispositif d'agrégation (DCP) de thons. La dérive a d'abord été estimée par une moyenne dans le temps en chaque point puis modélisée avec un modèle déterministe d'advection-diffusion dans lequel l'advection centripète vers le centre du FAD équilibrait la dispersion centrifuge. Le modèle de dérive prédisait une décroissance de la concentration en thons de façon concentrique, depuis la tête du FAD vers les bordures. Les résidus par rapport au modèle ont été estimés et leur variogramme a permis d'estimer la variance d'estimation des campagnes en étoile. Différents plans d'échantillonnage ont été testés et un nombre optimal de branches proposé pour ces échantillonnages en étoile.

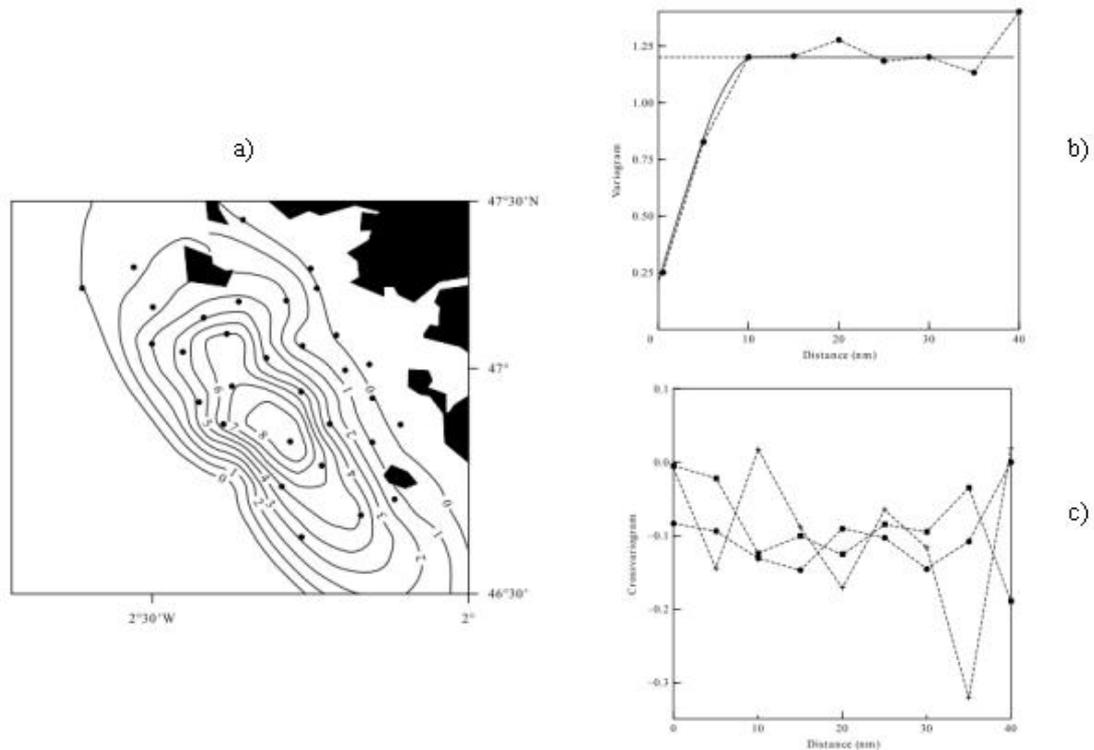


Fig. 1.5 : Modèle géostatistique spatio-temporel de la frayère de sole entre Belle-Île et l'Île d'Yeu, construit à partir d'échantillonnages répétitifs des œufs planctoniques sur un même réseau de points. a) carte de la dérive estimée par krigeage non stationnaire (FAI-2), b) variogramme spatial des résidus, c) variogramme croisé spatio-temporel des résidus pour 3 dates différentes. (d'après Petitgas, 1997).

Dérive externe. En adaptant les conditions de non-biais (dans le cas d'une estimation linéaire: section 1.2) on peut imposer que les pondérateurs des données filtrent une dérive définie par une équation définie de façon 'externe' aux données (Chiles and Delfiner, 1999). Cette procédure permet de guider la cartographie. Elle est assez souple et utile quand la variable d'intérêt est connue en moins de points que la covariable ou quand elle est fonctionnellement liée à celle-ci. Dans les campagnes de chalutages de fond, les stations peuvent être éloignées. Par contre, de valeurs acoustiques près du fond sont indicatrice des densités de poissons entre les stations. Bouleau et al. (2004) a utilisé une carte krigée de valeurs acoustiques comme dérive externe pour guider la cartographie entre les stations. Pour cartographier la longueur moyenne du poisson à partir d'un nombre limité de stations de chalutage, Rivoirard et al. (2000, chap. 4) et Petitgas, Massé et al. (2003b) ont utilisé comme dérive externe une corrélation entre la longueur mesurée aux stations et la sonde connue partout. Enfin, une dérive externe paramétrique décrivant la variation de la densité en fonction de l'heure de la journée a été utilisé par Rivoirard et Wieland (2001).

Co-krigeage. De même que pour la dérive externe, le co-krigeage est utile quand la variable d'intérêt est connue en moins de points que la covariable ou quand elle fonctionnellement liée avec celle-ci. Mais ici, la relation n'est pas filtrée. Elle est au contraire prise en compte dans le modèle structural (ajustement cohérent des variogrammes simples et croisés: Wackernagel, 1995). La variance d'estimation est théoriquement plus faible dans le cas d'un co-krigeage que par dérive externe et cela est bien vérifié en pratique (Bouleau et al., 2004). A la différence de la dérive externe, le co-krigeage n'a pas beaucoup été utilisé dans les applications halieutiques, peut être à cause de sa mise en œuvre plus difficile. Petitgas (1991)

a proposé un modèle de co-krigeage pour le cas théorique où l'on dispose de données de jour et de nuit au cours d'une campagne et que l'agrégation varie entre le jour et la nuit. Partant de l'idée que la nuit les bancs se dispersent sur un volume v alors que le jour la même quantité de poisson est dans un banc concentré en un point, on écrit la relation fonctionnelle entre la concentration de jour et de nuit : $Z_{nuit}(x) = \frac{1}{v} \int Z_{jour}(x+u) du$. On déduit alors le variogramme croisé et on peut effectuer la cartographie soit de jour soit de nuit en utilisant conjointement toutes les données de jour et de nuit.

1.6 Approches multi-annuelles

Les campagnes annuelles fournissent des séries de cartes, ce qui permet de poser la question de la variabilité dans le temps des distributions et structures spatiales. Par exemple, on a vu que la dérive représente une composante de la distribution spatiale, invariante du temps. On a pu l'estimer en moyennant dans le temps (section 1.5: Petitgas, 1997; Doray et al. 2008). Des différents paramètres du variogramme, la portée des corrélations est celui qui est le plus stable dans le temps, que ce soit pour des données de chalutage de fond (Rivoirard et al., 2000, chap. 4) ou d'œufs de poisson (Bellier et al., 2007). En général, l'évaluation est annuelle: seules les données de l'année sont utilisées pour réaliser l'évaluation. Mais, on pourrait penser utiliser toute l'information disponible sur la série des campagnes et un modèle spatio-temporel pour effectuer les évaluations annuelles. Cette approche semble intéressante quand certains aspects de la distribution sont peu connus et que l'accumulation d'information d'année en année pourrait améliorer l'évaluation annuelle, par ré-analyse des données sur toute la série. Cette situation est celle des pêches d'identification dans les campagnes acoustiques. Les pêches permettent d'identifier les écho-traces et de mesurer la longueur des poissons qui est liée à la réverbération acoustique des écho-traces (biomasse). La carte de la longueur est donc un élément de l'évaluation acoustique (section 1.7). Mais chaque année, peu de chalutages sont effectués. Sur le hareng dans le Nord de la Mer du Nord (Rivoirard et al. 2000, chap. 4) et sur l'anchois dans le golfe de Gascogne (Petitgas, Massé et al., 2003b) des modèles spatio-temporels similaires ont été développés permettant d'estimer la carte d'une année en utilisant les chalutages de toutes les années. Dans ces modèles, la variabilité inter-campagnes mettait en jeu un effet de pépite dans le temps (variation purement aléatoire) et l'augmentation de la longueur du poisson avec la sonde était une composante invariante dans le temps qui était filtrée par dérive externe.

1.7 Quand la variable à estimer est une combinaison de variables ou une fonction

Dans ce qui précède, nous avons considéré que la variable d'intérêt était directement mesurée aux points d'échantillonnage. Or ce n'est pas toujours le cas. En effet, on doit parfois cartographier une fonction des variables mesurées ou une grandeur combinant plusieurs variables mesurées avec des processus d'échantillonnage différents. C'est par exemple le cas pour l'estimation de la production d'œufs (campagne d'ichtyoplancton) ou de la densité acoustique par espèce (campagne acoustique). On rend alors explicites des sources de variations qui étaient implicites dans les sections précédentes. Dans une campagne acoustique, la concentration en poisson à un endroit donné $z(x)$ n'est pas directement mesurée mais estimée à partir de variables primaires qui ne sont pas échantillonnées à la même échelle (Simmonds and MacLennan, 2005, chap. 9). Les réverbérations acoustiques sont mesurées en

continu le long de transects régulièrement espacés, alors que les proportions d'espèces et les longueurs des poissons proviennent d'opérations de pêche ponctuelles réalisées conditionnellement aux écho-traces. L'information spécifique des pêches permet d'allouer les échos acoustiques aux différentes espèces pêchées (identification). D'autre part, l'équation acoustique donne la concentration des cibles en fonction de l'intensité de l'écho réfléchi divisée par le carré de la taille des cibles. Les tailles mesurées sur les espèces pêchées permettent donc de convertir les échos par espèce en densité de poisson par espèce. La densité en poisson de l'espèce e et de longueur moyenne l est obtenue par le produit de variables primaires:

$d_{e,l}(x) = C_{e,l} s_A(x) X_e(x) l_e(x)^{-2}$, où $C_{e,l}$ est un facteur acoustique de calibration connu, s_A l'intensité des écho-traces à convertir en densité de poisson, X_e le facteur d'identification et l_e la longueur moyenne. Travaillant sur le hareng du Nord de la Mer du Nord pour lequel l'identification des écho-traces ne pose pas de problème, Woillez et al. (2009) a estimé la variance d'estimation du produit $s_A(x) l_e(x)^{-2}$ en combinant des simulations géostatistiques de la carte des échos et de celle des longueurs. En revanche, dans le golfe de Gascogne où l'identification est délicate, j'ai développé une variance d'identification des écho-traces avec une procédure appelée AICASA (acoustic image classification and species allocation: Petitgas, Massé et al., 2003) dans laquelle les écho-traces sont d'abord classifiés. Utilisant les résultats de différentes pêches, une variance d'identification est estimée pour chaque type d'image acoustique. La variance globale est ensuite obtenue comme la variance du produit $s_A(x) X_e(x)$. Lorsque l'on s'intéresse à cartographier non plus une variable combinée mais un vecteur de valeurs comme par exemple un profil vertical de température, Nerini et al. (2010) a proposé de décomposer la fonction à cartographier en p polynômes (p variables régionalisées) et d'effectuer la cartographie par co-krigeage.

1.8 Surveillance de l'état des stocks avec des séries d'indicateurs et extension à la surveillance de l'environnement

Jusqu'ici, nous nous sommes intéressés à estimer l'abondance. Mais, les campagnes à la mer permettent de mesurer une collection d'autres d'indices, relatifs à différents attributs des stocks de poissons, comme par exemple les traits de vie (longueur, maturité, croissance, mortalité: Cotter et al., 2009b) et la distributions spatiale (localisation, dispersion, agrégation: Woillez et al., 2009b). Ces indices peuvent permettre d'élargir la base biologique de l'évaluation de l'état des stocks. Ce sujet a été étudié dans le projet Européen FISBOAT, 2004-2007, que j'ai coordonné et qui visait à développer des procédures d'évaluation de stocks, indépendantes des pêcheries et n'utilisant que des données de campagnes à la mer. Les résultats principaux ont été publiés dans un numéro spécial en 2009 (Aquatic Living Resources, 22(2): Petitgas, Cotter et al., 2009). Alors que traditionnellement on prétend réaliser une évaluation absolue de l'abondance, les diagnostics sur l'état des stocks peuvent être efficacement basés sur des évaluations relatives, reposant sur l'analyse de changements dans les séries temporelles d'indicateurs. Des déviations sont alors estimées par rapport à une période de référence (définie au préalable) et identifiées comme significatives en fonction de la variabilité observée dans la période de référence (Petitgas, Poulard et al., 2007). Pour évaluer l'état d'un stock de façon intégrée avec des séries d'indicateurs issus des campagnes, il faut pouvoir combiner leurs séries. Une des solutions pour ce faire, que j'ai suivie, est l'approche par tableaux de bord et feux de circulation ('traffic lights': Caddy, 2002). Par rapport à d'autres procédures, celle-ci est la plus neutre, indiquant les changements sans en interpréter les causes, réalisant ainsi une surveillance.

Mesnil et Petitgas (2009) ont proposé d'utiliser les méthodes de contrôle de qualité (Statistic process control: Hawkins and Olwell, 1998) et en particulier le CUSUM (cumulative sum) comme cadre statistique pour identifier les changements dans les séries d'indicateurs. Les déviations CUSUM significatives peuvent être assemblées dans un tableau de bord qui synthétise l'historique de l'accumulation des déviations (Petitgas, 2009b). La méthodologie CUSUM fournit donc un cadre statistique à l'approche par tableau de bord et feux de circulation. Une évaluation de la morue de la Mer du Nord a ainsi été réalisée (Fig. 1.6) dans laquelle la taille à maturité, puis l'abondance, puis la distribution spatiale signalaient des déviations accumulées par rapport à une situation de référence, attestant ainsi d'une aggravation continue de l'état du stock depuis 2001. Lorsque de nombreux indicateurs sont utilisés dans la procédure de surveillance, ils peuvent montrer des signaux contradictoires difficiles à interpréter ou surévaluer une situation bonne ou mauvaise. C'est pourquoi, des indicateurs multivariés permettent un diagnostic plus robuste car l'analyse multivariée rend compte des cohérences entre les signaux des différents indicateurs. Différentes approches multivariées sont possibles. Woillez et al. (2009c) a utilisé les min/max auto-correlation factors (MAF: Switzer and Green, 1984) pour identifier les indicateurs dont les séries sont les plus continues et qui portent le diagnostic multivarié sur l'évolution de l'état d'un stock. Petitgas and Poulard (2009) a utilisé l'analyse factorielle multiple (AFM: Escoffier and Pagès, 1994) pour proposer un indicateur synthétique de l'organisation spatiale des différentes classes d'âge d'une population.

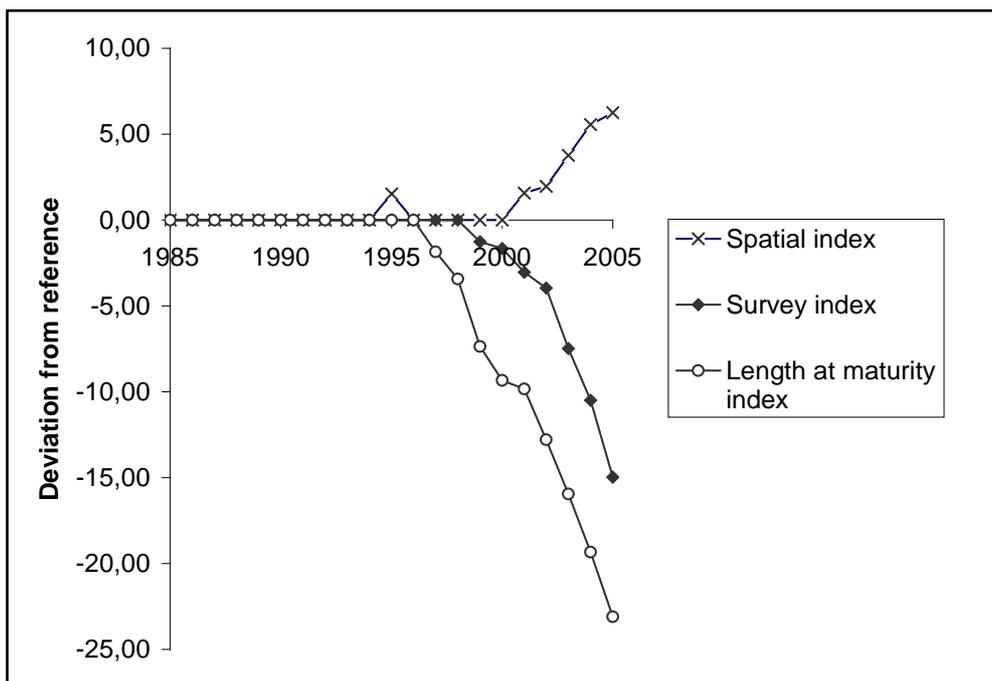


Fig. 1.6 : Evolution de la morue de Mer du Nord selon une procédure CUSUM (d'après Petitgas, 2009b). Les Déviations sont relatives à la moyenne dans la période de référence (1985-1990).

De telles procédures peuvent s'étendre à surveillance des écosystèmes en utilisant des séries d'indicateurs relatifs à l'environnement et à des composantes de l'écosystème. Woillez et al. (en révision) a développé une procédure de surveillance de cartes. La variabilité spatio-temporelle dans une série de cartes est décomposée par Analyse en composantes principales, en patrons spatiaux indépendants du temps (vecteurs propres ou fonctions empiriques

orthogonales, EOF: Preisendorfer, 1998) et coefficients dépendants du temps (composantes principales ou amplitudes). Les amplitudes associées aux EOF constituent des séries d'indicateurs. Leur surveillance avec des procédures CUSUM permet d'identifier des changements dans les importances relatives des structures spatiales, ce qui permet de constituer un tableau de bord de surveillance des distributions spatiales dans une perspective écosystémique. La procédure a été utilisée (Woillez et al., accepté) sur les cartes d'indices d'environnement issues d'un rejeu (hindcast) à long-terme (1971-2007) du modèle couplé physique-biogéochimique pour le golfe de Gascogne (Huret et al., 2009). Les déviations significatives portent sur différentes variables. La température de surface a augmenté depuis 10 ans et le réchauffement a été plus intense dans le Nord du golfe de Gascogne. Depuis 2005, la température de fond a augmenté ainsi que de la profondeur de la thermocline et le patron de circulation côtière a changé.

L'intérêt d'une surveillance des distributions spatiales de poissons et d'indices d'environnement est multiple. Pour les poissons, certaines caractéristiques des distributions sont densité-dépendantes (l'aire occupée et l'agrégation, en particulier: Woillez et al., 1996; section 3.2.1) donc complémentaires de l'indice d'abondance. D'autre part, la capturabilité des stocks vis-à-vis de la pêche est en partie influencée par l'agrégation et l'aire occupée (Fréon and Misund, 1999). De plus, les structures spatiales dans l'environnement encadrent l'organisation du cycle de vie (section 3), tant du point de vue des habitats que des dérives larvaires. Enfin, dans une perspective écosystémique, les distributions spatiales des proies et des prédateurs déterminent dans une certaine mesure, les probabilités d'interactions trophiques (agrégation, chevauchement entre espèces: Temming et al., 2007). Pour toutes ces raisons, les distributions spatiales ont un caractère diagnostique. Les procédures de surveillance développées permettent donc de rendre opérationnel le caractère diagnostique des distributions spatiales.

2. Ecologie des distributions spatiales

Dans la section 1, nous avons vu comment les caractéristiques des distributions spatiales pouvaient être modélisées avec des outils de la géostatistique pour permettre l'évaluation globale et la cartographie. C'était avant tout la corrélation qu'il était nécessaire de modéliser pour calculer la variance d'estimation et permettre l'évaluation. La corrélation et les fortes concentrations ont une origine biologique, le comportement du poisson, que l'on cherche ici à caractériser. Une meilleure connaissance du comportement agrégatif et de ses variations doit permettre in fine d'améliorer l'évaluation (Fréon and Misund, 1999). Si résumer une carte par le seul variogramme est suffisant pour résoudre la question de l'estimation, ce modèle reste incomplet pour une description biologique. Une distribution spatiale de concentration en poissons présente de multiples propriétés que l'on peut caractériser avec différents indicateurs et donc, étudier avec plus de détails.

Une distribution spatiale est la résultante de facteurs externes à la population (environnement physique, nutrition, prédation, exploitation) et de facteurs internes (stade de vie, comportement, interactions sociales, abondance) dont l'interaction a lieu à différentes échelles d'espace et de temps. En conséquence, l'organisation spatiale est hiérarchiquement structurée et l'on rencontre différentes échelles structurales (niveaux d'organisation) dans les données des campagnes à la mer: les bancs (dizaines de m), les agrégats de bancs (clusters: quelques km), les agrégats d'agrégats (méso-échelle, habitats: dizaines de km), l'aire d'extension des populations (centaines de km). Chaque niveau d'organisation possède une certaine variabilité liée aux mécanismes sous-jacents. Quelle est la pérennité dans le temps et à travers les écosystèmes de certaines de ces structures? Cela dépend des mécanismes en jeu. Il sera donc utile de faire une revue bibliographique des modèles dynamiques des distributions spatiales, car ils doivent in fine reproduire les échelles structurales et les propriétés observées dans les données.

Nous nous sommes intéressés à caractériser les différentes propriétés statistiques d'une distribution spatiale ainsi que leurs variations inter-annuelles, en fonction de l'abondance (densité-dépendance) et de l'environnement. La caractérisation des échelles structurales telles qu'appréhendées par les campagnes acoustiques a fait l'objet du projet Européen CLUSTER que j'ai coordonné (Petitgas, 2000). Dans ce travail, les données acoustiques ont été utilisées car l'échantillonnage acoustique est réalisé en continu le long de la route du navire et donne donc accès aux différentes échelles spatiales. Nous avons donc caractérisé les bancs et les agrégats de bancs, en particulier du point de vue des paramètres qui potentiellement influent sur la capturabilité (Fréon and Misund, 1999): agrégation de la biomasse en fonction de la taille des bancs, agrégation spatiale des bancs, effets de l'abondance sur l'organisation spatiale à différentes échelles.

Puis nous avons envisagé les effets densité-indépendants sur les distributions. Nous avons envisagé différentes façons de relier une distribution de poisson avec l'environnement, en dépassant l'approche de corrélation point-à-point entre la variable d'intérêt et le paramètre environnemental. Ceci a permis d'envisager une modélisation statistique des habitats qui intègre différentes échelles et prend en compte les effets densité-dépendants et indépendants. Une application de la modélisation d'habitats est la prévision de l'impact du changement climatique sur la distribution des ressources. Ce travail a fait l'objet d'une tâche du projet Européen RECLAIM dont j'ai été responsable (Petitgas, Vaz et al., 2009c).

2.1 Caractéristiques d'une distribution spatiale

Comment décrire une carte de densité en poissons? Dix indices géostatistiques ont été développés et documentés pour décrire de la façon la plus exhaustive possible les propriétés des distributions spatiales (Table 2.1 : Woillez et al., 2009b). Les indices sont calculables à partir de données de campagnes à la mer mais aussi de cartes qui sont des sorties de modèles hydrodynamiques ou de dérives larvaires. Ces indices caractérisent l'occupation, l'agrégation, la localisation, la dispersion, la corrélation et le chevauchement. Ces notions sont parfois reliées (ex : occupation, agrégation, dispersion) et des relations formelles existent entre les indices (Woillez et al., 2009b).

