



**THÈSE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité
Océanographie

Présentée par
Timothée Brochier

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

**Stratégie de reproduction des petits poissons
pélagiques dans les zones d'upwelling :**

**Une approche par modélisation individu-centrée appliquée aux
systèmes de courants de Humboldt et des Canaries.**

soutenue le 6 avril 2009 devant le jury composé de :

Philippe Koubbi
Bruno Blanke
Xavier Irigoien
Vincent Echevin
Eric Thiébaud
Pierre Fréon
Christophe Lett

Président du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de Thèse
Co-directeur de Thèse

Résumé

Les écosystèmes d'upwelling de bords Est des océans sont des zones très productives et soutiennent les pêches les plus abondantes du monde. Les petits poissons pélagiques y sont dominants en biomasse, principalement des espèces de sardines et anchois, dont la dynamique des populations est liée à la très forte variabilité physique de l'upwelling. La compréhension des mécanismes liant les fluctuations environnementales au recrutement de ces espèces est un des défis majeurs de l'halieutique dans ces régions.

Dans le cadre de cette problématique, il est proposé ici une approche de modélisation individu-centrée des premiers stades de vie des petits pélagiques. L'évolution des individus dans leur environnement est étudiée grâce au couplage avec un modèle hydrodynamique. Les résultats obtenus renseignent sur le taux de survie de l'ichthyoplancton en fonction des lieux et dates de ponte. L'impact de la migration verticale des larves est également évalué. Un modèle individu-centré « évolutionnaire » a également été développé pour explorer les contraintes sélectives façonnant la distribution spatio-temporelle de la ponte.

Dans une optique comparative, cette méthode est appliquée à la fois dans le courant de Humboldt, qui abrite le plus grand stock d'anchois au monde, et dans celui des Canaries, où la production primaire est la plus forte. La comparaison suggère un antagonisme entre l'optimisation de la rétention de l'ichthyoplancton sur le plateau continental et l'optimisation de la nourriture disponible dans le courant des Canaries. Au contraire, une bonne adéquation entre ces deux contraintes pourrait être responsable du plus grand stock de petits pélagiques dans le Humboldt.

Mots clefs : upwelling, Humboldt, Canary, petits poissons pelagiques, ichthyoplancton, modèle individu-centré, rétention

Abstract

Small pelagic fish reproductive strategy in upwelling areas : an individual-based model approach applied to the Humboldt and Canary current systems

Eastern boundaries upwelling systems are very productive and sustain the largest fisheries in the world. Biomass in these systems is dominated by small pelagic fish, mainly sardine and anchovy species. Their population dynamics displays a very high abundance variability related to the upwelling physical variability. Understanding the linkage between the environmental fluctuations and the small pelagic fish recruitment in upwelling systems is a key issue for fisheries sciences.

In this context, an individual-based model (IBM) approach is proposed to study the early life history of small pelagic fish. Hydrodynamics simulations are used as input in the IBM to represent the environmental conditions experienced by fish eggs and larvae. The results give information about ichthyoplankton survival rates as a function of spawning date and area. The effects of lethal temperature, egg buoyancy and vertical larval migration are also assessed. Finally, an evolutionary IBM was also developed in order to explore the hydrodynamic selective constraints that may influence the spatio-temporal spawning patterns, in the framework of a natal homing hypothesis.

For a comparative purpose, these methods are applied to both the Humboldt current system (HCS), which sustains the world largest anchovy stock, and to the Canary current system (CCS), where primary production is higher. The comparison suggests different seasons for optimal ichthyoplankton retention over the shelf and food abundance in the CCS. In contrast, optimal retention and food abundance occur at the same time in the HCS. This could explain why the HCS sustains the largest small pelagic fish stock.

Key words : upwelling, Humboldt, Canary, small pelagic fish, ichthyoplankton, individual based model, retention

Remerciements

Au cours de cette thèse j'ai eu la chance de rencontrer, dans chaque laboratoire où mes recherches m'amenaient, un bon nombre de personnes qui m'ont soutenues, tant sur le plan scientifique que moral. Mes premiers remerciements vont naturellement à **Christophe Lett** et **Pierre Fréon**, qui ont su assurer mon encadrement à distance à travers des centaines de courriels échangés durant ces trois années. Je dois également remercier **Christian Mullon**, **Philippe Cury**, **Arnaud Bertrand** et **Thomas Miller** qui m'ont aidé à