Table 2.1 : Propriétés des distributions spatiales et indices pour les caractériser. i : index des échantillons; $z(x)$: densité au point x (concentration par n.m.²); s_i : aire d'influence de l'échantillon i ; Iz_i : égale I si $z_i > 0$, 0 sinon; Q : abondance totale; g : covariogramme transitif géostatistique; $Q(a)$: abondance cumulée à partir des valeurs riches situées sur la proportion a du domaine d'étude; CG : centre de gravité; h_0 : distance choisie pour décrire la micro-échelle (ex: distance moyenne entre plus proches voisins). (d'après Woillez et al., 2009b).

| Attribute | Index | Description | Formula |
|-------------|-----------------------------|--|---|
| Occupation | Positive area | Area of non null values | $PA = \sum_i s_i I_{z_i > 0}$ |
| Aggregation | Spreading area | Spatial concentration of abundance relative to a homogeneous distribution | $SA = 2 \int_0^1 (1 - \frac{Q(a)}{Q}) da$ |
| | Equivalent area | Integral range of the relative covariogram, also the inverse probability for two random individuals to be at same location | $EA = Q^2 / g(0)$ |
| Location | Gravity Center (CG) | Weighted average of sample positions | $CG = \int x \frac{z(x)}{Q} dx$ |
| | Number of Patches | Number of Patches as defined using a distance threshold | rule : rank z in decreasing order, start computing CG of richest values; if too distant from CG of previous values, consider new patch ; continue |
| Dispersion | Inertia (I) | Weighted variance of sample positions around a gravity centre | $I = \int (x - CG)^2 \frac{z(x)}{Q} dx$ |
| | Anisotropy | Ratio of inertia for directions carrying minimal and maximal inertia | $A = \sqrt{I_{\max} / I_{\min}}$ |
| Correlation | Microstructure index | Decrease of correlation at short distance | $MI = \frac{g(0) - g(h_0)}{g(0)}$ |
| | Range | Distance beyond which correlation vanishes | First u for which $g(u)=0$ |
| Overlap | Global index of collocation | Ratio of distance between gravity centres and random individuals | $GIC = 1 - \frac{\Delta CG^2}{\Delta CG^2 + I_1 + I_2}$ |

Avec ces indices spatiaux, il a été possible de comparer des distributions spatiales, évaluer leurs évolutions dans le temps ou classer des distributions dans le temps. En calculant les indices par classe d'âge sur les séries temporelles de données de campagnes à la mer, nous avons pu mettre en évidence la variabilité et la stabilité de l'organisation spatiale des cycles de vie, pour différentes espèces (merlu: Woillez et al., 2007; morue: Petitgas and Poulard, 2009). Par exemple, pour la morue de la Mer du Nord en hiver pendant la reproduction, les reproducteurs (âges 5-6) montrent une distribution d'extension plus réduite avec de fortes agrégations et plus Nord que les juvéniles (âges 2-3) qui ont une distribution plus étendue et dispersée (Fig. 2.1). Les recrues (âge-1) ont aussi une distribution moins dispersée que les juvéniles, plus Sud que les reproducteurs et moins anisotrope. Ces résultats ont été mis en évidence en appliquant une méthode multi-tableaux (Escofier and Pagès, 1994) aux séries de matrices où les colonnes étaient les indices et les lignes les groupes d'âges. Nous avons développé une procédure (section 1.8 : Petitgas et Poulard, 2009) pour surveiller (monitoring) les déviations dans l'organisation spatiale du cycle de vie. L'indice GIC de Bez and Rivoirard (2001) mesure le degré de recouvrement (overlap) entre deux distributions. Ces auteurs l'ont utilisé dans une problématique de recherche de liens entre une distribution de poisson et une distribution d'un paramètre environnemental. Nous avons utilisé le GIC comme une mesure de ressemblance entre cartes pour effectuer des classifications de cartes (ICES, 2007) et pour identifier des groupes d'espèces au comportement spatial similaire (Simon, 2007).

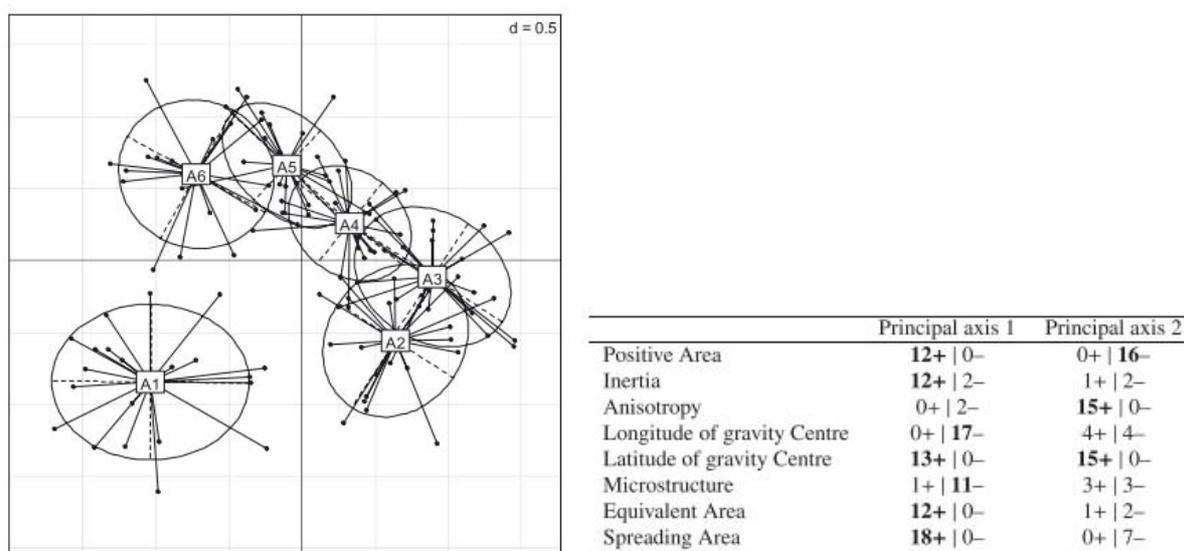


Fig. 2.1 : Patron de distribution de la morue de la Mer du Nord décrit avec les indices spatiaux et l'analyse factorielle multiple (AFM). Gauche: représentation des différents âges dans le plan factoriel de l'AFM. Les points représentent la distribution spatiale pour chaque âge et chaque année. Les étiquettes représentent le centre de gravité de chaque âge dans le plan factoriel, matérialisant le patron de la distribution moyenne. Droite: interprétation des axes principaux de l'AFM, nombre de fois dans la série où l'indice a une corrélation >0.5 en valeur absolue avec la composante principale (+: corrélation positive, -: corrélation négative).

2.2. Organisation multi-échelles

2.2.1 Les bancs (schools, biomass schooling pattern)

Les indices précédents s'appliquaient à des concentrations, nombre ou masse par unité de surface (environ quelques milles nautiques carrés). A une échelle plus fine, quelques dizaines ou centaines de mètres, les poissons forment des bancs, des agrégations. Dans les campagnes acoustiques, les échosondeurs verticaux échantillonnent ces structures par des coupes qui sont identifiables sur les échogrammes comme des objets (écho-traces: Fig.2.2). J'ai contribué à définir les descripteurs des bancs et les protocoles pour les estimer ainsi que les méthodes pour en étudier les patrons de variations (ICES 2000). Lors de l'analyse des données, les objets bancs sont figés sur l'échogramme alors que lors de l'échantillonnage à l'approche du navire, certains critères (déformations, mouvements verticaux) attestent que ce sont des unités (structures) comportementales aux caractéristiques très variables à petite échelle de temps: Pitcher et al. (1996) identifient un changement de comportement toutes les cinq minutes et Fréon et al. (1992) mesurent des variations d'un facteur quatre de la section des bancs en dix mn. Les caractéristiques des bancs sont variables selon différentes échelles de temps (réactions immédiates à des stimuli, variations saisonnières, ontogéniques) et dépendent de facteurs assez différents comme la condition physiologique, le comportement, l'heure de la journée, l'habitat, les conditions trophiques (Fréon and Misund, 1999, chap. 4).

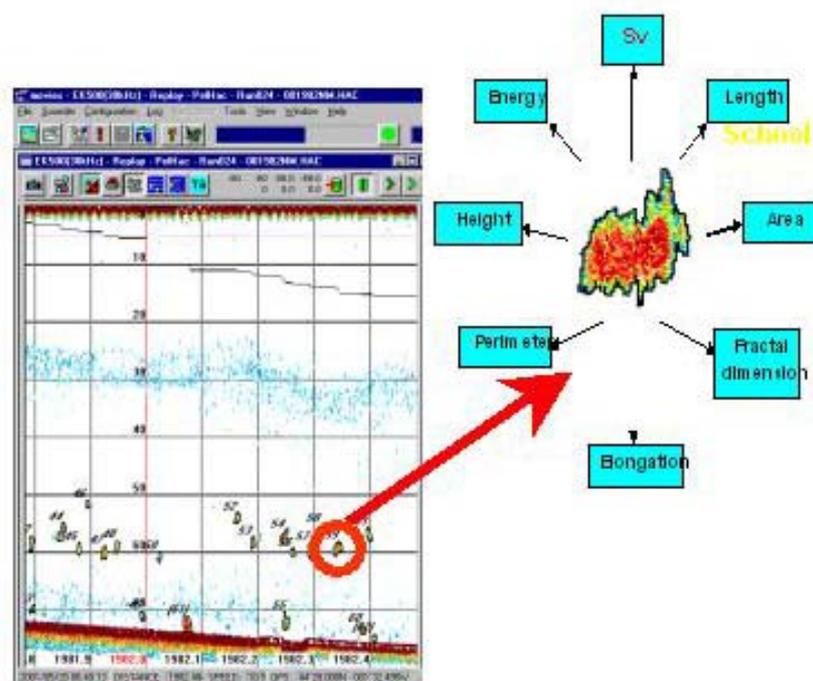


Fig. 2.2 : Exemple d'échogramme lors d'une campagne acoustique dans le golfe de Gascogne, avec reconnaissance automatique des bancs par le logiciel Movies+ (© Ifremer). Un banc est agrandi pour montrer les paramètres principaux caractérisant l'objet: réverbération de volume S_v , énergie acoustique totale, longueur, hauteur, aire, élongation, périmètre, dimension fractale.

De cette variabilité naturelle importante, nous avons cherché si des lois statistiques s'en dégagent. Les paramètres des bancs ne peuvent varier indépendamment les uns des autres à cause de l'intégrité du banc en tant qu'entité physique. Nous avons étudié les corrélations

entre les paramètres des bancs dans une méta-analyse comprenant différentes espèces (hareng, sardine, anchois, chinchard), années et systèmes (Mer du Nord, golfe de Gascogne, Méditerranée occidentale, mer Egée). Les échogrammes (sauvegargés sur support numérique) ont été rejoués en utilisant des logiciels d'analyse d'image, les 'objets' bancs ont été extraits et leurs descripteurs estimés (indices de bancs). Le projet européen CLUSTER a ainsi permis de constituer une des premières bases de données internationales sur les bancs. Une analyse multi-tableaux des indices de bancs montre que la structure de corrélation entre les indices est peu variable entre les espèces, systèmes et années (Muiño et al., 2003). Trois catégories d'indices ont donc été identifiés: ceux liés à la biomasse contenue dans le banc; ceux liés à la géométrie du banc (longueur en particulier) et ceux liés à la position verticale du banc dans la colonne d'eau. La densité dans les bancs (packing density: nombre d'individus par unité de volume) est hétérogène et son étude à l'aide de sonars en 3-d a conduit à reconnaître des noyaux et une structure spatiale à l'intérieur des bancs (Gerlotto and Paramo, 2003; Paramo et al., 2007). Les noyaux sont donc une échelle structurale inférieure au banc qui nous échappe ici, certainement importante car les bancs se fragmentent et coalescent en permanence.

Le nombre de bancs et la biomasse dans les bancs sont deux notions liées qui ont une influence importante dans l'évaluation et donc nous avons essayé de mieux comprendre leur liaison en étudiant les patrons de variations dans les données des campagnes. On peut penser que plus un banc contient de poissons, plus sa taille augmente, car il y a une limite supérieure au nombre d'individus par mètre cube (packing density). Or, dans les données de campagnes, la relation entre la biomasse des bancs et leur taille est fortement bruitée à cause de la nature comportementale des bancs (Fréon et Misund, 1999) et de tous les facteurs peu contrôlés pendant l'échantillonnage qui influent sur ceux-ci (heure de la journée, relations trophiques, abondance locale, etc.). C'est pourquoi, nous avons travaillé à l'échelle de populations dans différents écosystèmes et sur plusieurs années. Considérant l'ensemble des bancs d'une campagne, la dispersion du nuage de points entre la biomasse des bancs et l'aire des bancs (sections) a été résumée par la distribution cumulée de la biomasse par classes de tailles de bancs (biomass schooling pattern). Les variations de ce patron structural ont été étudiées dans une méta-analyse entre les stocks du projet européen CLUSTER (Petitgas, 2000, chap 2). La courbe est convexe. La courbure indique que la biomasse n'est pas distribuée de façon homogène dans toutes les classes de tailles de banc: une partie de la biomasse (80%) est distribuée dans des petits bancs (en grand nombre) et une part plus faible (20%) est située dans de gros bancs (moins fréquents). La courbure dépend de la distribution de la taille des bancs et de la distribution de la biomasse selon les tailles de bancs. Deux indices ont donc été développés, qui mesurent l'aire entre la courbe observée et une courbe de référence. L'un (I_{spec.1}) mesure l'écart de la courbe observée par rapport au modèle où la biomasse serait distribuée uniformément dans toutes les classes de bancs et la distribution en taille des bancs serait uniforme et l'autre (I_{spec.2}), par rapport au modèle où la biomasse serait distribuée uniformément dans toutes les classes de taille de bancs et la distribution en taille des bancs serait celle observée. I_{spec.1} quantifie la courbure globale alors que I_{spec.2} mesure la part de la courbure due à la distribution de la taille des bancs. La variabilité inter-annuelle de l'agrégation de la biomasse dans les bancs (biomass schooling pattern) peut être représentée dans le plan (I_{spec.1}, I_{spec.2}) pour les différents stocks et régions. Les régions Gascogne et Méditerranée (mélange d'espèces) montrent une variabilité inter-annuelle principalement influencée par la variation de la distribution de la taille des bancs (I_{spec.2}) alors que le nord de la Mer du Nord (hareng principalement) montre une variabilité aussi influencée par la distribution de la biomasse dans les bancs (I_{spec.1} et I_{spec.2}). Toutefois, il n'a pas été possible de relier ces variations à des variables explicatives.

2.2.2 Les agrégats de bancs (clusters of schools, spatial schooling pattern).

Dans les campagnes acoustiques, le long de la route du navire, les bancs apparaissent en général par salves, en agrégats. Cette caractéristique jouant un rôle majeur dans la capturabilité des poissons, des scénarios théoriques ont été définis pour évaluer les conséquences possibles de différents patrons d'agrégation spatiale des bancs relativement à la biomasse (Fréon and Misund, 1999). Pourtant, peu d'études expérimentales avaient été entreprises à cause de la difficulté technique de géo-référencer les bancs dans les données des campagnes acoustiques. Les procédures automatiques d'extraction (ICES, 2000) ont donc permis de constituer des bases de données de bancs géo-référencées et ouvert la voie à l'étude du processus ponctuel de la distribution spatiale des bancs.

L'agrégation des bancs a été caractérisée par différentes méthodes: géostatistique (variogramme structuré du nombre bancs par mille: Marchal and Petitgas, 1993), GAM (surface de tendance du nombre de bancs par mille: Beare et al., 2002), processus ponctuel (histogramme dissymétrique de la distance au plus proche voisin: MacLennan and MacKenzie, 1988). Nous avons travaillé sur l'occurrence des bancs à 1D, le long de la route du navire, avec des outils des processus ponctuels car ce cadre méthodologique permet de prendre en compte explicitement toutes les distances entre les bancs et faire ainsi émerger différentes échelles structurales et en particulier depuis les plus petites distances. Nous avons utilisé la fonction de corrélation de points (pair-correlation function: Stoyan and Stoyan, 1994) qui est l'analogue pour les processus ponctuels du corrélogramme pour les variables continues aléatoires. La fonction est liée à la densité de probabilité de la distance entre deux points du processus et s'interprète comme une fonction de corrélation. Nous avons utilisé cet outils (Petitgas, 2003; Fig.2.3) pour identifier toutes les échelles structurales et faire correspondre une définition empirique des clusters avec les modèles de processus de points agrégés ('Matern' processes: Stoyan and Stoyan, 1994).

Dans la base de données du projet Cluster, la distance au plus proche voisin (nearest neighbour distance : NND) montrait des distributions statistiques s'ajustant bien à des lois de Weibull (Petitgas, 2000). Certes, grâce à ses deux paramètres, la loi de Weibull s'ajuste à de nombreuses situations mais elle est aussi théoriquement bien adaptée: par rapport à la loi de Poisson, elle correspond à une accélération du nombre d'évènements par unité de temps. La courbure plus importante de la loi de Weibull par rapport à la loi de Poisson a été utilisé comme indice d'agrégation du processus spatial des bancs.

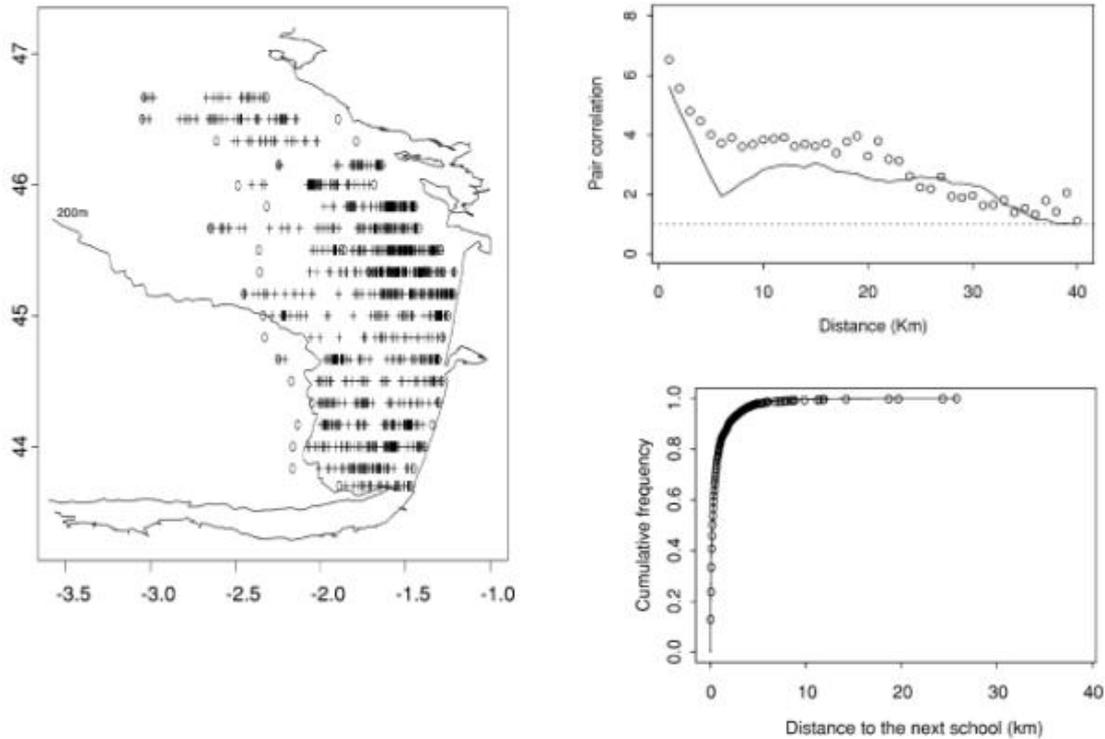


Fig. 2.3: Distribution spatiale des bancs rencontrés durant la campagne Pegase 1997 dans le golfe de Gascogne. Gauche: chaque banc est représenté par une croix, les extrémités des transects par des ronds. Droite haut: fonction de corrélation de points (estimée avec un noyau: ronds) et sa modélisation par un processus agrégé (Matern process) à grains primaires régionalisés (ligne). Droite bas: histogramme cumulé de la distance au plus proche voisin et sa modélisation par une loi de Weibull. Les paramètres estimés étaient : N.bancs=1487, L.survey=1341mi.n., NND.seuil=3.33 km, N.solitaires=13, N.clusters=79, L.cluster=8.46 km, λ .cluster=2.66. (d'après Petitgas, 2003).

Si les approches précédentes permettaient de mettre en évidence les agrégats de bancs, nous avons cherché à identifier des agrégats et estimer leurs paramètres. Nous avons développé une procédure multi-critères pour découper la répartition des bancs en agrégats de bancs (Petitgas, 2003). Les bancs dont la distance au plus proche est inférieure à un seuil sont groupés en un même agrégat (cluster). Ce seuil se situe dans la courbure de l'histogramme cumulé de la distance au plus proche voisin. Mais il n'est pas facile à définir sur une base biologique, aussi a-t-on choisi de le définir pour obtenir des clusters dont la distribution interne des bancs est la plus homogène possible. En complément à cette approche empirique, un processus de points agrégés a été simulé dont les paramètres avaient les valeurs estimées sur les données. La fonction de corrélation de points montre deux échelles structurales, une structure vers 5 km et une structure vers 35 km (Fig. 2.3). La petite structure vers 5 km est compatible avec celle des clusters que l'on peut extraire en groupant les bancs proches en agrégats. Cette échelle structurale (celle des clusters) résulterait des interactions dynamiques entre les bancs et des phénomènes d'agrégation et d'éclatement (Soria et al., 1998: Fig. 2.4): les poissons seraient dispersés la nuit en petits noyaux et le jour, soit fortement agrégés en bancs isolés (solitaires), soit agrégés dans des bancs plus petits et groupés en clusters. L'homogénéité interne des clusters dépendrait de la phase d'agrégation ou d'éclatement des bancs. On peut se demander quelle est l'échelle spatiale de l'habitat d'un poisson pendant une journée: c'est peut être le cluster de quelques kilomètres.

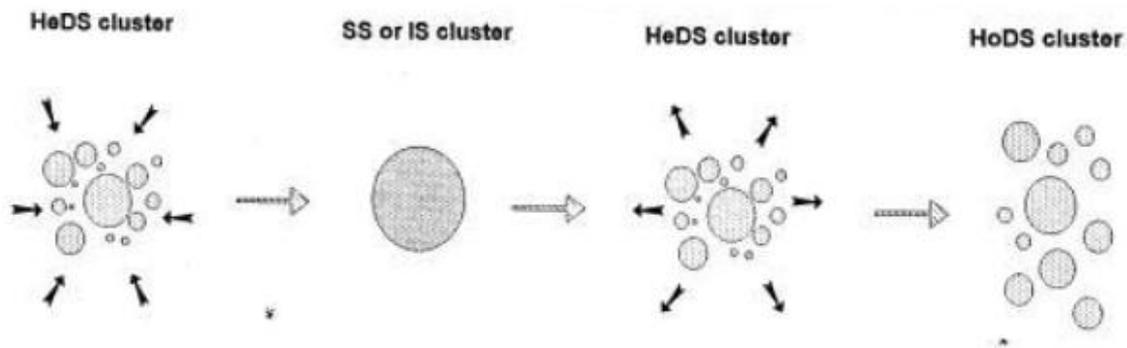


Fig. 2.4: Différentes phases d'agrégation et d'éclatement des bancs de poissons (SS, IS : solitary, individual schools) en clusters de bancs (HeDS: heterogeneous inside ; HoDS : homogeneous inside). (d'après Soria et al., 1998).

Les clusters de bancs et cette échelle structurale à quelques km s'observent pour de nombreuses espèces et écosystèmes différents (Norvège, Mer du Nord, golfe de Gascogne, Méditerranée occidentale, Vénézuéla, Sénégal, Canada: revue dans Petitgas, 2000), ce qui est un argument supplémentaire en faveur d'une hypothèse comportementale expliquant les clusters de bancs.

En revanche, la structure à grande échelle (35 km) ne peut être reproduite par simulation qu'en supposant que les grains primaires du processus ponctuel agrégé ont eux-même une structuration spatiale: c'est dire que les clusters sont plus abondants à certains endroits, par exemple devant l'estuaire de la Gironde et moins abondants à d'autres. La structure vers 35 km serait compatible avec la notion de structuration de méso-échelle (section 2.2.3).

2.2.3 Structuration à méso-échelle (populations acoustiques)

L'échelle structurale à 35 km sur la Fig. 2.3 (Droite, haut) est compatible avec la notion d'habitat (méso-échelle). La terminologie 'clusters of clusters' (Fréon and Misund, 1999) n'est pas très explicite et nous lui avons donné une interprétation plus précise. Lors des campagnes, on note des modifications progressives dans les écho-traces et dans l'agencements de ces écho-traces entre eux (images acoustiques sur un support de quelques milles). Gerlotto (1993) a forgé le concept de 'populations acoustiques' à partir de différences observées entre zones dans les moyennes et variances des valeurs d'écho-intégration par mille. L'hypothèse était que la réverbération acoustique des poissons (dépendant des espèces et de la longueur des poissons) et leur comportement étaient suffisamment différents entre zones pour se marquer dans des différence entre les écho-traces. A l'échelle des bancs et de leur organisation spatiale locale, l'hypothèse a été revue avec succès. Nous avons utilisé un vecteur pour caractériser les écho-traces et leur occupation spatiale sur un support de quelques milles (de l'ordre de la taille des clusters de bancs). Une distance multivariée entre images (D2-variogramme) a permis à la façon d'un variogramme, d'identifier la structuration spatiale des images acoustiques le long des transects (Fig.2.5: Petitgas, Massé et al., 2003). Le D2-variogramme montre une structuration à l'échelle de quelques dizaines de km, mettant en évidence une corrélation spatiale dans la variation des types d'images acoustiques. Les descriptions à deux échelles différentes, par processus ponctuel et par images acoustiques semblent donc correspondre. Cette grande structure s'interprète sans doute avec des gradients régionaux dans l'environnement.

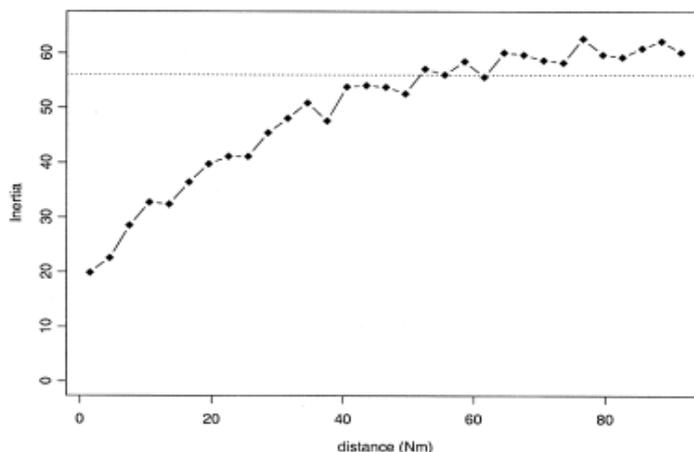


Fig. 2.5: D2-variogramme révélant la structure spatiale des images acoustiques. Golfe de Gascogne, campagne PEL2000. (d'après Petitgas, Massé et al., 2003).

2.3 Variations d'une distribution spatiale

Une distribution spatiale se conçoit comme résultant d'interactions à différentes échelles entre différents facteurs de contrôle qui sont externes et internes à la population (Shepherd and Litvak, 2004; Planque et al., in press). Les conditions environnementales, abiotiques et biotiques, qui déterminent la qualité des habitats (suitability) sont des facteurs externes. La structure en âge et longueur, le comportement et la mémoire, l'abondance sont des facteurs internes à la population. Les variations d'abondance engendrent un ré-ajustement des densités locales (densité-dépendance: MacCall, 1990). Les poissons occupent des habitats différents en fonction de leur stade de vie, de leur longueur et condition physiologique (Werner and Gilliam, 1984). La capacité d'une population à occuper des habitats potentiels dépend aussi de la connaissance des routes de migration (section 3.1.5: Petitgas, Secor et al., 2010). Les différentes échelles structurales d'une distribution spatiale sont donc potentiellement associées à des forçages différents: il est nécessaire d'analyser les variations à différentes échelles.

Dans cette section, nous nous intéresserons d'abord aux effets densité-dépendants sur les caractéristiques globales de la distribution ainsi qu'à différentes échelles. L'abondance globale affecte potentiellement toutes les échelles structurales, avec des conséquences sur la capturabilité. Puis, nous aborderons la question de comment relier une distribution à l'environnement d'une part et d'autre part, à l'environnement et à l'abondance de façon conjointe en tenant compte des échelles structurales. Enfin, nous ferons la revue de quelques modèles dynamiques où les interactions entre contrôles internes et externes sont explicitement formulés, permettant de prédire l'évolution des distributions spatiales. Les relations entre distribution, abondance et environnement permettent d'aborder deux grands sujets, la question de l'impact du changement climatique et les conditions de conservation des populations, sur lesquels nous avons travaillé dans les projets Européens RECLAIM et UNCOVER.

2.3.1 Variations densité-dépendantes

Dans un premier temps, on appréhende la distribution spatiale comme une surface de densité (concentration en poisson) spatialement continue. Des indices spatiaux caractérisant différentes propriétés de la distribution ont été corrélés avec l'abondance globale. L'abondance est reliée en général, à l'aire occupée, la dispersion (inertie), la localisation du centre de gravité (Swain and Sinclair, 1994; Atkinson et al., 1997; Fisher and Frank, 2004; Woillez et al., 2006). Mais, l'aire occupée peut être densité-indépendante (Swain and Morin, 1996). En général aussi, l'abondance (globale) est liée aux densités locales (Myers and Stokes, 1989; Swain and Sinclair, 1994) et à l'agrégation (Petitgas, 1998).

La question des variations d'une surface de densité en fonction de l'abondance peut être resituée dans la littérature écologique sur la sélection densité-dépendante des habitats (density-dépendent habitat selection). Fretwell and Lucas (1970) a proposé le modèle de la distribution libre idéale (ideal free distribution). Dans ce modèle, les individus se répartissent dans différents habitats de telle sorte qu'à l'équilibre, la qualité de l'habitat par individu (per capita suitability) est constante et identique partout. Ainsi, les habitats de bonne qualité hébergent de fortes densités et ceux de moins bonne qualité des densités plus faibles. L'occupation dépend alors de l'abondance, par réajustement des densités locales en fonction d'une carte décrivant la qualité des habitats. Différents scénarios sont possibles pour ces réajustements que nous allons envisager maintenant.

J'ai utilisé la courbe de sélectivité géostatistique (Matheron, 1981) pour rendre compte de l'agrégation. La courbe $Q(T)$ relie l'abondance $Q(z)$ à l'aire géographique $T(z)$ occupée par les valeurs supérieures à z . La courbe est convexe et sa courbure est indicative de l'agrégation spatiale de la biomasse. La courbe $Q(T)$ est similaire à la courbe de Lorenz utilisée en économie pour rendre compte des inégalités de revenus. Avec ces courbes de sélectivité, quatre scénarios de variation de l'occupation et de l'agrégation ont été définis en fonction de l'abondance (Fig. 2.6 : Petitgas, 1998) et un test statistique proposé pour les différencier. Le test permet d'attribuer une série temporelle de campagnes à l'un des scénarios et d'interpréter les variations spatio-temporelles en terme de dynamique spatiale densité-dépendante. On distingue les scénarios où l'aire occupée (habitat) ne varie pas (D1, D2) de ceux où elle varie avec l'abondance (D3, D4). Le scénario D1 (D pour dynamique spatiale) correspond à une augmentation de la densité en certains endroits seulement (hot spots). Dans le scénario D2 la densité locale varie en proportion de l'abondance, alors que dans le scénario D3 la densité locale reste fixe mais l'occupation spatiale augmente avec l'abondance. Le scénario décrit par Swain and Sinclair (1994) correspond au scénario D3 avec des effets de bord: quand l'abondance est effondrée, seules des zones 'cœur' à densité élevée subsistent et quand l'abondance augmente, des zones secondaires sont occupées avec des densités décroissantes plus on s'éloigne des zones 'cœur'. Le scénario D4 est un composite de D2 et D3 et est proche du modèle de 'bassin' de MacCall (1990) (section 2.4). Les applications de la procédure sur des séries de campagnes suggèrent que les scénarios D2, D3 et D4 sont les plus fréquents et que la référence à un scénario dépend du niveau de variation d'abondance (Petitgas, 1998) ou de l'échelle d'étude (Tamdrari et al., in press) mais pas du domaine pélagique ou démersal des stocks étudiés.

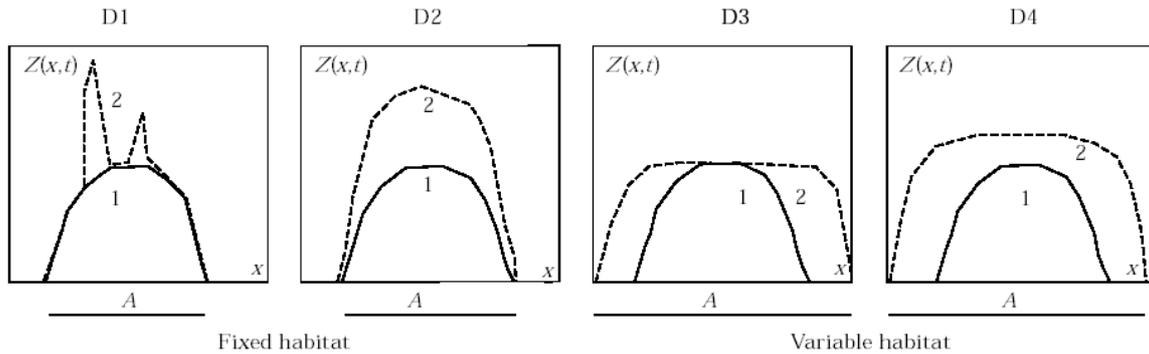


Fig. 2.6 : Quatre scénarios de variation de la distribution spatiale d'une population en fonction de son abondance (globale) lorsqu'elle passe du niveau 1 (plus faible) au niveau 2 (plus fort) et vice-versa. L'abscisse x représente la dimension géographique. L'ordonnée $Z(x,t)$ représente la concentration (locale) au point x au temps t . (d'après Petitgas, 1998).

Décomposant la distribution spatiale avec des outils de la géostatistique non-linéaire (variogrammes d'indicatrices : Rivoirard, 1994; Petitgas, 1993b), Barange et al. (2005) ont étudié les variations dans l'aire occupée et la portée du variogramme pour les valeurs supérieures à différents seuils de densité, dans le cas de campagnes à forte et faible abondance globale. La portée pour les faibles et fortes valeurs était densité-indépendante. Par contre, celle pour les valeurs intermédiaires augmentait avec l'abondance ainsi que l'aire occupée par celles-ci. Ce scénario se rapproche du scénario de Swain and Sinclair (1994) et donc, du scénario D3.

Les outils précédents décrivaient les distributions globalement. Allant plus dans les détails de l'organisation spatiale, nous avons étudié comment les différentes échelles structurales sont liées à l'abondance, en effectuant une méta-analyse des paramètres de bancs et clusters de bancs pour différents stocks pélagiques (projet Cluster) et différentes situations d'abondance (Petitgas, Reid et al., 2001). L'abondance n'était pas liée au nombre de bancs ni avec les paramètres des clusters de bancs. Les variations d'abondance n'étaient peut-être pas suffisantes dans la base de données pour permettre de déceler des relations densité-dépendante de l'organisation spatiale. En revanche, les paramètres des clusters étaient fortement liés au nombre de bancs: la densité des clusters (nb de bancs par km) et la longueur des clusters augmentaient avec le nombre de bancs alors que l'augmentation du nombre de clusters était moins prononcée que les deux effets précédents (consolidation des clusters). De plus, le nombre de bancs était corrélé négativement à leur taille. Les zones vides entre les bancs et les clusters pourraient jouer un rôle important dans la réorganisation structurale densité-dépendante et dans le transfert d'échelle. En effet, deux processus de bancs agrégés différents pourraient se traduire par une même carte de biomasse. Les réajustements densité-dépendants à l'échelle du processus spatial des bancs n'ont pas encore été reliés aux échelles supérieures, en particulier à ceux décrits pour les cartes des densités de biomasse. Sans doute, manque-t-on d'un modèle individuel de comportement.

2.3.2 Relation avec l'environnement, modèles d'habitats réalisés

Cette section traite des variations de la distribution spatiale qui ne sont pas dues à l'abondance seule mais à l'environnement seul ou à l'environnement et l'abondance. Dans le contexte du changement climatique, les relations spatiales poisson-environnement jouent une part importante dans la modélisation des habitats et la prévision des changements potentiels futures des distributions (ICES, 2007). Nous avons vu (section 1.5) qu'il était utile de distinguer les facteurs a-spatiaux (comme l'heure de la journée) qui influencent l'agrégation n'importe où dans le champ, des facteurs spatiaux (comme la présence de pitons rocheux) dont la distribution géographique influence celle des densités de poissons. Le problème est celui de la relation entre une carte de densité de poissons avec une ou plusieurs cartes de paramètres environnementaux. Il existe différentes façon de mesurer un lien entre cartes. Certaines approches utilisent des caractéristiques globales: inertioigramme (Bez and Rivoirard, 2001), fonction de répartition conditionnelle (Perry and Smith, 1994), 'quotient plot' (van der Lingen et al., 2005). D'autres approches sont basées sur des relations point-à-point, situés au même endroit (régressions linéaires ou additives généralisées, analyses factorielles) ou pour des points distants (variogramme croisé). Certaines méthodes permettent de distinguer des échelles structurales dans les corrélations: analyses factorielles canoniques, modèle de co-régionalisation géostatistique (Wackernagel, 1995). Dans toutes ces méthodes, les structures de plus petite échelle (bancs, clusters, concentration locale) interviennent en général comme du bruit (à moins de les modéliser explicitement) et ce sont les structures de méso-échelle (10-100 km, 1-10 semaines) qui sont mises en relation. La régression point-à-point ($Z(x)=f(Y(x))$) est très souvent utilisée pour construire des modèles statistiques d'habitats (Guisan and Zimmerman, 2000). L'approche suppose que la concentration en poissons coïncide au même endroit et même moment avec le paramètre environnemental. Cette approche peut être adaptée quand le paramètre environnemental est limitant. Mais en général, la recherche d'une relation entre le poisson et l'environnement pose un problème d'échelle. A cause de l'historicité dans les distributions, le poisson n'est pas toujours trouvé lors d'une campagne là où la variable environnementale apparaît a priori comme favorable. Nous avons contribué à la modélisation statistique d'habitats en proposant deux approches pour aborder ce problème d'échelle dans la relation entre variables.

Les zones influencées par les panaches de fleuves sont dans le golfe de Gascogne en général favorables aux nourriceries d'anchois. Toutefois, certaines années, la relation entre longueur moyenne du poisson et la salinité de surface n'est pas toujours visible. A partir d'un rejeu à long-terme (1971-2007) du modèle hydrodynamique MARS3D du golfe de Gascogne (Huret et al., 2009), la zone de plus forte probabilité de présence du panache de la Gironde a été cartographiée. L'information environnementale est alors un polygone, une variable spatiale qualitative. La carte de la longueur moyenne du poisson dans la série des campagnes se superposait bien au polygone, les plus petites longueurs étant préférentiellement situées à l'intérieur. Le variogramme de la longueur lorsque calculé en traversant les limites du polygone montrait plus de variabilité que lorsque calculé sur tout le champ, mettant en évidence l'influence du polygone sur la distribution de la longueur du poisson. Cette étude a contribué à un rapport du programme GLOBEC sur la cartographie des habitats (van der Lingen et al., 2005). Elle montre l'intérêt de changer l'échelle temporelle dans la représentation des variables environnementales.

Dans une autre étude, nous avons extrait les patrons structuraux dans une série de cartes et avons étudié comment chaque patron était corrélé à des variables environnementales ainsi

qu'à l'abondance (Petitgas, 2008). La méthode des EOF (fonctions orthogonales empiriques: Preisendorfer, 1988) décompose la variabilité spatio-temporelle des résidus autour de la moyenne, dans une série de cartes, par ACP. Les modes extraits (EOF: vecteurs propres) correspondent à des patrons structuraux de la distribution spatiale, invariants dans le temps. Chacun est associé à une série temporelle (amplitude : composante principale) qui quantifie l'importance du mode dans le temps (série des cartes) relativement aux autres modes. J'ai utilisé cette méthode sur la série des cartes de densité d'anchois, établies à partir des données de campagnes acoustiques PelGas menées annuellement par l'Ifremer depuis 2000 dans le golfe de Gascogne. Comme covariables environnementales, nous avons utilisé la moyenne sur zone de différents indices issus d'un rejeu à long-terme (1971-2007) du modèle couplé physique-biogéochimique ECOMARS3D du golfe de Gascogne (Huret et al., 2009). Les amplitudes des modes structuraux ont été ensuite corrélées aux covariables environnementales et à l'abondance. L'EOF.1, qui marquait la différence dans le Sud Gascogne entre une concentration à la côte et une déplétion au centre du plateau, était corrélée à la production primaire intégrée et à la profondeur de la pycnocline. L'EOF.2 qui marquait la différence entre une extension vers le Nord et une réduction au Sud, était corrélée à l'abondance globale et à l'intensité de la stratification (Fig. 2.6: Petitgas, 2008 ; Petitgas, Vaz et al., 2009c). Cette exemple montre que des co-variables distinctes peuvent impacter des patrons structuraux différents et que seuls certains de ces patrons sont densité-dépendants.

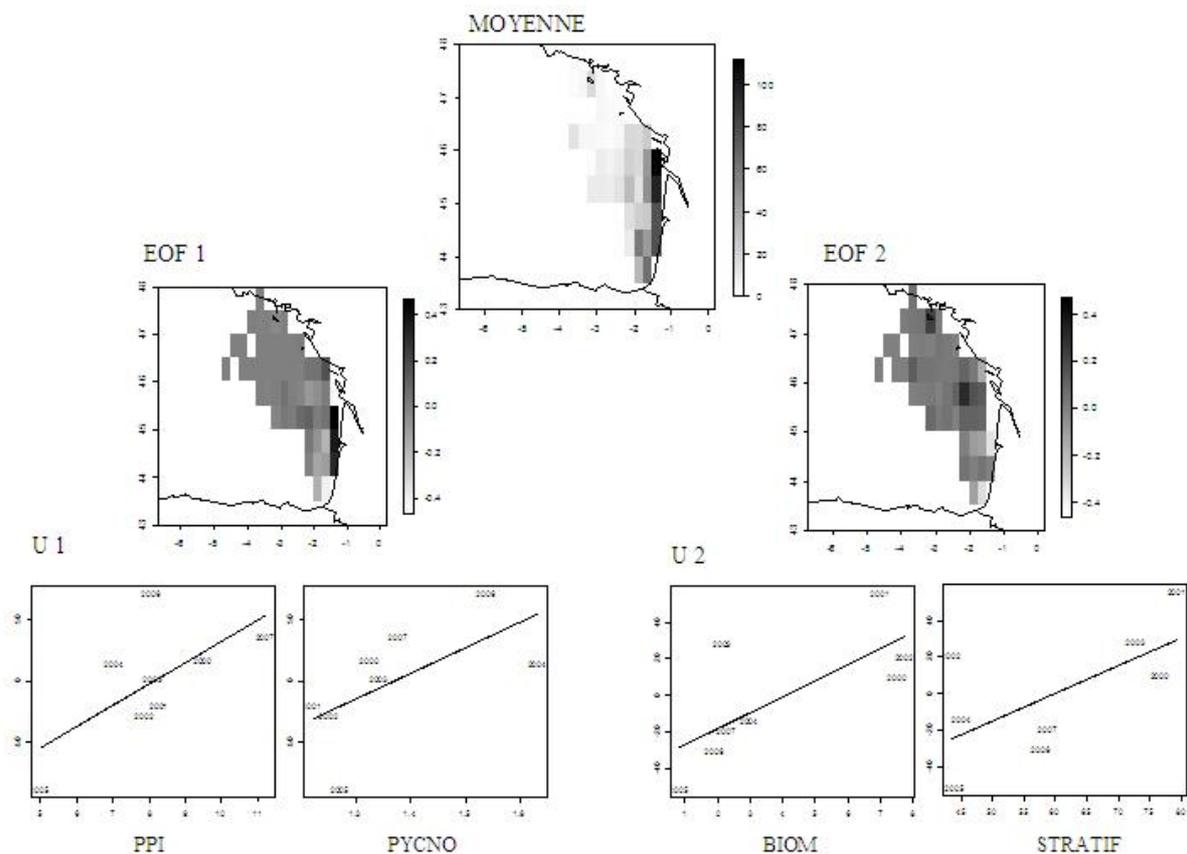


Fig. 2.6 : Analyse par EOF de la variabilité dans la série des cartes de l'anchois (2000-2007). Haut, centre : distribution moyenne de la biomasse (pourcentage). Milieu : EOF1 (gauche), EOF2 (droite). Bas: modèle linéaire à deux co-variables pour l'amplitude U1 de l'EOF1 (gauche : production primaire intégrée, pycnocline) et pour l'amplitude U2 de l'EOF2 (droite : abondance globale, intensité de la stratification). (d'après Petitgas, 2008; Petitgas, Vaz et al. 2009c).

2.4 Quelques modèles dynamiques

Dans le contexte du changement climatique et de populations fortement exploitées, les effets environnementaux et les effets densité-dépendants impactent conjointement l'évolution des distributions spatiales. Les approches suivantes permettent d'envisager les distributions spatiales de façon dynamique, avec des ré-ajustements locaux de biomasse et des mouvements.

Le formalisme Eulérien d'advection-diffusion (Okubo and Levin, 2001) a été utilisé pour des populations à l'échelle de bassins océaniques et pour des agrégations à l'échelle de quelques km. Doray et al. (2008) a utilisé le formalisme eulérien d'advection-diffusion pour estimer à l'équilibre l'extension et la forme d'une agrégation pérenne sous un dispositif de concentration de poissons. MacCall (1990) a modélisé de façon dynamique par des mouvements advectifs et diffusifs, le principe à l'équilibre énoncé par Fretwell and Lucas (1970), de ré-ajustement des densités locales en fonction de la qualité de l'environnement et de l'abondance. L'advection est guidée suivant les gradients de l'environnement modélisés par une carte de qualité du milieu (habitat suitability), ce qui se traduit par un écoulement (viscosité) de la densité en poisson selon la surface environnementale, remise à jour régulièrement. La diffusion, elle, est densité-dépendante. Cette approche a été utilisée sur le thon depuis plus de 10 ans (Bertginac et al., 1998). Pour tenir compte d'autres facteurs que l'environnement, en particulier la mémoire de la population dans l'occupation des habitats, on a proposé de combiner la carte environnementale avec d'autres cartes, par exemple une carte de probabilité de présence issue d'une analyse historique des distributions observées dans les campagnes (Fig. 2.7: Petitgas, Reid et al., 2006). En effet, tous les habitats favorables ne sont pas forcément occupés: cela dépend de l'histoire du stock, de sa mémoire des routes de migrations (section 3.1.5). La taille des mailles du modèle d'advection-diffusion est nécessairement en relation avec des mécanismes intra-mailles qui sont moyennés (Faugeras et al., 2007).

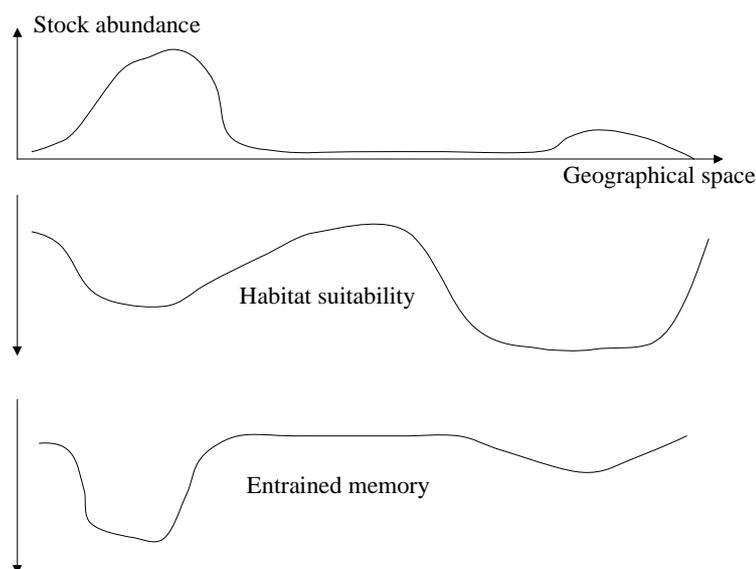


Fig. 2.7 : Représentation schématique de la distribution spatiale d'une population, résultant de la combinaison de la qualité des habitats et de la capacité interne (entrainment memory) de la population à les occuper. Des habitats potentiellement favorables peuvent rester inoccupés.

Les modèles individu-centrés (IBM) et Lagrangiens constituent une autre approche qui permet de formuler des attributs spécifiques aux individus ainsi que des interactions entre les individus (Grimm and Railsback, 2005). Giske et al. (1998) a utilisé le formalisme IBM pour modéliser la dynamique spatio-temporelle de populations de poissons, à partir des comportements et interactions entre congénères. Comme les interactions possibles sont multiples, Giske et al. (1998) proposent d'envisager cette modélisation avec une dimension évolutive pour que certains comportements soient sélectionnés au fil des générations simulées.

Ces modèles dynamiques sont en fait des modèles de dynamique de populations spatialisées. L'évolution de la distribution spatiale y est au cœur de l'évolution de la dynamique de la population, intégrant l'environnement, les traits de vie et l'histoire du stock. Nous allons voir dans la partie suivante (section 3) comment la dynamique d'une population est déterminée par son organisation spatiale et comment compléter les modèles présentés ici.

Dans les sections précédentes, nous avons utilisé des données acquises in situ et des outils statistiques pour caractériser leurs structures spatiales, interpoler, identifier des changements. Les données et outils statistiques utilisés sont fortement complémentaires de la modélisation dynamique et ses simulations. Les indices spatiaux et procédures d'identification des structures spatiales peuvent aussi être appliquées aux résultats de simulations des modèles et ainsi contribuer à valider/calibrer ceux-ci pour reproduire ces structures ainsi qu'étudier la sensibilité des modèles à ces structures. Aussi, une approche statistique permet de définir des plans de simulations pour entreprendre des expériences numériques et analyser les résultats. Enfin, on peut vouloir prendre en compte des incertitudes sur les paramètres des modèles et donner des intervalles de confiance sur les résultats de simulations.

3. Organisation spatiale et dynamique des populations

Même si les structures océanographiques et les routes de migrations ont été identifiées depuis longtemps comme structurant l'organisation géographique des cycles de vie (Harden-Jones, 1968 ; Sinclair, 1988), très peu d'études en Sciences des pêches ont porté sur l'organisation spatiale comme un facteur influençant la dynamique démographique des populations, au même titre que les traits de vie. En effet, les populations étant comprises comme des unités de reproduction (Hjort, 1914) et le modèle de dynamique des populations (Beverton and Holt, 1993) permettant d'exprimer l'évolution de la démographie en fonction des traits vitaux uniquement (croissance, mortalité, âge à maturité, fécondité), la gestion des pêches s'est développée de manière a-spatiale. Dans cette approche, l'hétérogénéité (diversité) à l'intérieur des populations est moyennée, tous les individus et tous les habitats occupés sont considérés identiques. La structure interne des populations n'est pas considérée comme influençant leur dynamique démographique. Or, en milieu terrestre, l'étude de l'influence de la fragmentation des habitats sur la dynamique des populations a mis en évidence l'importance de la dispersion et de la connectivité entre habitats et sous-populations (Tilman and Kareiva, 1997): à une organisation géographique particulière sur plusieurs habitats correspond une dynamique de population associée. Si la gestion des pêches a pu s'envisager pendant longtemps de manière a-spatiale, aujourd'hui, la modification des habitats et la diminution des abondances sont telles qu'une approche écosystémique est nécessaire dans laquelle les problématiques liées à la gestion de l'espace géographique prennent de l'importance (ICES, 2009). Ces problématiques sont nombreuses et diverses: destructions d'habitats, aires marines protégées, dépendance accrue de populations fragilisées vis-à-vis du recrutement, conséquences du changement climatique sur la distribution des espèces, cohabitation de multiples usages. Dans ce contexte, mes contributions ont porté sur i) la structuration interne des populations en terme de diversité entre individus et d'occupation des habitats, ii) son rôle dans la dynamique démographique et en particulier le recrutement, iii) des mesures spatialisées de gestion pour la conservation à long-terme.

Dans la section 2, nous avons appréhendé les différentes échelles dans les distributions spatiales des populations. Ici, nous nous plaçons à l'échelle des habitats (la méso-échelle) et envisageons comment l'organisation spatiale du cycle de vie sur différents habitats, impliquant migration et dispersion, influence la dynamique démographique des populations. Sinclair (1988) a soutenu l'hypothèse que les cycles de vie sont contenus par des structures océanographiques dont la taille influence l'abondance des populations et corrélativement que la diversité des structures océanographiques influence le nombre de populations d'une même espèce. Mettant à profit la possibilité de pouvoir aujourd'hui caractériser ces structures physiques avec des modèles hydrodynamiques, j'ai coordonné un projet de recherche pluridisciplinaire à l'Ifremer sur la variabilité des ressources (projet FOREVAR affilié à GLOBEC: Petitgas, Massé et al., 2001b) dans lequel l'anchois du golfe de Gascogne a été pris comme modèle biologique. Prolongeant l'hypothèse de Sinclair (1988), ce projet était fondé sur l'idée d'une correspondance entre la notion physique de structure océanographique de méso-échelle (10-100 km, 1-10 semaines: Mann and Lazier, 1996) et celle, biologique, d'habitat. Dans cette approche, le cycle de vie d'une population est envisagé comme un ensemble d'unités de méso-échelle (habitats des différents stades de vie) reliés par des mécanismes assurant la connectivité entre les unités (dispersion et migration) et la fermeture du cycle de vie. La réponse d'une population à l'environnement ou à la pêche est alors le résultat de l'intégration des réponses locales sur les différents habitats. Cette approche nous a conduit à utiliser les outils de l'océanographie (Petitgas, 2003b), en particulier les rejeux

(hindcast) de modèles hydrodynamiques pour décrire l'environnement (Huret et al., 2009), simuler la dispersion et la survie larvaire (Allain et al., 2007; Huret et al., accepté) et simuler la croissance et la fécondité des poissons (Pecquerie et al., 2009). De plus, nous avons mis en œuvre des campagnes à la mer et des méthodes d'échantillonnage nouvelles (pompe CUFES: continuous fish egg sampler, qui est devenu un engin de la « garde robe » du N/O Thalassa; filet ouvrant fermant; chalut méso-pélagos) sur les œufs, les larves et les juvéniles pour mieux connaître leurs habitats, leurs croissances otolithaires et leurs comportements. Ces données, complémentaires des données acoustiques d'évaluation sur la phase adulte, nous ont permis de travailler sur l'ensemble du cycle de vie. Nous avons intégré la connaissance biologique acquise du cycle de vie dans un modèle de dynamique de population spatialisée pour tester l'impact de mesures de gestion protégeant des habitats essentiels (Vaz and Petitgas, 2002; Lehuta et al., 2010). Ces travaux ont été insérés dans le cadre international des projets Européens RECLAIM sur l'impact du changement climatique et UNCOVER sur les mécanismes et stratégies de restauration de populations effondrées, ainsi que de groupes de travail du CIEM, que j'ai présidés, sur l'organisation des cycles de vie. L'ensemble de ce travail a été celui d'une équipe à Nantes, d'une collaboration avec les hydrodynamiciens à Brest et a donné lieu à 3 thèses, 3 postdocs et 5 CDD.

3.1 Patrons spatiaux des cycles de vie

Le cycle de vie est l'unité fondamentale qui relie l'individu en devenir à une population pérenne. Génération après génération, les poissons effectuent des déplacements de l'ordre du millier de km pour visiter des habitats de méso-échelle (10-100 km), biologiquement productifs de façon saisonnière ou permanente. Un cycle de vie peut donc être défini comme une séquence d'utilisation d'habitats par différents stades de vie (habitat-use pattern). Dispersions larvaires et migrations réalisent les connexions entre stades et habitats séparés géographiquement et assurent la fermeture du cycle de vie dans l'espace et le temps. La disposition géographique des habitats adéquats (données par l'environnement) et les connexions entre habitats (réalisés par les animaux) constituent un patron d'organisation spatiale du cycle de vie et présentent une certaine pérennité au fil des générations. Harden Jones (1968) a résumé la diversité des organisations possibles par un triangle de migration dans lequel la dérive des larves depuis les frayères (mouvement dé-natant) est équilibrée par la migration des adultes qui retournent à celles-ci (mouvement contra-natant). Par contraste avec les poissons, les invertébrés sédentaires benthiques à larves pélagiques (ex: Annélides polychètes, Mollusques bivalves) ont un cycle de vie ouvert qui comprend les mouvements dé-natants des larves mais pas les mouvements contra-natants des adultes. La variabilité dans l'occupation des habitats des adultes dépend des noyaux de dispersions larvaires. En revanche chez les poissons, le comportement des adultes joue un rôle additionnel dont nous allons découvrir l'importance pour la fermeture du cycle de vie et la pérennité de son organisation géographique.

3.1.1 Correspondance entre cycle de vie et structures océanographiques

Les critères d'organisation spatiale des populations constituent des connaissances de base pour paramétrer des modèles spatialisés de populations, envisager l'impact des variations de l'hydro-climat ou des mesures de gestion spatialisées. Nous avons donc documenté les patrons spatiaux des cycles de vie, habitats des stades de vie et structures océanographiques associées, pour les populations de poissons pélagiques dans le Nord-Est Atlantique (ICES, 2010). Les habitats correspondaient à des endroits où se développent des structures physiques (fronts, marée, panaches de fleuve, ondes internes, stratification, upwelling, etc.),

confirmant les conceptions de Sinclair (1988) et Harden-Jones (1968). Les différences dans l'organisation spatiale des cycle de vie étaient dues à l'échelle spatiale des populations (en lien avec la longueur maximale et la longévité des espèces), au caractère continu ou discret des habitats (geographical setting) et à l'imbrication de plusieurs cycles de vie au sein d'une même population (Table 3.1).

Table 3.1: Différences dans la structure des cycles de vie pour dix populations de six espèces pélagiques du Nord-Est Atlantique: extension spatiale des populations, stades de vie pour lesquels les composantes des populations sont mélangées ou séparées géographiquement dans différents habitats. Les populations de sardine présentent une imbrication de cycles de vie, en fonction de la taille. (d'après ICES, 2010)

| | Spatial scale | Mixed components | Discrete habitats |
|------------------------|--|-------------------|--------------------|
| Anchovy and Sprat | Small | juvenile, feeding | Spawning |
| Herring | Large | juvenile, feeding | Spawning |
| Mackerel, Blue-whiting | Large | spawning, feeding | Juvenile |
| Sardine | Older fish: large Young fish: small | spawning, feeding | spawning, juvenile |

3.1.2 Impact de la variabilité environnementale

Pour caractériser la variabilité spatio-temporelle des structures physiques, nous avons utilisé les rejeux à long-terme de modèles hydrodynamiques avec forçages réalistes, à l'échelle du mois sur plus de 20 ans. Ces rejeux ont fourni des séries de cartes d'indices environnementaux (température, salinité, courants) et d'indices de structures hydrologiques (fronts, stratification, panache de fleuves, etc.). La méthode des EOF (Empirical Orthogonal Functions: Preisendorfer, 1988) appliquée à ces séries de cartes nous a permis d'identifier pour chaque indice, des patrons structuraux invariants du temps (EOFs: vecteurs propres) qui chacun est associé à une série temporelle (amplitude: composante principale). Ensuite, la méthode multi-tableaux AFM (Analyses Factorielles Multiples: Escoffier and Pagès, 1994) appliquée aux amplitudes, nous a permis de dégager la structure multivariée saisonnière entre les patrons structuraux ainsi que sa variabilité inter-annuelle. Cette procédure a été appliquée à la Mer du Nord et au golfe de Gascogne, régions dans lesquels on trouve des populations de la même espèce (sprat, anchois, sole) dont les abondances maximales sont différentes (Petitgas, Huret et al., 2009d). Pour chaque espèce, les stades du cycle de vie correspondait avec l'activité saisonnière de structures physiques particulières (panache de fleuve, stratification thermique, régime de courants), chaque espèce montrant une saisonnalité et une association différente aux structures physiques. Plus la variabilité inter-annuelle dans l'activité des structures physiques associées à la ponte et la phase larvaire était importante, plus la taille des populations était petite. Sinclair (1988) suggérait que l'abondance maximum d'une population dépendait de la taille et productivité des structures physiques associées à la rétention larvaire. Notre étude indiquerait que le niveau moyen dépendrait de la variabilité inter-annuelle.

3.1.3 Impact de changements environnementaux

La production biologique sur les habitats (pélagiques) est dépendante des structures océanographiques, de l'énergie que ces structures contiennent et dissipent (Mann et Lazier, 1996). Les dérives larvaires et les migrations sont aussi dépendantes de la physique, des champs de courants (Harden Jones, 1968). Ainsi, l'hydro-climat détermine fortement l'organisation spatiale des cycles de vie et donc ses variations. Comme chaque stade de vie nécessite des conditions particulières (habitats), nous avons retenu deux critères pour caractériser les variations dans la structure d'un cycle de vie: disponibilité des habitats et connectivité entre eux. L'organisation de la structuration spatiale peut varier à cause de l'un de ces critères sous l'effet du changement climatique. Les changements possibles ont été schématisés sur le triangle de migration de Harden-Jones (1968) (Fig. 3.1 : Petitgas, Rijnsdorp et al., 2010) et discutés pour différentes populations et espèces dans les eaux du Nord-Est Atlantique (anchois du golfe de Gascogne, morue, hareng et plie de la Mer du Nord). Le réajustement de la connectivité lorsque les habitats varient en qualité et géographiquement, reste une question ouverte, une incertitude majeure, pour prédire les modifications des cycles de vie dans un environnement changeant.

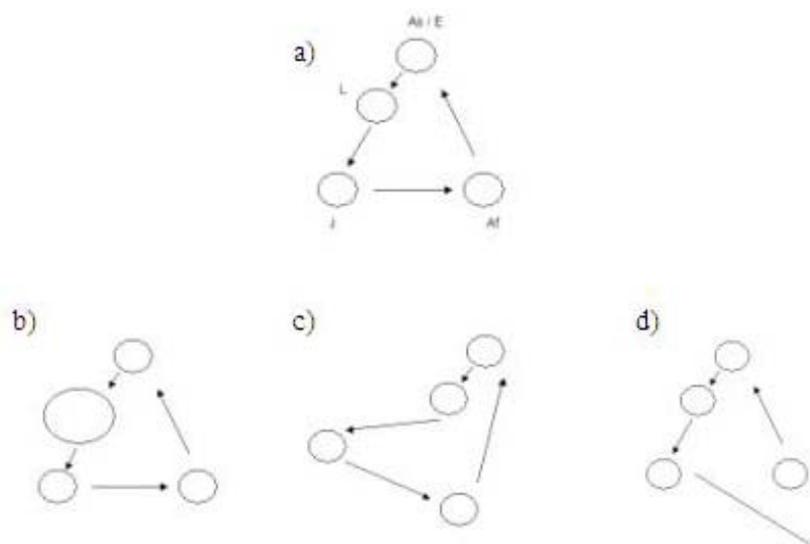


Fig. 3.1: a) schéma d'un cycle de vie (triangle de migration) et différents impacts possibles du changement climatique sur b) la disponibilité d'un habitat, c) la modification du lieu géographique d'un habitat ou d) la rupture de connexion entre habitats. Af: feeding adults; As/E: spawning adults and eggs; L: larvae; J: juveniles. La taille des cercles représente le critère favorable de l'habitat et les flèches, la connectivité. (d'après Petitgas, Rijnsdorp et al., 2010: Reclaim deliverable D52, www.climateandfish.eu).

3.1.4 Une population, différents cycles de vie

Il est utile de distinguer le concept de cycle de vie de celui de population. Pour Sinclair (1988), une population correspond à un cycle de vie: tous les individus suivent le même cycle (members) et ceux qui ne le font pas (vagrants) sont perdus pour la population. En fait, les poissons anadromes montrent le phénomène de migration partielle (Jonsson and Jonsson, 1993). Dans une même population coexistent des formes migrantes et résidentes aux métabolismes différents. Chez les migrants, la croissance est plus rapide, la taille maximale plus importante, la reproduction plus tardive. La détermination du phénotype de l'individu dépend des conditions environnementales qui influencent sa trajectoire de croissance très tôt

dans sa vie, par le biais d'un mécanisme de seuils de développement, génétiquement contrôlé. Une population est ainsi constituée de plusieurs contingents (Secor, 1999) qui chacun réalise un cycle de vie particulier (résident, ou migratoire) mais qui se mélange avec les autres pour la reproduction. Un parallèle peut être fait entre la migration partielle chez les poissons anadromes et les formes résidentes côtières et migratoires marines dans les grands stocks de poissons marins (Petitgas, Secor et al., 2010). L'existence d'une diversité de cycles de vie inter-connectés par des échanges aux stades larvaire, juvénile ou adulte, a conduit à reconnaître les stocks de poissons marins comme étant des méta-populations (McQuinn, 1997; Smedbol and Wroblewski, 2002; Kritzer and Sale, 2004). Harden Jones (1968) envisageait le comportement migratoire comme une adaptation à l'augmentation d'abondance puisqu'il permet d'occuper un grand nombre d'habitats. De fait, les contingents résidents assureraient la stabilité du stock alors que ceux migratoires lui conféreraient sa productivité (Secor et al., 2009).

3.1.5 Pérennité des cycles de vie, comportement des poissons

La pérennité et les variations dans l'organisation spatiale des cycles de vie ne s'expliquent que partiellement par les conditions environnementales. Le comportement joue un rôle clé, en particulier pour la mémoire des routes de migration. Un certain nombre d'observations sur le hareng (McQuinn, 1997; Corten, 2002), la morue (Rose, 1993) mais aussi des manipulations de bancs en expériences contrôlées (Dodson, 1988) suggèrent que les routes de migrations sont apprises et mémorisées par les poissons, les recrues apprenant les comportements adéquats en copiant les individus plus vieux ayant déjà effectués la migration. Il en résulterait à l'échelle de la population une mémoire ou tradition transmise de génération en génération. Les variations dans les habitats d'hivernage du hareng norvégien fournissent un élément supplémentaire en faveur de l'hypothèse d'entraînement et d'apprentissage. Huse et al. (2002) observe que les changements d'habitats ont lieu lors de forts recrutement et suggère que le ratio entre recrues naïves et adultes expérimentés (dominance numérique) peut se traduire par des innovations dans la colonisation d'habitats. Ces innovations peuvent initier un nouveau cycle, si les générations suivantes sont entraînées dans cette nouvelle tradition.

Nous avons cherché à tester cette hypothèse d'entraînement de façon plus systématique à partir d'observations sur différentes populations dans des systèmes différents (ICES, 2007b : hareng du Nord-Ouest atlantique et de Norvège, hareng et merlan de la Mer du Nord, sardine de Californie, thon germon Atlantique, bar rayé de la baie de Chesapeake, anchois d'Afrique du Sud et du golfe de Gascogne). Nous avons établi les conditions dans lesquelles l'entraînement est possible: itéroparité et générations multiples, recouvrement géographique et en taille des générations, comportement grégaire lors des migrations. Pour l'anchois du golfe de Gascogne, nous avons pu observer lors de campagnes dédiées, le moment d'incorporation des juvéniles au stock d'adultes et avons pu comparer le comportement des bancs de juvéniles indépendants des adultes et en interaction avec eux (Petitgas, Beillois et al., 2004). La modification du comportement en banc des juvéniles lors de la rencontre avec les adultes était en accord avec l'hypothèse d'entraînement. Les juvéniles qui restaient indépendants des adultes gardaient un comportement typique de juvéniles, formant des agrégations en sub-surface de jour comme de nuit. En revanche, les juvéniles mélangés aux adultes avaient un comportement typique d'adultes, formant des bancs proches du fond le jour et se dispersant en surface la nuit (Fig. 3.2: ICES, 2007b). Il est probable que la rencontre avec les adultes joue un rôle facilitant, permettant l'adoption rapide par les juvéniles d'un comportement adéquat.

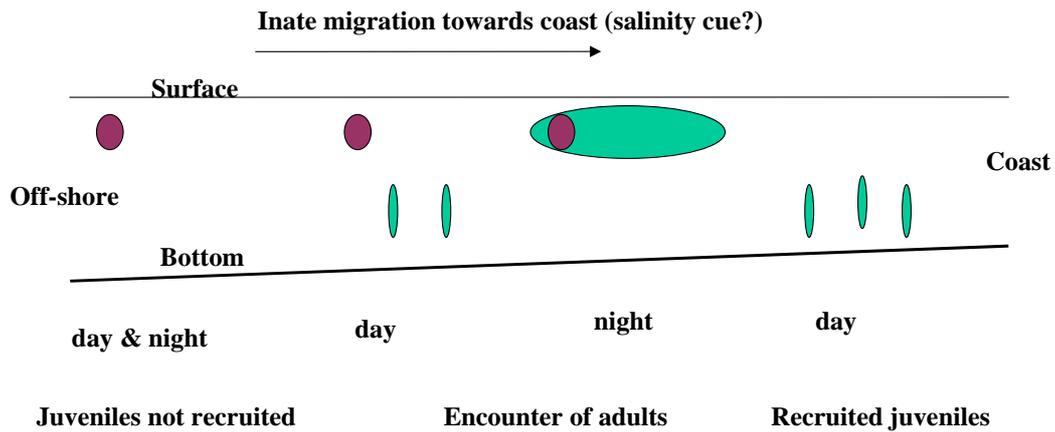


Fig. 3.2 : Schéma montrant comment les juvéniles d’anchois du golfe de Gascogne rencontrent les adultes lors de leur recrutement et comment ils modifient leur comportement. Il y aurait mélange la nuit en surface entre juvéniles « naïfs » et adultes « expérimentés ». A la pointe du jour lors de la reconstitution des bancs, les juvéniles seraient entraînés dans les bancs avec les adultes et adopteraient leur comportement. Violet : bancs de juvéniles indépendants des adultes; vert au fond: bancs de jour près du fond typiques des adultes; vert en surface: bancs désagrégés la nuit, typiques des adultes.

Les effondrements passés de stocks importants (sardine de Californie, hareng du Banc Georges, morue du Canada, hareng arcto-norvégien, hareng de la Mer du Nord) ont fourni des exemples historiques d’altération de la structure des cycles de vie et permis de mettre en lumière les mécanismes comportementaux expliquant la pérennité des cycles de vie lors de la re-colonisation d’habitats perdus (ICES, 2007b; Petitgas, Secor et al., 2010). Nous avons fait la synthèse entre l’hypothèse d’entraînement et la migration partielle pour expliquer la persistance de la diversité des contingents et des routes de migration. On propose de distinguer deux types de comportements, ceux basés sur la physiologie et le métabolisme (migrants vs. résidents) et ceux basés sur les capacités sensorielles et les interactions sociales (apprentissage et mémorisation). Les premiers sont des réponses phénotypiques qui créent la diversité des cycles de vie (contingents) à l’intérieur des populations. Les seconds sont des réponses sociales qui maintiennent pérennes la diversité des cycles de vie. Les stocks examinés avaient une structure en méta-population avec une composante migratoire au large et une autre, résidente côtière. La composante du large était la plus importante en nombre, occupant des habitats productifs, mais c’était celle qui était la plus touchée lors des effondrements. Lorsque, lors d’un effondrement, un stock perd son contingent de migrants et avec lui la capacité à occuper certains habitats, sa restauration dépend de la réapparition dans le contingent résident du phénotype migratoire. Le temps de restauration est en général supérieur à le décennie. Nous avons proposé un schéma combinant diversité phénotypique, interaction sociale et densité-dépendance pour expliquer ce phénomène (Fig.3.3 : Petitgas, Secor et al., 2010).

La combinaison entre la diversité phénotypique et le comportement social nous permet de comprendre comment peut s’instaurer une équilibre dynamique entre tradition et innovation dans les routes de migration et l’utilisation des habitats. Un tel équilibre est important pour la restauration des stocks après leur effondrement mais aussi dans la perspective du changement climatique. En effet, même si dans un environnement changeant des conditions favorables ouvrent de nouveaux habitats, un nouveau cycle de vie ne pourra s’y installer que si les

mécanismes internes à la population permettent de découvrir les routes de migrations et d'en assurer la pérennité.

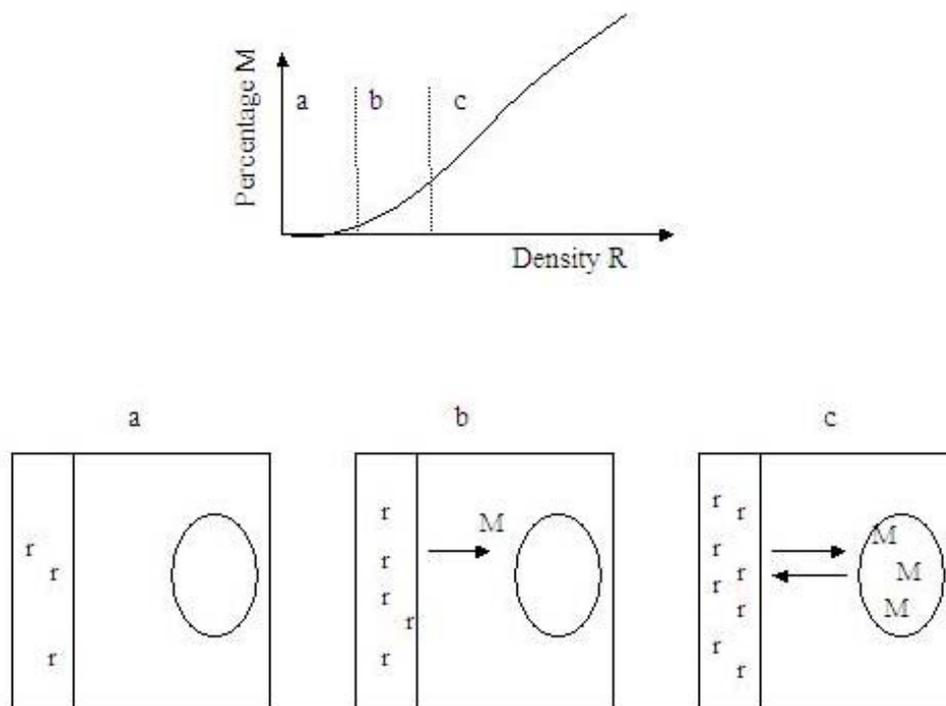


Fig. 3.3 : Mécanisme proposé pour la réapparition d'un contingent migratoire après son effondrement, à partir d'un contingent résident. Le mécanisme combine la migration partielle avec l'entraînement et la densité-dépendance. (a): situation d'effondrement où seul le contingent résident est présent et en faible abondance (habitat rectangulaire). (b): le recrutement augmente chez r et avec l'augmentation de la densité sur l'habitat, des phénotypes migrants M apparaissent. Cependant ces individus naïfs doivent faire face à une forte mortalité sur les habitats nouveaux (ovale), compromettant leur colonisation. (c): de forts recrutements chez r ont pour conséquence une augmentation de l'abondance de M en quantité suffisante pour survivre sur les habitats nouveaux (ovale). La migration vers les nouveaux habitats et un comportement efficace sur ceux-ci sont transmis aux générations suivantes par interactions sociales (apprentissage et mémorisation), établissant ainsi une nouvelle tradition dans l'utilisation des habitats et l'organisation du cycle de vie (flèches). (d'après Petitgas, Secor et al., 2010).

3.2 Habitats et aires marine protégées

Il est utile de distinguer la notion d'habitat de celle de distribution spatiale. Les habitats sont des lieux géographiques où les conditions environnementales sont favorables en un certain sens pour les poissons. Bien que des habitats soient potentiellement favorables, ils peuvent rester inoccupés. Leur occupation dépend de la capacité interne d'une population à les coloniser et maintenir des routes de migrations fermant le cycle de vie (section 3.1). L'ensemble des habitats dits réalisés (effectivement occupés) constitue une distribution spatiale. On qualifie les habitats avec une terminologie qui est fonction des attributs que l'on souhaite cartographier: potentiels, réalisés, favorables, essentiels, etc. Nous avons établi un lexique opératoire des attributs des habitats en y associant des méthodes permettant de les estimer (Table 3.2: ICES, 2008).

Table 3.2 : Terminologie opératoire des caractéristiques des habitats avec définitions et méthodes d'estimation. (d'après ICES, 2008).

| Terminology | Definition | Estimation Method |
|--|--|--|
| Potential habitat | Necessary conditions (physiology) | GAM applied to 0/1 data Physiological tolerance Quantile regression |
| Preferred habitat (positive prevalence) | Necessary conditions for high concentrations | Quotient plots Cumulative distribution function GAM (0/1 data) * GAM (pres. only data) |
| Realised habitat | Part of the potential effectively occupied | Empirical Orthogonal Functions (EOF) |
| Suitable habitat | Conditions supporting a biological function (e.g., growth, spawning) | Individual-based bioenergetic model |
| Essential habitat | Key area for population viability | Spatialised matrix population model |

3.2.1 Habitats essentiels

Dans une perspective de conservation à long-terme des populations, protéger des habitats particuliers est souvent envisagé (Armstrong and Falk-Pedersen, 2008) pour préserver certaines caractéristiques du milieu lui assurant sa productivité ou préserver certains stades ou fonctions biologiques liés aux traits vitaux (croissance des juvéniles, ponte des adultes). Quels habitats préserver, sachant qu'on ne peut les préserver tous? On qualifie d'essentiels les habitats qui sont déterminants pour la viabilité de la population. Pour définir si un habitat a un effet déterminant sur la dynamique démographique, nous avons utilisé l'analyse d'élasticité des modèles matriciels de population (Caswell, 2001). Grâce à leur caractère discret, les modèles matriciels (structurés en âge) se prêtent bien à une formulation tenant compte d'une stratification spatiale: chaque élément de la matrice de transition correspondent alors à un trait de vie pour un âge et une zone ou à un mouvement entre deux zones. Ce formalisme multi-sites permet ainsi d'intégrer la structure en âge, la répartition géographique des traits de vie et les mouvements entre zones. L'étude d'élasticité permet de quantifier (au premier ordre) l'effet de chaque élément de la matrice de transition sur le paramètre de croissance de la population à long-terme (première valeur propre). On peut ainsi quantifier quel paramètre dans quelle zone est important pour la croissance de la population (toute chose égale par ailleurs). Une application à l'anchois du golfe de Gascogne, menée par S. Vaz lors de son postdoc, a reçu le prix du meilleur exposé à la conférence annuelle du CIEM lors du centenaire en 2002 (Vaz and Petitgas, 2002). Cette approche a été suivie par Mantouzi et al. (2007) sur l'anchois de la Mer Egée. A partir de la série des campagnes acoustiques, une stratification géographique indépendante du temps a été réalisée par classification des paramètres biologiques (âge, poids, taille). On a estimé une situation moyenne: répartition géographique moyenne, mouvements apparents moyens entre zones d'une année à l'autre et traits de vie (mortalité, fécondité) moyen entre classes d'âge et indépendants des zones. Le lien entre géographie, biométrie et démographie se marquait par la répartition des âges (donc des poids) et par la connectivité (mouvements apparents) entre zones d'une année à l'autre. La matrice de transition estimée comprenait 5 zones et 4 classes d'ages (Fig. 3.4). L'analyse d'élasticité par rapport à la première valeur propre montrait que la croissance de la population dépendait avant tout du paramètre de fertilité (fécondité x survie des jeunes stades) de l'âge-1

dans la boîte située devant l'embouchure de la Gironde (boîte D). Cette zone a donc été reconnue comme un habitat essentiel. Dans la perspective de protéger cette zone, l'habitat des ages-1 devant la Gironde a été délimitée de façon précise à partir d'une carte de la longueur des anchois établie avec un modèle géostatistique multi-années tenant compte de toutes les campagnes disponibles (section 1.6: Petitgas, Massé et al., 2003b).

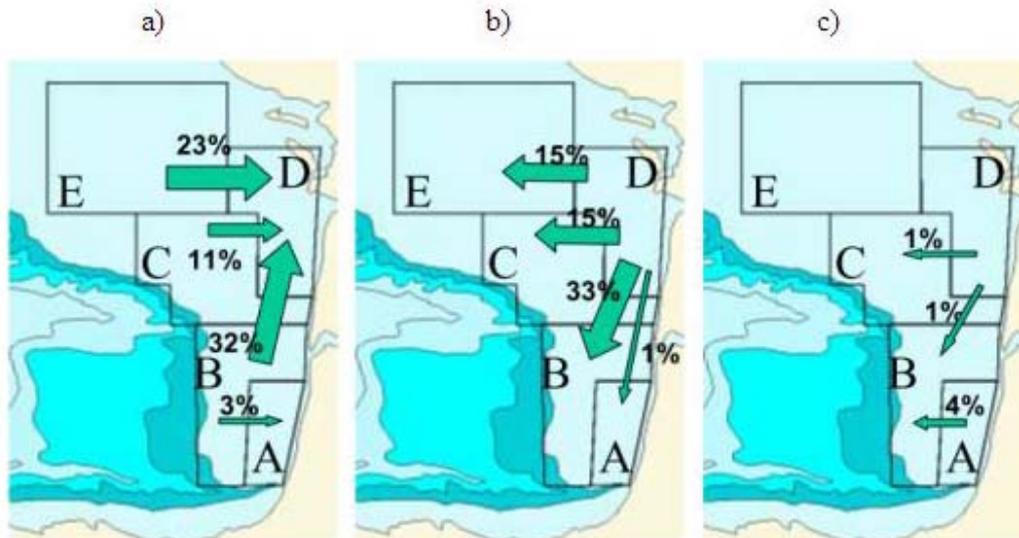


Fig. 3.4 : Modèle matriciel multi-sites et structuré en âge de l'anchois dans le golfe de Gascogne. Mouvements migratoires apparents entre zones en passant a) de l'âge 0 à l'âge 1, b) de l'âge 1 à 2 et c) de l'âge 2 à 3. La zone D est identifiée comme un habitat essentiel, la fertilité de l'âge 1 en D étant fortement liée à la croissance à long-terme de la population. (d'après Vaz and Petitgas, 2002).

L'étude précédente était menée sur une matrice de transition moyenne et donc s'intéressait à la dynamique à long-terme de la population. Mais des matrices de transition ont aussi été estimées chaque année, formant une suite de matrices. Une classification de ces matrices a été réalisée à partir de leurs valeurs propres. La fertilité des ages 2 et 3 dans les zones du plateau des Landes (zones A et B: Fig. 3.4) étaient liées à des dynamiques transitoires particulières (Petitgas and Vaz, 2005). Il pourrait être intéressant de relier chaque type de matrice à une situation environnementale et envisager l'histoire du stock comme une série de types de matrices, par exemple une chaîne de Markov (Caswell, 2001).

3.2.2 Test de mesures de gestion spatialisée.

L'approche précédente permettait d'identifier un habitat essentiel et donc une zone intéressante à protéger. Pour quantifier l'impact d'une fermeture de zone sur la population de poissons et l'activité de pêche, un modèle dynamique de pêcherie a été utilisé avec une approche par simulation-évaluation de scénarios de gestion tenant compte les incertitudes sur les paramètres (Pelletier and Mahévas, 2005). En effet, dans le contexte des avis pour la gestion, mesurer l'impact des incertitudes est nécessaire. Le modèle ISIS-Fish (integration of spatial information for simulation of fisheries: Mahévas and Pelletier, 2004) a été le modèle mis en oeuvre sur l'anchois du golfe de Gascogne (Thèse en cours de Sigrid Lehuta; Lehuta et al., 2010). C'est un modèle qui simule la dynamique spatiale d'une population de poissons et son interaction avec celle de l'activité de pêche, avec une résolution temporelle du mois et géographique, des carrés CIEM (0.5° de latitude x 1° de longitude). Différentes mesures de

gestion peuvent être simulées et évaluées relativement à des critères de performance définis à l'avance. L'interaction entre les sous-modèles 'population' et 'exploitation' est formulée par des équations de capture et de mortalité par pêche, qui supposent l'homogénéité spatiale dans la distribution des poissons et l'interaction poisson-pêcheur, sur les zones du modèle. Le modèle est calibré sur les totaux de captures par mois et par métier. La calibration permet d'estimer certains paramètres inconnus conditionnellement aux captures, aux paramètres connus et à la structure du modèle. Plusieurs étapes dans l'analyse sont considérées: la paramétrisation, l'analyse de sensibilité et l'analyse des scénarii de gestion. La paramétrisation permet une intégration cohérente des connaissances biologiques et de la pêche. Certains paramètres sont issus des campagnes ou de la littérature, d'autres inconnus, d'autres sont calibrés. Pour choisir les paramètres inconnus, des simulations sont effectuées avec des hypothèses alternatives: le meilleur ajustement aux données permet d'effectuer un choix. L'étude de sensibilité a pour objectif d'analyser le comportement du modèle et mettre en évidence les paramètres qui influencent le plus les résultats. A cause du grand nombre de paramètres, l'analyse de sensibilité est effectuée sur des groupes de paramètres aux influences similaires (partial least squares regression: Lehuta et al., 2010). L'évaluation des scénarios de gestion est réalisée en utilisant des simulations selon des plans d'expériences, pour quantifier l'incertitude des résultats conditionnellement à celle sur les paramètres les plus sensibles (analyse d'incertitude: Saltelli, 2004). Le modèle est donc exploré et utilisé avec une approche statistique.

Sur l'anchois du golfe de Gascogne (Léhuta et al., 2010), le sous-modèle décrivant la population adulte a été paramétré en utilisant les connaissances acquises lors des campagnes ou prises dans la littérature: cartes de proportion d'abondance par âge pour deux saisons (printemps, automne), courbe de croissance, mortalité décroissant en fonction de l'âge, âge à maturité, fécondité en fonction du poids, fenêtre temporelle de ponte en fonction de la taille et l'âge. Il s'agit d'une description moyenne de la population adulte, invariable d'une année à l'autre dans laquelle les traits de vie ne sont pas spatialisés. Pour la phase larvaire, les résultats d'un modèle biophysique de dérive et survie larvaire (section 3.3.1) ont servi à paramétrer la contribution de chaque zone de ponte au recrutement. Le sous-modèle décrivant l'exploitation (stratégies de pêches) a été paramétré en utilisant des déclarations d'activité de pêche et des données économiques pour les flotilles françaises et pour la flotille espagnole, des jugements d'expert. Le flux d'information pour l'intégration des sous-modèles sur la plateforme ISIS-Fish sont schématisés sur la Fig. 3.5. Dans les simulations, la distribution spatiale des poissons a un effet sur la stratégie de pêche et est dynamiquement ré-ajustée par la mortalité causée par la pêche, ainsi que par le recrutement annuel.

L'analyse de sensibilité indique que les contrôles de cette pêcherie seraient avant tout la mortalité sur les jeunes stades plutôt que la pêche dirigée sur les adultes. La mortalité des jeunes stades dépend de l'environnement (survie des larves) mais aussi de la pêcherie espagnole dirigée sur les juvéniles (païta). Différents scénarios de gestion ont été comparés (Lehuta et al., 2010b). Un scénario mixte conjuguant une limitation de l'effort de pêche et la fermeture des habitats de juvéniles, se dégage comme un peu meilleur (malgré une forte incertitude) que les mesures de gestions uniquement basées sur une limitation a-spatiale des captures (Lehuta et al., 2010b). La fermeture de zones n'est utile que lorsqu'elle est combinée avec une réduction de l'effort à cause des reports d'efforts entre zones: la distribution spatiale de la population, la contribution de chaque frayère au recrutement et la paramétrisation de la pêcherie de la païta sont alors des paramètres clés. Cette étude montre la difficulté d'assembler les connaissances spatialisées nécessaires au modèle (forte incertitude), la nécessité de les mettre en cohérence (paramétrisation) ainsi que l'importance de modéliser

dynamiquement des interactions multiples. Dans ce contexte, les outils de prévision des dérives et survies larvaires sont essentiels à développer.

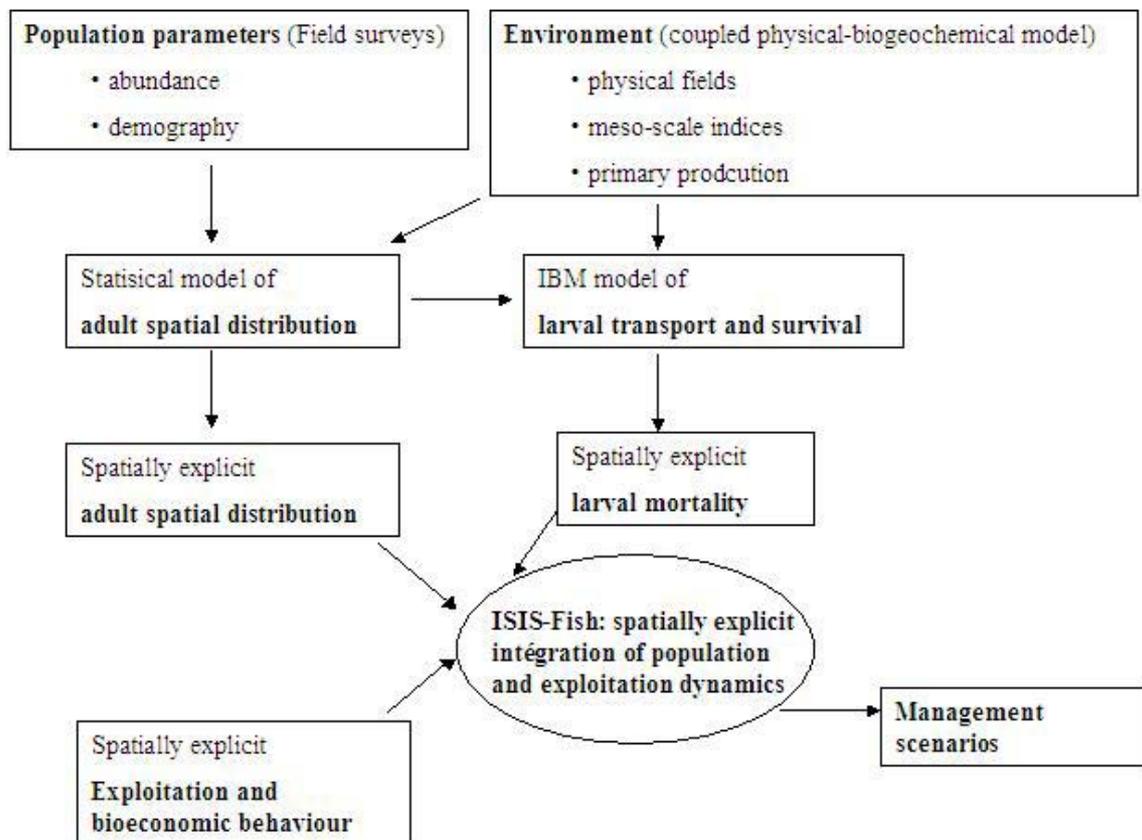


Figure 3.5: Flux d'information entre sous-modèles spatialement explicites qui sont intégrés sur la plateforme de simulation de pêche ISIS-Fish pour tester des scénarios de gestion spatialisée.

3.3 Survie et transport des larves, recrutement

A chaque stade de développement de l'individu, on peut attribuer une fonction biologique dominante dans le cycle de vie de la population (Fuiman, 2002). Pour les larves, il s'agit de la survie et de la dispersion. La survie des larves détermine l'abondance de la nouvelle classe d'âge issue de la reproduction (recrutement: Hjort, 1914). Elle a rôle démographique. La dispersion larvaire détermine la connectivité entre zones et contingents et joue un rôle majeur dans l'organisation spatiale du cycle de vie (migration dé-natante: Harden Jones, 1968). La dispersion a aussi un rôle dans l'évolution, en ensemençant le milieu de jeunes individus au delà des limites traditionnelles du cycle de vie. D'un point de vue pratique, connaître l'extension de la dispersion larvaire permet de délimiter les zones contenant les cycles de vie des stocks, qui sont les unités géographiques de gestion. La dispersion et la connectivité larvaires entre zones interviennent aussi pour définir des aires marine à protéger (Cowen et al., 2007). Enfin, survie et dispersion larvaires permettent d'estimer les contributions relatives des différentes frayères dans les modèles spatialisés de populations (Heath et al., 2008; Christensen et al., 2009; Lehuta et al., 2010).

Pour prédire le recrutement et les noyaux de dispersion larvaire, un problème méthodologique fondamental est de réussir à intégrer de nombreux mécanismes à travers une gamme étendue d'échelles de temps et d'espace (Pineda et al., 2007): de quelques mm (taille des larves) à des milliers de km (étendue du cycle de vie) et, de quelques minutes (turbulence) à plusieurs mois (saison de ponte). Cette intégration peut être réalisée avec des modèles biophysiques. D'une part, les modèles hydrodynamiques 3-d sont maintenant accessibles et opérationnels avec une résolution spatio-temporelle suffisante pour i) résoudre la circulation méso-échelle et le mélange horizontal, ii) résoudre les gradients verticaux de courants et la diffusivité et iii) tenir compte de forçages (vents, fleuves, marées) à grande et petite échelle temporelle (Werner et al., 2007). D'autre part, les modèles individu-centrés (IBM) permettent de faire le lien entre la diversité des individus et la population. Ils permettent de formuler la diversité des comportements individuels, simuler la diversité des trajectoires d'histoire de vie et les intégrer à l'échelle de la population (Grimm and Railsback, 2005). Le couplage de modèles hydrodynamiques avec des modules biologiques larvaires constitue donc aujourd'hui la plateforme numérique pour une telle intégration (Gallego et al., 2007; Miller, 2007; Werner et al., 2007; ICES, 2009b; Hinrichsen et al., in press). Ces modèles biophysiques larvaires sont des outils de compréhension (test d'hypothèses) mais aussi potentiellement de prévision. Ce sont des modèles IBM dans lesquels des particules dotées de comportements biologiques sont suivies dans des champs 3-d de courants. Les conditions initiales pour ces modèles sont constituées par les caractéristiques de la ponte des adultes: fenêtre spatio-temporelle de ponte (saison et habitats), quantité (fécondité) et qualité (viabilité) des œufs pondus. C'est dire que l'étude du recrutement doit être intégrée dans l'analyse de la dynamique spatialisée du cycle de vie (Houde, 2008). Sur l'anchois du golfe de Gascogne, j'ai coordonné au travers de deux thèses, le développement d'un IBM de dérive et survie larvaire d'une part (thèse de G. Allain, 2004) et d'autre part, celui d'un IBM adulte, bioénergétique, de la croissance et de la ponte (thèse de L. Pecquerie, 2007). Les résultats ont justifié l'ouverture d'un poste sur les interactions biologie-physique et l'intégration de la modélisation des jeunes stades de vie dans les modèles couplés physique-biogéochimique.

3.3.1 Développement d'un « IBM larvaire »

Un premier modèle a été développé en associant une approche déterministe pour les trajectoires de dérive à une approche statistique pour la croissance et la mortalité (Allain, 2004; Allain et al. 2007; Petitgas, 2003b). L'idée a été de réaliser un 'couplage' stochastique entre des trajectoires physiques (dérive) telles que simulées avec un modèle hydrodynamique et des histoires de vie (croissance) telles qu'estimées par la lecture des otolithes de larves et juvéniles échantillonnés à la mer. Le modèle larvaire individu centré (IBM larvaire) comprend 3 modules, pour la dérive, la croissance et la survie. Les trajectoires de dérive ont été déduites des champs de courants moyens entre 0-30m et le terme d'advection a seul été pris en compte. La couche 0-30m a été définie comme l'habitat vertical moyen des larves. Les migrations nyctémérales verticales sont contenues en général dans cette couche, entre la surface et la profondeur moyenne du bas de la pycnocline. Des campagnes larvaires ont été réalisées mensuellement en 1999 devant l'embouchure de la Gironde (campagnes PLAGIA) d'Avril à Août et répétées en 2008 (campagnes ECLAIR). Des campagnes acoustiques sur les juvéniles ont été réalisées en automne 1999, 2003 et 2005 et des échantillons de juvéniles ont aussi été fournis par les pêcheurs. Les otolithes des larves et juvéniles d'anchois ont été extraits et lus pour déterminer l'âge et le taux de croissance par périodes de 5 jours. A partir de la simulation de nombreuses dérives, on a sélectionné les trajectoires qui sont à la date d'échantillonnage les plus proches géographiquement des points d'échantillonnage et qui ont un âge correspondant à celui des organismes pêchés (larves ou juvéniles). Le taux de

croissance à 5 jour a été régressé sur les paramètres physiques le long des trajectoires, permettant de construire un modèle statistique de la croissance larvaire et juvénile (modèle log-linéaire dans lequel la variabilité résiduelle est log-normal). L'âge et la température au temps t étaient les deux paramètres les plus influant sur le taux croissance au temps t . D'autres indices comme la stratification verticale et d'abondance du micro-zooplancton, étaient aussi significatifs quoique expliquant peu la variabilité du taux de croissance. Les versions du modèle hydrodynamique évoluant, les trajectoires et valeurs des paramètres diffèrent un peu entre simulations effectuées avec des versions différentes du modèle. Par précaution, on a pris le modèle de régression pour la croissance le plus robuste a priori à ces changements, celui avec les deux co-variables les plus significatives, âge et température. Grâce à la procédure de sélection des trajectoires, on a pu reconstituer la connectivité spatio-temporelle entre les larves échantillonnées au début de l'été (10-30 jours) et les juvéniles pêchés au début de l'automne (50-120 jours). Ce travail a montré que les juvéniles correspondaient aux larves dont les croissances étaient les plus rapides (Allain et al., 2003). Un seuil de croissance minimum a pu être estimé qui varie avec l'âge, en dessous duquel on a considéré que les larves mouraient: c'est le taux de croissance le plus bas observé chez les juvéniles durant leur période larvaire. Le taux de survie a été défini comme une probabilité dépendant du taux de croissance. A chaque pas de temps le long d'une trajectoire, le taux de croissance moyen est estimé à partir des valeurs des co-variables sur la trajectoire (âge et température). Connaissant la distribution statistique de la variabilité résiduelle autour du taux de croissance moyen, la probabilité que le taux soit supérieur au seuil léthal est alors calculé: c'est la probabilité de survie instantanée. La survie cumulée le long de chaque trajectoire peut être estimée par le produit des probabilités instantanées, en considérant que la survie est indépendante entre deux pas de temps successifs. Ce modèle simple a permis de simuler des patrons de distribution des survies larvaires et d'estimer les zones et périodes de pontes utiles au recrutement (Allain et al., 2007b; Lehuta et al., 2010). L'avantage de cette première approche est que le modèle reste simple et est directement calibré sur des données que l'on peut récolter régulièrement à la mer. Il est dépendant d'un échantillonnage de surveillance. Son désavantage est qu'il contient peu de mécanismes et que le peu d'années échantillonnées ne permet pas de savoir si le modèle est relatif à une situation moyenne ou au contraire, à une situation particulière. En particulier, les patrons spatiaux des survies dans le modèle de Allain et al. (2007) étaient dépendant d'échantillons pris en 1999 sur le plateau dont les croissances étaient fortes donc les survies. La détermination de la survie par la croissance uniquement a été critiquée par Irigoien et al. (2007) qui considère la prédation des larves comme déterminante et étaye l'hypothèse que les zones du plateau à forte croissance sont aussi des zones à prédation importante. Il est prévu d'incorporer plus de mécanismes dans le modèle (connexions trophiques, bioénergétique de la croissance), comme planifié dans le nouveau projet européen REPRODUCE. Mais, la première étape a été de paramétrer avec précision les dérivées car elles déterminent les conditions de survie.

3.3.2 Etude des noyaux de dispersion larvaire

Il est utile de distinguer les significations des termes de dérive, dispersion et connectivité et de leur donner des définitions opératoires (Pineda et al., 2007). Le transport (dérive) des larves résulte du transport physique par advection et diffusion turbulente et du comportement natatoire des larves. La dispersion désigne l'ensemble des mécanismes incluant la ponte, le transport et la survie jusqu'à un stade défini, par exemple le stade juvénile. La connectivité résulte de la dispersion et représente l'échange entre populations d'individus capables de se reproduire, celles-ci formant alors une méta-population. Pour l'anchois du golfe de Gascogne, la dispersion larvaire a été étudiée (Huret et al., in press). Les noyaux de dispersion à partir de

différentes frayères ont été simulés avec un rejeu réaliste (hindcast) sur 10 ans (1996-2007) de particules Lagrangiennes dans les champs 3-d de courants et de température. La sensibilité du modèle biophysique à différentes hypothèses relatives à la diffusion turbulente, la ponte, le comportement des larves a été explorée avec des plans d'expériences et des outils statistiques (MANOVA, méthode factorielle multi-tableaux: Escoffier and Pages, 1994). D'abord, il a fallu caractériser la dispersion. Le noyau de dispersion est une surface de probabilité de particules évoluant dans le temps à partir d'une source de lâchers. Des indices avaient été proposés pour décrire le déplacement et l'extension géographique des noyaux de dispersion (Edwards et al., 2007). Nous avons étendu et complété cette caractérisation en utilisant des indices géostatistique d'agrégation et d'occupation spatiale (Woillez et al., 2009b: section: 2.1). La sensibilité du transport a été étudié par rapport à l'ajout d'un terme de diffusion turbulente sur la verticale (marche aléatoire intra-maille) et d'une migration nycthémerale verticale des larves. La sensibilité de la dispersion a été envisagée par rapport aux dates de ponte, à la position géographique des frayères et à la durée de la vie larvaire (qui dépend de la température). L'étude montre que les différents facteurs ont des effets variés à différentes échelles. La date et le lieu de ponte (stratégie des adultes) conditionnent au cours de la saison l'orientation du transport, les distances parcourues et l'anisotropie des ellipses de dispersion (Fig. 3.6) Les fenêtres spatio-temporelles de ponte sont donc déterminantes pour la connectivité entre zones: au Nord du golfe de Gascogne, entre le Sud-Bretagne et la Manche d'une part et vers l'Ouest d'autre part, entre la Gironde et la côte espagnole. Une connectivité similaire entre Loire et Manche a aussi été identifiée pour les larves planctoniques d'invertébrés benthiques (Ayata et al., soumis). La durée de vie larvaire et la diffusion turbulente augmente l'inertie et l'extension géographique de la dispersion à une échelle de l'ordre de la centaine de km. En revanche, la migration nycthémerale réduit la dispersion en augmentant l'agrégation à une échelle de l'ordre de la dizaine de km. L'augmentation de l'agrégation au cours de la vie larvaire vers 20-25 jours a été observée in situ sur des données de campagnes (Cotano et al., 2008): l'effet de migrations nycthémerales synchrones pourrait en fournir une explication. Il est possible qu'à terme cet effet favorise la formation de bancs tels qu'observés au stade larvaire par Hunter and Coyne (1982).

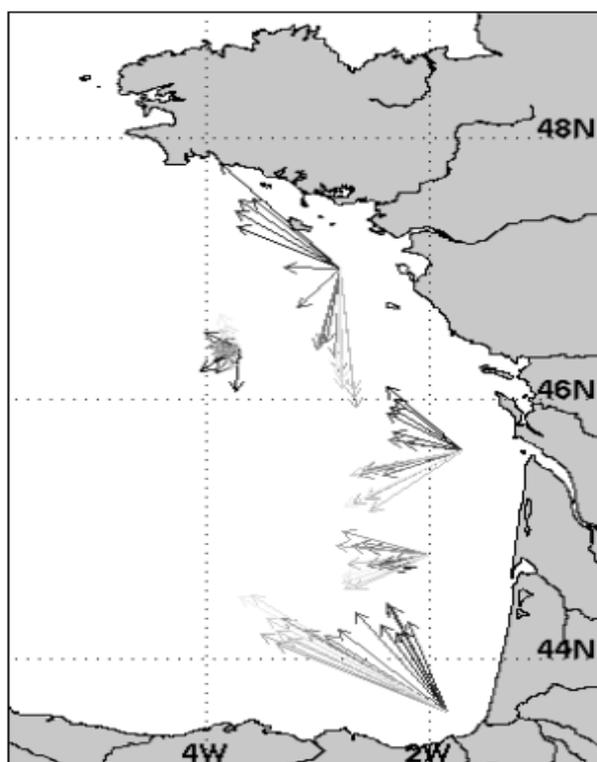


Fig. 3.6 : Direction moyenne des dérives larvaires en fonction des dates de ponte pour 5 frayères. Les têtes des flèches représentent la position moyenne du centre de gravité (CG) des noyaux de dispersion après 50 jours de dérive. La couleurs des flèches s'éclaircit du noir au gris clair plus les dates de ponte progressent dans la saison. On note une tendance au renversement des dérives, d'abord orientées vers le N en début de saison puis orientées vers le S et l'W en fin de saison.

En complément de ce travail numérique, des campagnes larvaires ont été mises en œuvre (campagnes ECLAIR, 2008) avec comme objectif final la paramétrisation du comportement larvaire dans le modèle de transport. L'utilisation d'un filet ouvrant-fermant a permis d'échantillonner la distribution verticale des larves et ses variations en fonction du cycle nycthéral, de l'âge des larves, des structures hydrologiques. De plus, des bouées dérivantes en sub-surface (15m) dont les trajectoires de dérive sont suivies par satellite, ont été lâchées d'Avril à Août pour valider la circulation, les conditions d'advection des larves. L'analyse préliminaire de ces travaux montre l'acquisition rapide des migrations nycthérales au cours de la vie larvaire. Aussi, le basculement de l'orientation des dérives au cours de la saison du Nord vers le Sud semble être validé.

3.3.3 Conditions initiales: modélisation bioénergétique de la ponte

Les trajectoires de dérives des larves et donc les conditions environnementales qu'elles rencontrent, dépendent pour partie de l'organisation spatiale et temporelle de la ponte. A l'échelle de la population, les fenêtres temporelles de ponte dépendent de la structure en âge et en taille et des conditions physiologiques des individus (Scott et al., 2006, pour la morue; Millán, 1999, pour l'anchois). L'anchois est un poisson à fécondité indéterminée et ponte fractionnée (Hunter and Leong, 1981; Motos, 1996): les ovogonies sont produites sans arrêt dans l'ovaire pendant la saison de ponte (au contraire des poissons à fécondité déterminée comme la morue, où un nombre déterminé d'ovogonies est constitué avant la ponte) et chaque individu pond par lots successifs (une nuit sur 4 ou 5) pendant la saison. Le déclencheur de la

ponte est en général un paramètre environnemental (température: Motos, 1996). Par contre, la fin de la ponte est moins facile à déterminer. Elle dépend des conditions environnementales et des réserves accumulées dans les individus, qui sont le résultat de la nutrition non seulement pendant la saison de ponte mais aussi avant celle-ci (Hunter and Leong, 1981). Ainsi, le début et la durée de la ponte sont potentiellement variables, en fonction des conditions environnementales courantes et passées, vécues par les individus.

Un modèle individu-centré et bioénergétique de la croissance et de la reproduction a donc été développé pour l'anchois du golfe de Gascogne (Pecquerie et al., 2009) afin d'explorer l'impact des conditions environnementales sur les fenêtres de ponte. Le modèle développé est une application de la théorie DEB (Dynamic Energy Budgets: Kooijman, 2000). Ce choix méthodologique est fondé sur la généralité et la simplicité de l'approche donc la possibilité d'une mise en œuvre réaliste, au vu du peu de connaissances physiologiques disponibles sur l'anchois. Le modèle DEB standard (Kooijman, 2000) décrit comment un organisme assimile et utilise de l'énergie pour sa maintenance, sa croissance et sa reproduction, en fonction de son état de réserves et de l'environnement (nourriture et température). Le modèle standard a été utilisé sans modification. Par contre, Le compartiment relatif à la reproduction a été spécifié de façon particulière pour rendre compte du fractionnement de la ponte et du caractère indéterminé de la fécondité (Fig. 3.7).

Les paramètres du modèle ont été optimisés pour reproduire la courbe de croissance moyenne et la production d'œufs par lot (batch fecundity), établies avec les données des campagnes. Pour ce faire, les cycles annuels moyens sur le plateau du golfe de Gascogne de la température et de la production primaire ont été utilisés. La température agit sur les flux et les taux métaboliques. La production primaire a été utilisée comme proxy de la nourriture. Température et production primaire ont été fournies par des rejeux (hindcast) du modèle couplé physique-biogéochimique de l'Ifremer pour le golfe de Gascogne (ECOMARS3D: Huret et al., 2009).

Les simulations menées selon un plan d'expériences montrent que des conditions différentes pendant l'automne et l'hiver précédents la ponte peuvent écourter la durée de la ponte d'environ 50 jours, soit environ 1/4 de sa durée moyenne. L'utilisation des réserves pour la maintenance durant l'hiver en est la raison principale (Pecquerie et al., 2009).

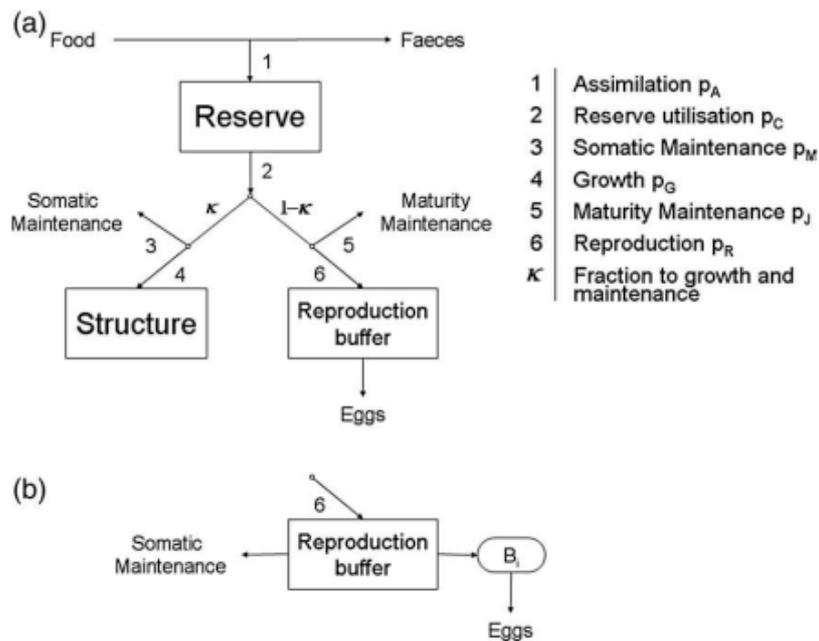


Fig. 3.7: a) Flux d'énergie à travers un organisme adulte selon la théorie DEB standard. Trois variables définissent l'état de l'individu: le volume structural V (cm^3), l'énergie de réserve E (J) et l'énergie de reproduction E_R (J). E est constamment utilisée pour la croissance, la reproduction et la maintenance et reconstituée grâce à l'assimilation. L'assimilation est proportionnelle à la surface de l'individu et la maintenance à son volume. b) Règle spécifique à l'anchois pour le compartiment reproducteur: l'énergie E_R est allouée à des lots d'œufs (B_i : $i^{\text{ème}}$ batch) successivement pendant la saison de ponte mais E_R peut être ré-allouée à la maintenance somatique dès que E devient insuffisante pour supporter celle-ci. (d'après Pecquerie et al., 2009).

Du point de vue spatial, on a exploré les interactions entre physiologie et distribution en identifiant les habitats physiologiquement défavorables aux individus (unsuitability: Table 3.2). L'habitat est défini comme défavorable quand l'énergie du compartiment de reproduction doit être ré-allouée à la maintenance somatique. Cette situation se produit quand la production primaire n'est pas suffisante au regard des températures élevées qui induisent des coûts de maintenance élevés. La maintenance étant fonction du volume, la limitation thermique augmente donc rapidement avec la taille des poissons pour une même quantité de nourriture. Ce mécanisme pourrait expliquer la migration du Sud vers le Nord Gascogne observée chez les plus gros anchois en été (Pecquerie, 2007). Des abaques de conditions favorables et défavorables ont été établies, permettant de cartographier les habitats défavorables dans des simulations de scénarios climatiques pour le golfe de Gascogne et la Mer du Nord (Struski et al., 2009): une augmentation des températures en hiver ouvrirait de nouveaux habitats alors qu'en été, l'effet était contraire. Ces travaux avec le modèle DEB sont une première étape vers l'objectif de relier spatialement et physiologiquement un modèle de cycle de vie d'une population de poisson à un modèle 3-d d'environnement. Le modèle bioénergétique est utilisé pour intégrer l'environnement selon les lois de la physiologie et ainsi construire un indice fonctionnel qualifiant les habitats relativement à une fonction biologique.

Toutefois, le réalisme du modèle DEB développé doit encore être amélioré. En particulier, une même paramétrisation de la nourriture et de l'assimilation est utilisée pour toutes les classes de tailles. Ceci désavantage les grands individus qui pour une même assimilation que les petits ont des coûts de maintenance supérieurs. En complément à la modélisation

effectuée, des échantillons ont été prélevés pour décrire le cycle annuel de l'énergie densité des anchois et à terme, faire évoluer ce modèle DEB (Dubreuil and Petitgas, 2009). On a aussi mis en place une étude des régimes alimentaires. De plus, une re-formulation du compartiment zooplancton dans le modèle bio-géochimique du golfe de Gascogne a été prévu (postdoc).

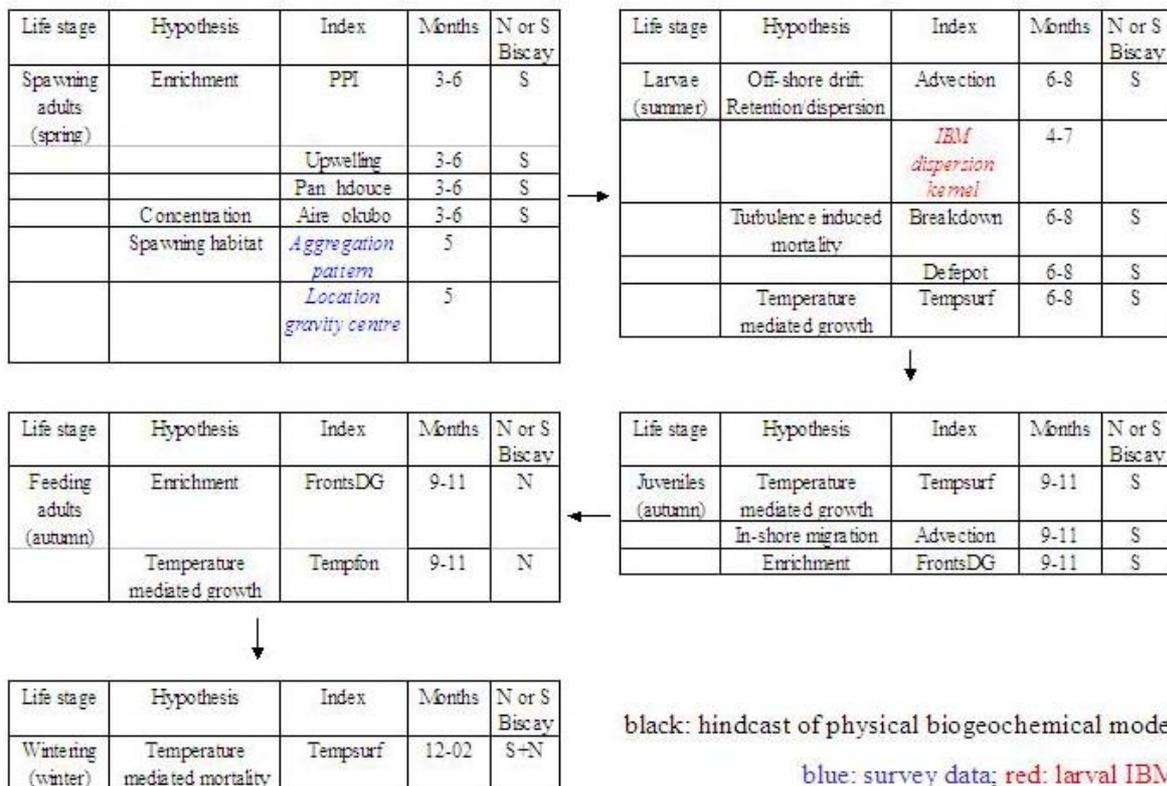
3.3.4 Corrélation du recrutement à des variables explicatives: une approche de surveillance

Comme tout dépend de tout, un mécanisme laissé de côté par soucis de simplification peut, à un moment ou un autre, devenir essentiel. C'est pourquoi, la recherche de corrélations entre une série de recrutement et un grand nombre de variables explicatives fait partie de l'arsenal des outils utiles à la compréhension des multiples contrôles du recrutement et complémentaire de la modélisation. Mais les séries de recrutement sont en général courtes et fortement bruitées, une situation propice à l'identification de fausses corrélations (Walters and Collie, 1988). Pour limiter le danger de fausses corrélations, Tyler (1992) a proposé de ne tester que les co-variables qui correspondent à une hypothèse de mécanisme sous-jacent. D'autre part, comme les contrôles sur le recrutement sont multiples et que la hiérarchie des facteurs de contrôle peut varier d'une année à l'autre, on doit s'attendre à ce que la validité des corrélations identifiées soit limitée dans le temps (Myers, 1998). Dans ce contexte multi-critères, Planque and Buffaz (2008) ont proposé d'utiliser la régression quantile plutôt que la régression simple pour identifier les facteurs limitant le recrutement. Cette représentation multi-critères et variable des contrôles du recrutement est adaptée au golfe de Gascogne qui est constitué d'une mosaïque de structures océanographiques, plus ou moins actives en fonction des conditions climatiques (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996; Puillat et al., 2003). Si aucune n'a un effet réellement dominant, l'effet de l'une peut être contrarié par l'effet d'une autre. Pour expliquer le recrutement de l'anchois, des corrélations particulières ont été identifiées (upwelling au printemps: Borja et al., 1998; upwelling au printemps et rupture de stratification en été: Allain et al., 2001) mais depuis 2003, les corrélations anciennes ont cessé. Nous avons donc récemment commencé à construire un système de surveillance des facteurs limitant le recrutement de l'anchois, en considérant l'ensemble du cycle de vie.

Pour ce faire, nous avons listé des hypothèses de contrôle potentiel du recrutement relatives à l'environnement, la ponte et la dérive larvaire. A chaque hypothèse, nous avons associé un indice qui est donc un indicateur (Table 3.3). Pour calculer les indicateurs de contrôle environnemental, nous avons utilisé le rejeu à long-terme (1971-2007) du modèle couplé physique-biogéochimique de l'Ifremer pour le golfe de Gascogne (ECOMARS3D: Huret et al., 2009). En plus des variables du modèle (ex: température, production primaire), des indices ont été définis pour caractériser des structures hydrologiques (panache de fleuve, fronts, tourbillons, stratification) et les conditions de courants (advection en dehors du plateau). Ce rejeu et les indices hydrologiques dérivés constituent une base de données de variables d'environnement. Les contrôles environnementaux retenus sont relatifs à la l'enrichissement, la production, la rétention (triade: Bakun, 1996), à la turbulence dans la colonne d'eau (Lasker, 1981). A ces hypothèses classiques, nous avons ajouté la température comme facteur contrôlant la mortalité et la croissance et d'autre part, l'advection en dehors du plateau, vers la zone océanique. Les indicateurs hydrologiques de ces contrôles environnementaux ont été moyennés sur des fenêtres spatio-temporelles correspondant aux différents stades du cycle de vie de l'anchois. Au indicateurs hydrologiques, nous avons ajouté un indice synthétique des caractéristiques des noyaux de dispersion larvaire. Il est obtenu en appliquant une Analyse en composantes principales sur les indices spatiaux caractérisant les noyaux de dispersion

larvaire (section 3.3.2 : Huret et al., accepté). Enfin, concernant la ponte des adultes, nous avons retenu les indices spatiaux d'agrégation calculés sur les données de campagnes des adultes en ponte (Woillez et al., 2009b). Des régressions quantiles sont ajustées pour chacun des indices. Plusieurs indices limitant le recrutement ont ainsi été identifiés: upwelling au printemps, advection en dehors du plateau en été, fronts en automne, dispersion larvaire, agrégation des adultes en ponte au printemps. Les contrôles identifiés correspondent à la ponte et au stade larvaire, indiquant que ces stades sont, plus que les autres, des périodes critiques pour le recrutement. Un tableau de bord dans lequel les facteurs limitant sont répertoriés années après années pourrait être utile ainsi que l'application des procédures à d'autres espèces.

Table 3.3: Indicateurs des contrôles multiples potentiels du recrutement de l'anchois dans le golfe de Gascogne, tout au long de son cycle de vie. Noir: Indicateurs d'environnement calculés pour différents stades de vie, à partir d'un rejeu du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique ECOMARS3D. Rouge: Indicateurs de dispersion larvaire calculés à partir de simulations d'un IBM larvaire couplé au modèle hydrodynamique. Bleu: Indicateurs de distribution des adultes en ponte calculés à partir de données de campagnes.



Perspectives

L'espace géographique constitue la scène du théâtre des relations écologiques. Un individu ne peut interagir avec le milieu que dans un certain voisinage autour de lui, qu'il modifie en se déplaçant. Il est donc logique d'envisager l'évolution des populations avec leurs caractéristiques spatiales. L'organisation spatiale est à la fois une conséquence et une cause: elle est issue d'interactions et elle rend possible d'autres interactions. Dans notre travail, les poissons ont été envisagés comme contraints par leur environnement et non en interaction avec lui. En particulier, nous n'avons pas abordé de façon explicite les effets de l'agrégation sur les interactions trophiques ou, sujet connexe, sur la capturabilité aux engins de pêche. Partant de questions d'évaluation qui ont nécessité la modélisation des distributions spatiales (section 1), le déterminisme écologique de ces distributions a ensuite été abordé (section 2) puis on a envisagé les conséquences de l'organisation spatiale sur la dynamique démographique des populations (section 3). On a travaillé avec une approche qui intégrait l'acquisition de données à la mer, la caractérisation statistique et la modélisation.

Celui qui travaille sur les populations a besoin de recourir aux statistiques et plans d'échantillonnage pour accéder expérimentalement à son objet d'étude. Nous avons donc utilisé la géostatistique pour dévoiler les caractéristiques des distributions spatiales, leurs échelles structurales et estimer des indices d'abondance avec leur précision. Nous avons contribué à élargir l'utilisation des campagnes à la mer, de l'estimation d'un indice d'abondance à la surveillance de l'état des populations avec une liste d'indicateurs, dont des indicateurs spatiaux. Nous avons combiné des approches statistiques et des modèles déterministes pour appréhender une diversité de questions relatives aux échelles structurales, aux mouvements, à la qualité des habitats, au recrutement, la gestion spatialisée. Pour caractériser l'environnement à des échelles difficilement accessibles expérimentalement mais déterminantes en biologie, nous avons utilisé les sorties de modèles couplés physique-biogéochimiques. Nous avons utilisé des outils statistiques de décomposition de la variabilité spatio-temporelle pour relier l'environnement simulé aux distributions spatiales observées. Pour travailler sur les mouvements et en particulier la dispersion larvaire, nous avons utilisé un modèle biophysique Lagrangien. Pour intégrer l'environnement selon les lois de la physiologie et quantifier les aspects fonctionnels des habitats, nous avons utilisé un modèle bioénergétique. Enfin, pour évaluer des scénarios de gestion spatialisée, nous avons utilisé une plateforme de modélisation, intégrant différents modèles. Les outils et approches développés sont aussi utiles pour travailler sur l'évaluation des écosystèmes ou l'impact du changement climatique sur les populations.

A chaque question abordée, on a cherché à utiliser une méthode appropriée. Différentes échelles structurales ont été mises en évidence, correspondant à des caractéristiques de l'environnement physique ou du comportement des poissons. La Table 4.1 résume les questions abordées et les méthodes utilisées en fonction des échelles de travail. L'environnement et l'abondance ont des effets sur l'organisation spatiale des poissons à toutes les échelles. Cependant, la méso-échelle des habitats a été la plus propice pour expliciter les relations poisson-environnement et de densité-dépendance. Est-ce parce qu'à cette échelle, le comportement agrégatif a moins d'influence ?

Table 4.1 : Cohérence dans notre travail, entre les échelles structurales mises en évidence, le comportement du poisson, les questions abordées et les méthodes utilisées.

| Echelle structurale | Comportement du poisson | Méthodes | Questions |
|---------------------------------|---|---|--|
| Cycle de vie > 1000 km | Structure population: contingents, migrations, connectivités | IBM larvaire et adulte Modèle matriciel multi-sites Plateforme de simulations | Variations connectivité Occupations habitats Intégration modèles Dynamique population |
| Habitat, méso-échelle 50-100 km | Réalisation fonction biologique | EOF, régression Modèle bioénergétique Géostatistique | Contrôle des distributions Qualité des habitats Estimation d'abondance |
| Agrégats de bancs 5-10 km | Dynamique inter-bancs : interactions entre individus, apprentissage | Géostatistique | Estimation d'abondance |
| Fortes valeurs | | | |
| Bancs 5-50 m | Unité sociale : réactions comportementales | | |

A l'issue du travail exposé dans ce mémoire, quelques sujets paraissent intéressants à poursuivre, du point de vue méthodologique, biologique et opérationnel (Table 4.2). Ces sujets prennent tout leur sens dans une perspective scientifique intégrée, à laquelle je contribue en participant à la définition de postes, au montage de projets de recherche et de groupes de travail, à l'activité scientifique du CIEM. Cette perspective est celle d'une approche géographique des interactions entre climat, chaîne trophique, cycle de vie des poissons et exploitation, pour développer des diagnostics écologiques et des prévisions selon des scénarios de changement climatique. Cette perspective répond à une demande institutionnelle pour des avis intégrés sur les écosystèmes et leur évolution. Elle permet d'envisager la modélisation de l'ensemble du cycle de vie des populations de poissons conjointement à la modélisation océanographique et bio-géochimique.

Table 4.2 : Liste de sujets intéressants à poursuivre

| Thématique | Sujets à poursuivre |
|--------------------------------------|---|
| Evaluation et cartographie | Modélisation spatio-temporelle des séries de campagnes et ré-analyses historiques Plans d'échantillonnage: adaptatifs, multi échelles, multi plateformes Cartographie de variables combinées, de fonctions Surveillance multi critères et évaluation des écosystèmes |
| Ecologie des distributions spatiales | Modélisation multi échelles des distributions spatiales et liens entre structures agrégatives à des échelles différentes Indices spatiaux de l'organisation des écosystèmes Rôle de l'agrégation dans les interactions trophiques |
| Dynamique de population | Modèles de déplacements (migration, dispersion) combinant l'environnement, le comportement et les interactions sociales Modèles bioénergétiques pour la caractérisation fonctionnelle et quantitative des habitats Intégration de modèles sur des plate formes de simulation: connexion des cycles de vie des poissons aux modèles océanographiques et bio-géochimiques |

Ré-analyses halieutiques. Alors que les campagnes halieutiques sont répétitives, il reste habituel d'analyser la campagne de l'année pour elle-même, indépendamment des autres. Si cette démarche permet de réaliser l'évaluation de l'année, certaines composantes des distributions pourraient être utilement précisées en considérant les répétitions temporelles. Le caractère répétitif des campagnes halieutiques fournit les conditions pour développer des modèles spatio-temporels permettant des ré-analyses historiques. Alors qu'on pourrait penser au premier abord que des approches multivariées permettent d'augmenter la précision de l'estimation, ce résultat ne ressort pas vraiment dans l'analyse annuelle, sans doute à cause d'une trop grande complexité des relations par rapport à la variabilité des données. En revanche, des structures pérennes ont pu être identifiées dans les séries des campagnes et corrélées avec l'environnement. Les approches multi-années et multi-variées pourraient donc être combinées avantageusement pour effectuer des ré-analyses avec le plus d'information possible. De telles ré-analyses des distributions spatiales pourraient être mises à disposition de tous, un peu à la manière des ré-analyses climatiques, et servir dans les modèles trophiques d'écosystème.

Evaluation des écosystèmes: la contribution d'indicateurs de structuration spatiale. Dans un contexte de populations fragilisées, d'habitats altérés, de réseaux trophiques impactés et de changement climatique, la part du climat est grandissante dans les fluctuations et changements des populations et des écosystèmes. De fait, les institutions gestionnaires réclament de plus en plus fréquemment des avis sur les stocks intégrant l'environnement, la qualité des habitats et le bon état des écosystèmes. Les campagnes halieutiques sont amenées à devenir des plateformes de récolte de données sur l'écosystème (hydrologie, plancton, benthos, poissons, prédateurs supérieurs). On a vu comment des indicateurs spatiaux décrivant la distribution des populations, l'environnement, mais aussi la dispersion larvaire pouvaient contribuer à des diagnostics sur l'évolution des distributions spatiales. La solution proposée est de généraliser cette approche, en construisant des indicateurs pour chaque compartiment et en utilisant des procédures statistiques de détection de changements dans les séries, pour aboutir à une évaluation. On pourra compléter la liste d'indicateurs pour chaque compartiment par des indicateurs d'interaction entre compartiments. Parce qu'elle est à la fois la résultante d'interactions et l'occasion de nouvelles interactions, l'organisation spatiale pourrait être utilisée comme un indicateur de l'état des interactions dans les écosystèmes. Les structures agrégatives échantillonnées dans les campagnes acoustiques pourraient permettre de développer des indicateurs d'interaction poisson-plancton ou poisson-prédateurs. Alors que jusqu'à présent, les écho-traces de plancton dans les campagnes acoustiques étaient filtrées, il devient nécessaire de s'y intéresser. Ainsi, des indicateurs d'organisation spatiale pourraient qualifier le bon état des relations trophiques. Aussi, la cartographie de fonctions combinant des variables (comme par exemple la diversité spécifique ou la croissance) permettrait une représentation fonctionnelle et synthétique de composantes de l'écosystème. On passerait ainsi de la cartographie de l'abondance des espèces à celle d'attributs de l'écosystème. Mais les données de campagnes ne seront pas suffisantes. Des rejoués (hindcast) de modèles couplés physique-biogéochimiques seront essentiels pour estimer l'environnement à différentes échelles d'espace et de temps et permettre l'identification de changements dans l'environnement. Des modèles biophysiques (bioénergétique, dispersion larvaire) seront aussi utiles pour convertir l'information environnementale en mesures quantitatives des aspects fonctionnels des habitats. Enfin, les distributions spatiales des efforts de pêche ainsi que d'autres usages seront aussi utiles pour construire des indicateurs spatiaux de pressions anthropiques. Les indicateurs pourront être classés par rapport à leur capacité à indiquer des changements: certains pourraient se révéler 'sentinelles', annonciateur des changements confirmés plus tard par un ensemble d'autres. Des procédures multivariées seront utiles pour

augmenter la robustesse des diagnostics fondés sur un ensemble de signaux parfois contradictoires. Les indicateurs spatiaux, les modèles, les méthodes devront être évalués (benchmark) par la communauté internationale avant d'être utilisés pour fournir des avis scientifiques. Je suis associé au lancement d'une telle aventure dans le cadre de mes activités au CIEM. Je suis de plus impliqué dans deux projets européens nouveaux qui contribueront à développer cette perspective. Dans le projet européen 'Vectors of Change' sur la gestion des usages et des écosystèmes, je me suis investi dans l'évaluation des écosystèmes avec des indicateurs spatiaux et des tableaux de bord. Dans le projet européen 'FACTS' sur l'importance des poissons fourrage dans l'écosystème, je suis impliqué dans l'étude des effets de l'agrégation et des recouvrements spatiaux sur les relations trophiques.

Modélisation et prévision des populations de poissons. Afin de prévoir à partir de scénarios de forçages sur l'hydro-climat, les changements d'habitats et de connectivité modifiant l'organisation des cycles de vie et les distributions spatiales des populations de poissons pélagiques, on propose de développer une modélisation individu-centrée de l'ensemble du cycle de vie. Les interactions entre population et écosystème pourraient être conçues comme des forçages fournis par un modèle couplé hydrodynamique- biogéochimique et des champs de mortalité par prédation. Il sera nécessaire d'intégrer tous les éléments du cycle de vie sur une plateforme spatialisée: pontes, dérives et survies larvaires, mouvements entre habitats, bioénergétique de la croissance et de la reproduction. Actuellement, plusieurs limitations existent. Nous chercherons à améliorer, en particulier, la modélisation des mouvements des poissons, de la connexion trophique poisson – zooplancton et des adaptations physiologiques régionales. Des données nouvelles pourront être acquises sur le mouvement des poissons grâce à l'utilisation de marqueurs individuels (otolithes, isotopes, génétique). Les trajectoires de mouvements pourront être caractérisées par des statistiques spatiales relatives à la dispersion, que devront respecter les modèles dynamiques. Les phénomènes de mémoire et d'apprentissage inter-génération devront être pris en compte dans la modélisation des mouvements. Le compartiment zooplancton des modèles biogéochimiques de type NPZD pourrait être reformulé par classes de taille, permettant une connexion trophique plus réaliste des différents stade de vie des poissons sur la diversité du zooplancton. Des données sur le régime alimentaire et l'énergie densité des poissons par stade et classe de taille seraient utiles pour paramétrer l'assimilation dans les modèles bioénergétiques. Pour comprendre les adaptations bioénergétiques régionales, des comparaisons devront être entreprises entre espèces présentes dans différentes régions selon un gradient de latitude. Ce projet constitué d'observation, de modélisation dynamique et statistique est développé dans le nouveau projet européen REPRODUCE de l'EraNet MariFish. Dans ce projet, je coordonne les travaux sur les distributions des poissons juvéniles et adultes et les migrations. Mes collègues de l'Ifremer y sont impliqués en complémentarité, sur les dérives larvaires et le compartiment zooplancton.

Compréhension des mécanismes d'occupation spatiale. Les perspectives précédentes ont un intérêt appliqué direct. On suggère ici une réflexion plus fondamentale sur la cohérence interne de l'organisation spatiale et les propriétés spatiales des types d'agrégation. L'organisation spatiale d'une population est structurée à différentes échelles mais les interactions entre échelles restent peu connues. Si l'agrégation est modifiée à une certaine échelle, par quelle connexion s'opère le réajustement aux autres échelles? Comme les caractéristiques des bancs se modifient en fonction des différents stades de vie (en particulier chez l'anchois), peut-on faire correspondre à chaque type d'agrégation, une stratégie particulière d'investigation du milieu? Dans ces différentes structures, à quelle échelle de temps et d'espace deux individus mobiles peuvent-ils se rencontrer? Une modélisation des

mouvements et interactions entre les individus permettrait d'envisager la connectivité entre les bancs et l'abondance sur zone. Il est habituel de décrire les bancs comme des structures sélectionnées par l'évolution procurant des avantages aux individus, comme par exemple l'échappement aux prédateurs. On propose d'envisager ces avantages d'un point de vue spatial, en particulier d'envisager les structures agrégatives comme des moyens de prospection du milieu tout en assurant une certaine connectivité entre les individus. Des populations ayant des structures agrégatives différentes devraient alors logiquement montrer des comportements différents dans l'occupation des habitats, les déplacements, etc. Ces questions pourraient trouver des réponses en combinant des échantillonnages à la mer, l'analyse statistique spatiale des données et la modélisation individu-centrée. Sur les poissons petits pélagiques, des données acoustiques nouvelles, acquises sur des structures de bancs échantillonnées à différentes échelles, permettraient de comprendre l'interaction entre les échelles structurales. L'analyse des caractéristiques internes des bancs devrait se révéler riche d'enseignement sur la connectivité entre les individus. Des plans aux échelles d'échantillonnage emboîtées pourraient être envisagés, de façon à contrôler les échanges entre les structures agrégatives. Des études comparatives entre situations contrastées (différentes espèces, différents stades de vie, différents environnements trophiques) permettraient de caractériser les propriétés spatiales des structures agrégatives en terme de prospection du milieu et connectivité entre les individus. Au centre de ces études se trouve le sondeur multi faisceaux halieutique ME70 de l'Ifremer, aux spécifications techniques duquel j'ai contribué. Cet outil nouveau a déjà révélé au cours des campagnes récentes, les connexions tridimensionnelles entre ce qui était perçu avec les sondeurs classiques comme des agrégats de bancs isolés. Des données acoustiques acquises sur des stations fixes instrumentées pourraient aussi être utiles et complémentaires car ce type d'échantillonnage donne accès aux différentes échelles de la variabilité temporelles. Dans les deux cas, il faudra développer des procédures plus ou moins automatisées pour ces gros flux de données. La caractérisation des structures agrégatives en 3-d ouvrira de nouvelles perspectives pour comprendre le comportement des bancs, leur structure interne, la formation des bancs exceptionnellement denses, la connectivité entre les individus et les liens entre échelles structurales. Ces travaux sont un élément du projet de recherche FADA (Future acoustic surveys and data analysis) en cours d'élaboration et dont la NOAA serait un des partenaires.

Références

- Allain, G. 2004. Modélisation biophysique pour la prévision du recrutement de l'anchois dans le golfe de Gascogne. Thèse de Doctorat. Agrocampus Rennes, Ifremer Nantes.
- Allain, G., Petitgas, P. and Lazure, P. 2001. The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, 10: 151-163.
- Allain, G., Petitgas, P., Grellier, P. and Lazure, P. 2003. The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the bay of Biscay investigated by lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, 12(4/5): 407-418.
- Allain, G., Petitgas, P. and Lazure, P. 2007b. The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulations. *Fisheries Oceanography*, 16: 506-514.
- Allain, G., Petitgas, P., Lazure, P. and Grellier, P. 2007. Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Fisheries Oceanography*, 16: 489-505.
- Armstrong, C. and Falk-Petersen, J. 2008. Habitat-fisheries interactions: a missing link? *ICES Journal of Marine Science*, 65: 817-821.
- Atkinson, D., Rose, G., Murphy, E. and Bishop, C. (1997). "Distribution changes and abundance of northern cod (*Gadus morhua*), 1981-1993." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(S1): 132-138.
- Ayata, S.-D., Lazure, P. and Thiébaud, E., (soumis). How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study in the NE Atlantic. *Progress in Oceanography*.
- Bakun, A. 1996. *Patterns in the Ocean*. La Paz, California Sea Grant College and Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste.
- Barange, M., Coetzee, J. and Twatwa, N. 2005. Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-specific competition. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 645-654.
- Barange, M. and Hampton, I. 1997. Spatial structure of co-occurring anchovy and sardine populations from acoustic data: implications for surveys design. *Fisheries Oceanography*, 6: 97-108.
- Beare, D., Reid, D. and Petitgas, P. 2002. Spatio-temporal patterns in herring school abundance and size in the northwest North Sea: modelling space-time dependencies to allow examination of the impact of local school abundance on schools size. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 469-479.
- Bellier, E., Planque, B. and Petitgas, P. 2007. Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. *Fisheries Oceanography*, 16: 1-15.
- Bertignac, M., Lehodey, P. and Hampton, J. 1998. A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. *Fisheries Oceanography*, 7: 326-334.
- Beverton, R. and Holt, S. 1993. *On the dynamics of exploited fish populations*. London, Chapman and Hall. Facsimile reprint of the 1957 edition.
- Bez, N. 2002. Global fish abundance estimation from regular sampling: the geostatistical transitive method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59 : 1921-1931.

- Bez, N. and Rivoirard, J. 2001. Transitive geostatistics to characterise spatial aggregations with diffuse limits: an application on mackerel ichthyoplankton. *Fisheries Research*, 50: 41-58.
- Borja, A., Uriarte, A. Egaña, J., Motos, L. and Valencia, V. 1998. Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, 7(3/4): 375-380.
- Bouleau, M., Bez, N., Reid, D., Godø, O. and Gerritsen, H. 2004. Testing various geostatistical models to combine bottom trawl stations and acoustic data. ICES CM 2004/R:28.
- Caddy, J. 2002. Limit reference points, traffic lights, and holistic approaches to fisheries management with minimal stock assessment input. *Fisheries Research*, 56: 133-137.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sunderland, Sinauer Associates. 2nd Edition.
- Checkley, D., Peter, J., Ortner, B., Settle, L. and Cummings, S. 1997. A continuous underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography*, 6(2): 58-73.
- Chilès, J.-P. and Delfiner, P. 1999. Geostatistics: modelling spatial uncertainty. John Wiley and Sons, New York.
- Christensen, A., Mosegaard, H. and Jensen, H. 2009. Spatially resolved fish population analysis for designing MPAs: influence on inside and neighbouring habitats. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 56-63.
- Cochran, W. 1977. Sampling techniques. John Wiley and Sons, New York. Third Edition.
- Corten, A. 2002. The role of conservatism in herring migrations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11: 339-361.
- Cotano, U., Irigoien, X., Etxebeste, E., Alvarez, P., Zarauz, L., Mader, J., Ferrer, L. 2008. Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research*, 30: 467-481.
- Cotter, J., Mesnil, B., Witthames, P. and Parker-Humphreys, M. 2009b. Notes on nine biological indicators estimable from trawl surveys with an illustrative assessment for North Sea cod. *Aquatic Living Resources*, 22: 135-153.
- Cotter, J., Petitgas, P., Abella, A., Apostolaki, P., Mesnil, B., Politou, C.-Y., Rivoirard, J., Rochet, M.-J., Spedicato, M.-T., Trenkel, V. and Woillez, M. 2009. Towards an ecosystem approach to fisheries management (EAFM) when surveys provide the main source of information. *Aquatic Living Resources*, 22: 243-254.
- Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., and Werner, F. 2007. Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography*, 20(3): 14-21.
- Dodson, J. 1988. The nature and role of learning in the orientation and migratory behaviour of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 23: 161-182.
- Doray, M., Petitgas, P. and Josse, E. 2008. A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored fish aggregating devices with star acoustic surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1193-1205.
- Dubreuil, J. and Petitgas, P. 2009. Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 74: 521-534.
- Edwards, K., Hare, J., Werner, F. and Seim, H. 2007. Using 2-dimensional dispersal kernels to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 77-87.
- Escofier, B. and Pagès, J. 1994. Multiple factor analysis (AFMULT package). *Computational Statistics and Data Analysis* 18: 121-140.
- Faugeras, B. and Maury, O. 2007. Modeling fish population movements: From an individual-based representation to an advection-diffusion equation. *Journal of Theoretical Biology*, 247: 837-848.

- Fisher, J. and Frank, K. 2004. Abundance-distribution relationships and conservation of exploited marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 279: 201-213.
- Fréon, P., Gerlotto, F. and Soria, M. 1992. Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. *Fisheries Research*, 15: 45-66.
- Fréon, P. and Misund, O. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects on fisheries and stock assessment. Oxford, Fishing News Books, Blackwell Science.
- Fretwell, S. and Lucas, H. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- Fuiman, L. 2002. Special considerations of fish eggs and larvae. pp. 1-32, In: *Fishery Science: the unique contributions of early life stages*. Ed. by L. Fuiman and R. Werner. Oxford, Blackwell Science.
- Gallego, A., North, E. and Petitgas, P. 2007. Advances in modelling physical-biological interactions in fish early life history. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 121-126.
- Gerlotto, F. 1993. Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. *Aquatic Living Resources*, 6: 243-254.
- Giske, J., Huse, G. and Fiksen, Ø. 1998. Modelling spatial dynamics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8: 57-91.
- Goarant, A., Petitgas, P. and Bourriau, P. 2007. Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) egg density measurements in the Bay of Biscay: evidence for the spatial variation in egg density with sea surface salinity. *Marine Biology*, 151: 1907-1915.
- Grimm, V. and Railsback, S. 2005. Individual-based modeling and ecology. Princeton, Princeton University Press.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Gunderson, R. 1993. Surveys of fisheries resources. John Wiley and Sons, New York.
- Hampton, I. 1996. Acoustic and egg-production estimates of South African anchovy biomass over a decade: comparisons, accuracy and utility. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 493-500.
- Harbitz, A., Ona, E. and Pennington, M. 2009. The use of an adaptive acoustic-survey design to estimate the abundance of highly skewed fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1349-1354.
- Harden Jones, F. 1968. Fish migration. London, Edward Arnold Ltd.
- Hawkins, D. and Olwell, D. 1998. Cumulative sum charts and charting for quality improvement. New York, Springer Verlag.
- Heath, M., Kunzlik, P., Gallego, A., Holmes, S. and Wright, P. 2008. A model of meta-population dynamics for North Sea and West of Scotland cod - The dynamic consequences of natal fidelity. *Fisheries Research*, 93: 92-116.
- Hinrichsen, H.-H., Dickey-Collas, M., Huret, M., Peck, M. and Vikebø, F. (in press). Evaluating the suitability of coupled bio-physical models for fishery management. *ICES Journal of Marine Science*, 67.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 19: 1-228.
- Houde, E. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *NAFO Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41: 53-70.
- Hunter, J. and Coyne, K. 1982. The onset of schooling in northern anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *CalCOFI Report XXIII*: 246-251.
- Hunter, J. and Leong, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 79: 215-230.

- Huret, M., Struski, C., Léger, F., Petitgas, P., Lazure, P. and Sourisseau, M. 2009. Modélisation couplée physique-biogéochimie du golfe de Gascogne sur la période 1971-2007. Rapport interne Ifremer. R.INT.DOP/EMH/2009-01, Nantes, France.
- Huret, M., Petitgas, P. and Woillez, M. (accepté). Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices: a case study on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Bay of Biscay. Progress in Oceanography.
- Huse, G., Railsback, S. and Fernö, A. 2002. Modelling changes in migration pattern of herring: collective behaviour and numerical dominance. Journal of Fish Biology, 60: 571-582.
- ICES 1993. Report of the workshop on the applicability of spatial statistical techniques to acoustic survey data. ICES Cooperative Research Report, No. 195. Ed. by G. Stefanson.
- ICES 2000. Report on Echo-trace Classification. ICES Cooperative Research Report, 238. Ed. by D. Reid.
- ICES 2002. ICES science 1979-1999: the view from a younger generation. ICES Cooperative Research Report, No. 253. Ed. by P. Petitgas.
- ICES 2007. Report of the Working Group on Fish Ecology (WGFE). ICES CM 2007/LRC:03
- ICES 2007b. Report of the Workshop on Testing the Entrainment Hypothesis (WKTEST). ICES CM 2007/LRC:10.
- ICES 2008. Report of the Working Group on Life Cycle and Ecology of Small Pelagic Fish (WGLESP). ICES CM 2008/LRC:13.
- ICES 2009. ICES Science Plan (2009-2013). www.ices.dk/iceswork/scicom.asp
- ICES 2009b. Manual of recommended practices for modelling physical-biological interactions during fish early life. ICES Cooperative Research Report, No. 295. Ed. by E. North, A. Gallego and P. Petitgas.
- ICES 2010. Life cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. ICES Cooperative Research Report, No. 304. Ed. by P. Petitgas. (in press).
- Irigoiien, X., Fiksen, Ø., Cutano, U., Uriarte, A., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Boyra, G., Santos, M., Sagarminaga, Y., Otheguy, P., Etxebeste, E., Zarauz, L., Artetxe, I., Motos, L. 2007. Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? Progress in Oceanography, 74: 132-148.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 3: 348-365.
- Kooijman, S. 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge, Cambridge University Press. 2nd Edition.
- Koutsikopoulos, C. and Le Cann, B. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. Scientia Marina, 60(S2): 9-19.
- Kritzer, J. and Sale, P. 2004. Metapopulation ecology in the sea: from Levin's model to marine ecology and fisheries science. Fish and Fisheries, 5: 131-140.
- Lasker, R. 1981. Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years 1975 through 1978. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 178: 375-388.
- Lehuta, S., Mahévas, S., Petitgas, P. and Pelletier, D. 2010. Combining sensitivity and uncertainty analysis to evaluate the impact of management measures with ISIS-Fish: marine protected areas for the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) fishery. ICES Journal of Marine Science 67: doi:10.1093/icesjms/fsq002, advance access online.
- Lehuta, S., Petitgas, P. and Huret, M. 2010b. Evaluation of strategies for rebuilding the Bay of Biscay anchovy with the ISIS-Fish model. In: Results from the final model runs, pp:15-35. UE project UNCOVER Deliverable Document D25. www.uncover.eu

- MacCall, A. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. Seattle, University of Washington Press.
- MacLennan, D. and MacKenzie, I. 1988. Precision of acoustic fish stock estimates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 605-616.
- Mahévas, S. and Pelletier, D. 2004. ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecological Modelling*, 171: 65-84.
- Mann, K. and Lazier, J. 1996. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Science. 2nd Edition.
- Mantouzi, I., Somarakis, S., Moutopoulos, D., Kallianiotis, A. and Koutsikopoulos, C. 2007. Periodic, spatially structured matrix model for the study of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) population dynamics in N Aegean Sea (E. Mediterranean). *Ecological Modelling*, 208: 367-377.
- Marchal, E. and Petitgas, P. 1993. Precision of acoustic fish stock estimates: separating the number of schools from the biomass in the schools. *Aquatic Living Resources*, 211- 219.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and their applications. Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique, Fasc. 5. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, Fontainebleau.
- Matheron, G. 1981. La sélectivité des distributions. Note N-686. Centre de Géostatistique. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, Fontainebleau.
- Matheron, G. 1989. Estimating and choosing: an essay on probability in practice. Berlin, Springer-Verlag.
- Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Paris, Hermann.
- Mesnil, B. and Petitgas, P. 2009. Detection of changes in time-series of indicators using CUSUM control charts. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 187–192.
- McQuinn, I. 1997. Metapopulations and the Atlantic herring. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 297-329.
- Millán, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, 41: 73-86.
- Miller, T. 2007. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology Progress Series*, 247: 127-138.
- Monestiez, P., Dubroca, L., Bonnin, E., Durbec, J.-P. and Guinet, C. 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalis* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological Modelling*, 193: 615-628.
- Motos, L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus*, L.). *Scientia Marina*, 60(S2): 195-207.
- Muiño, R., Carrera, P., Petitgas, P., Beare, D., Georgarakos, S., Haralambous, J., Iglesias, M., Liorzou, B., Massé, J. and Reid, D. 2003. Consistency in the correlation of school parameters across years and stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 164-175.
- Myers, R. 1998. When do environment recruitment relation work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8: 285-305.
- Myers, R. and Stokes, K. 1989. Density dependent habitat utilization of groundfish and the improvement of research surveys. *ICES CM 1989/D:15*.
- Nerini, D., Monestiez, P. and Manté, C. 2010. Cokriging for spatial functional data. *Journal of Multivariate Analysis*, 101: 409–418.
- Okubo, A. and Levin, S. 2001. Diffusion and ecological problems. Springer-Verlag, Berlin. 2nd Edition.

- Paramo, J., Bertrand, S., Villalobos, H. and Gerlotto, F. 2007. A three-dimensional approach to school typology using vertical scanning multibeam sonar. *Fisheries Research*, 84: 171–179.
- Pecquerie, L. 2007. Modélisation bioénergétique de la croissance, du développement et de la reproduction d'un petit pélagique: l'anchois du golfe de Gascogne. Thèse de Doctorat. Agrocampus Rennes, Ifremer Nantes, Vrije Universiteit Amsterdam.
- Pecquerie, L., Petitgas, P. and Kooijman, S. 2009. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*, 62: 93–105.
- Pelletier, D. and Mahevas, S. 2005. Spatially explicit fisheries simulation models for policy evaluation. *Fish and Fisheries*, 6: 307-349.
- Perry, R. and Smith, S. 1994. Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 589-602.
- Petitgas, P. 1991. Un modèle de co-régionalisation pour les poissons pélagiques formant des bancs le jour et se dispersant la nuit. Note 33/91/G, Centre de Géostatistique, Fontainebleau.
- Petitgas, P. 1993. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES Journal of Marine Science*, 50: 285-298.
- Petitgas, P. 1993b. Use of disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquatic Living Resources*, 6: 201-209.
- Petitgas, P. 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. pp. 113-142. In: *Computers in Fisheries Research*. Ed. by B. Megrey and E. Moksness, Chapman and Hall, London.
- Petitgas, P. 1997. Sole egg distributions in space and time characterized by a geostatistical model and its estimation variance. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 213-225.
- Petitgas, P. 1998. Biomass dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 443-453.
- Petitgas, P. (Ed.) 2000. CLUSTER: Agregation patterns of commercial fish species under different stock situations and their impacts on exploitation and assessment. Final report FAIR-CT-96.1799. European Commission, Brussels.
- Petitgas, P. 2001. Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish and Fisheries*, 2: 231-249.
- Petitgas, P. 2003. A method for the identification and characterization of clusters of schools along the transects lines of fisheries-acoustic surveys. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 872-884.
- Petitgas, P. 2003b. L'anchois dans le golfe de Gascogne: une ressource fluctuante sous dépendance environnementale, des outils nouveaux d'océanographie halieutique pour sa prévision. pp. 163-174, In: *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*, Académie des Sciences, RST 17, Editions Tec & Doc, Paris.
- Petitgas, P. 2004. About non-linear geostatistics and adaptative sampling. Working Document 11 to the ICES Workshop on Survey Design and Analysis. ICES CM 2004/B:07.
- Petitgas, P. 2008. Fish Habitat Mapping with Empirical Orthogonal Functions. ICES CM 2008/M:07.
- Petitgas, P. 2009. Geostatistics and their applications to fisheries survey data: a history of ideas, 1990–2007. pp. 191-224. In: *Computers in Fisheries Research*. Ed. by B. Megrey and E. Moksness, Springer Verlag, Netherlands. 2nd Edition.
- Petitgas, P. 2009b. The CUSUM out-of-control table to monitor changes in fish stock status using many indicators. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 201–206.

- Petitgas, P., Beillois, P., Massé, J. and Grellier, P. 2004. On the importance of adults in maintaining population habitat occupation of recruits as deduced from observed schooling behaviour of age-0 anchovy in the bay of Biscay. ICES CM 2004/J:13.
- Petitgas, P., Cotter, J., Trenkel, V. and Mesnil, B. 2009. Fish stock assessments using surveys and indicators: Editorial. *Aquatic Living Resources* 22(2): 119-119.
- Petitgas, P., Goarant, A., Massé, J. and Bourriau, P. 2009b. Combining acoustic and CUFES data for the quality control of fish-stock survey estimates. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1384–1390.
- Petitgas, P., Huret, M., Léger, F., Peck, M., Dickey-Collas, M. and Rijnsdorp, A. 2009d. Patterns and schedules in hindcasted environments and fish life cycles. ICES CM 2009/E:25.
- Petitgas, P. and Lafont, T. 1997. EVA2: estimation variance version 2 - a geostatistical software on windows95 for the precision of fish stock surveys. ICES CM 1997/Y:22.
- Petitgas, P. and Levenez, J.-J. 1996. Spatial organisation of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition and biomass in Senegalese waters. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 147-153.
- Petitgas, P., Magri, S. and Lazure, P. 2006. One-dimensional biophysical modelling of fish egg vertical distributions in shelf seas. *Fisheries Oceanography*, 15: 413-428.
- Petitgas, P., Massé, J., Beillois, P., Lebarbier, E. and Le Cann, A. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 437-445.
- Petitgas, P., Massé, J., Grellier, P. and Beillois, P. 2003b. Variation in the spatial distribution of fish length: a multi-annual geostatistics approach on anchovy in Biscay, 1983-2002. ICES CM 2003/Q:15.
- Petitgas, P., Massé, J., Planque, B., Bergeron, J.-P., Halgand, D., Allain, G., Bourriau, P., Grellier, P., Beillois, P. and Schreiber, N. 2001b. FOREVAR - meso-scale environmental forcing and variability of pelagic populations in the Bay of Biscay. *GLOBEC International Newsletter*, 7(2): 28-30.
- Petitgas, P. and Poulard, J.-C. 1989. Applying stationary geostatistics to fisheries: a study on hake in the Bay of Biscay. ICES CM 1989/G:62.
- Petitgas, P. and Poulard, J.-C. 2009. A multivariate indicator to monitor changes in spatial patterns of age-structured fish populations. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 165–171.
- Petitgas, P., Poulard, J.-C. and Biseau, A. 2003c. Comparing commercial and research survey catch per unit effort: megrim in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 66-76.
- Petitgas, P., Poulard, J.-C., Radtke, K., Spedicato, M.-T., Ibaibarriaga, L., Politou, C.-Y., Korsbrekke, K., Deerenberg, C. and Fernandes, P. 2007. Comprehensive indicator-based diagnostics of fish stocks using fishery-independent survey data: the FISBOAT report on case studies. ICES CM 2007/O:16.
- Petitgas, P. and Prampart, A. 1995. EVA (Estimation VAriance): a geostatistical software on IBM-PC Windows for variance calculation and structure characterisation. Paris, ORSTOM Editions, collection LogOrstom.
- Petitgas, P., Reid, D., Carrera, P., Iglesias, M., Georgakarakos, S., Liorzou, B., Massé, J. 2001. On the relation between schools, clusters of schools, and abundance in pelagic fish. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 1150-1160.
- Petitgas, P., Reid, D., Planque, B., Nogueira, E., O'Hea, B. and Cotano, U. 2006. The entrainment hypothesis: an explanation for the persistence and innovation in spawning migrations and life cycle spatial patterns. ICES CM 2006/B:07.

- Petitgas, P., Rijnsdorp, A., Engelhard, G., Dickey-Collas, M., Peck, M., Pinnegar, Huret, M., Drinkwater, K. and Nash, R. 2010. The effect of climate change on the distribution of fish and shellfish species: the role of life history and trophic position. EU project RECLAIM, Deliverable Document D52. www.climateandfish.eu
- Petitgas, P., Secor, D., McQuinn, I., Huse, G. and Lo, N. (2010). Stock collapses and their recovery: mechanisms that establish and maintain life-cycle closure in space and time. ICES Journal of Marine Science, 67. doi:10.1093/icesjms/fsq082.
- Petitgas, P. and Vaz, S. 2005. Investigating the interaction between population spatial organisation and population dynamics using an age-structured multi-site matrix model on anchovy in Biscay. ICES CM 2005/L:23.
- Petitgas, P., Vaz, S., Loots, C., Peck, M., Röckman, C., van Hal, R. and Tulp, I. 2009c. Cross mapping and statistical analyses quantifying the likely impacts of climate change on suitable habitat for different life stages of key species in different regions. EU project RECLAIM, Deliverable Document D31. www.climateandfish.eu
- Pineda, J., Hare, J. and Sponaugle, S. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for connectivity. Oceanography, 20(3): 22-39.
- Pitcher, T., Misund, O., Fernö, A., Totland, B. and Melle, V. 1996. Adaptive behaviour of herring schools in the Norwegian sea as revealed by high resolution sonar. ICES Journal of Marine Science, 53: 449-452.
- Planque, B. and Buffaz, L. 2008. Quantile regression models for fish recruitment environment relationships: four case studie. Marine Ecology Progress Series, 357: 213-223.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrom, U. and Vaz, S. (in press). Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. Fisheries Oceanography.
- Preisendorfer, R. 1988. Principal Component Analysis in Meteorology and Oceanography. Amsterdam, Elsevier.
- Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A.-M., Planque, B. and Lampert, L. 2003. Mesoscale, interannual, and seasonal hydrological variability over the French continental shelf of the Bay of Biscay during the 1990s. ICES Marine Science Symposia, 219: 333-336.
- Rivoirard, J. 1994. Introduction to disjunctive kriging and non-linear geostatistics. Oxford, Clarendon Press.
- Rivoirard, J., Simmonds, J., Foote, K., Fernandes, P. and Bez, N. 2000. Geostatistics for estimating fish abundance, Blackwell Science, Oxford.
- Rivoirard, J. and Wieland, K. 2001. Correcting for the effect of daylight in abundance estimation of juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the North sea: an application of kriging with external drift. ICES Journal of Marine Science, 58: 1272-1285.
- Rose, G. 1993. Cod spawning on a migration highway in the north-west Atlantic. Nature, 366: 458-461.
- Saltelli, A. 2004. What is sensitivity analysis ? pp. 3-13, In: Sensitivity Analysis. Ed. by A. Saltelli, K. Chan, and E. M. Scott. New York, John Wiley and Sons.
- Scott, B., Marteinsdottir, G., Begg, G., Wright, P. and Kjesbu, O. 2006. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Ecological Modelling, 191: 383-415.
- Secor, D. 1999. Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. Fisheries Research, 43: 13-34.
- Secor, D., Kerr, L., and Cadrin, S. 2009. Connectivity effects on productivity, stability, and persistence in an Atlantic herring metapopulation. ICES Journal of Marine Science, 66: 1726–1732.

- Shepherd, T. and Litvak, M. 2004. Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish and Fisheries*, 5: 141-152.
- Simon, M. 2007. Classification de cartes de peuplements: application aux petits pélagiques du golfe de Gascogne. Mémoire de Master 2. Agrocampus, Rennes / Ifremer, EMH, Nantes.
- Simmonds, J. and McLennan, D. 2005. *Fisheries acoustics: theory and practice*. Blackwell Science, Oxford.
- Sinclair, M. 1988. *Marine Populations: an essay on population regulation and speciation*. Seattle, University of Washington Press.
- Smedbol, R. and Wroblewski, J. 2002. Metapopulation theory and northern cod population structure: interdependency of subpopulations in recovery of a groundfish population. *Fisheries Research*, 55: 161-174.
- Somarakis, S., Palomera, I., Garcia, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A. and Motos, L. 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 944-958.
- Soria, M., Petitgas, P. and Bahri, T. 1998. On the size of fish schools and clusters: a spatial analysis of multibeam sonar images in the Mediterranean Sea. *ICES CM 1998/J:8*.
- Sullivan, P. 1991. Stock abundance estimation using depth-dependent trends and spatially correlated variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 1691-1703.
- Stoyan, D. and Stoyan, H. 1994. *Fractals, random shapes and point fields*. John Wiley and Sons, New York.
- Struski, C., Petitgas, P. and Huret, P. 2009. Long-term hindcast and climate change forecast of habitat unsuitability using bioenergetics and physical-biogeochemical models: anchovy in the Bay of Biscay and the North Sea. *ICES CM 2009/E:22*.
- Swain, D. and Morin, R. 1996. Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern gulf of St Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 106-119.
- Swain, D. and Sinclair, A. 1994. Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1046-1054.
- Switzer, P. and Green, A. 1984. Min/Max autocorrelation factors for multivariate spatial imagery. Technical Report No. 6, Department of Statistics, Stanford University, USA.
- Tamdrari, H., Castonguay, M., Brêthes, J.-C. and Duplisea, D. (in press). Density-independent and density-dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*.
- Temming, A., Floeter, J. and Ehrich, S. 2007. Predation hot spots: large scale impact of local aggregations. *Ecosystems*, 10: 865-876.
- Thompson, S. and Seber, G. 1996. *Adaptive sampling*. New York, John Wiley and Sons.
- Tilman, D. and Kareiva, P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecies interactions*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Tyler, A. 1992. A context for recruitment correlations: why marine fisheries biologists should still look for them. *Fisheries Oceanography*, 1: 97-107.
- van der Lingen, C., Castro, L., Drapeau, L. et al. 2005. Report of the GLOBEC-SPACC Workshop on Characterizing and Comparing the Spawning Habitats of Small Pelagic Fish. GLOBEC report No. 21.
- Vaz, S. and Petitgas, P. 2002. Study of the bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. *ICES CM 2002/O:07*.
- Walters, C. and Collie, J. 1988. Is research on environmental factors useful to fisheries management? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1848-1854.

- Werner, E. and Gilliam, J. 1984. Ontogenic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 15: 393-425.
- Werner, F., Cowen, R. and Paris, C. 2007. Coupled biological and physical models: present capabilities and necessary developments for future studies of population connectivity. *Oceanography*, 20(3): 54-69.
- Wackernagel, H. 1995. *Multivariate geostatistics: an introduction with applications*. Berlin, Springer-Verlag.
- Wuillez, M., Petitgas, P., Huret, M., Struski, C. and Léger, F. (accepté). Statistical monitoring of spatial patterns of environmental indices for integrated ecosystem assessment, application to the Bay of Biscay pelagic zone. *Progress in Oceanography*.
- Wuillez, M., Petitgas, P., Rivoirard, J., Fernandes, P., terHofstede, R., Korsbrekke, K., Orłowski, A., Spedicato, M.-T. and Politou, C.-Y. 2006. Relationships between population spatial occupation and population dynamics. *ICES CM 2006/O:05*.
- Wuillez, M., Poulard, J.-C., Rivoirard, J., Petitgas, P. and Bez, N. 2007. Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time with an application on European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 537-550.
- Wuillez, M., Rivoirard, J. and Fernandes, J. 2009. Evaluating the uncertainty of abundance estimates from acoustic surveys using geostatistical simulations. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1377-1383.
- Wuillez, M., J. Rivoirard, J. and Petitgas, P. 2009b. Notes on survey-based spatial indicators for monitoring fish populations. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 155-164.
- Wuillez, M., Rivoirard, J. and Petitgas, P. 2009c. Using min/max autocorrelation factors of survey-based indicators to follow the evolution of fish stocks in time. *Aquatic Living Resources*, 22(2): 193-200.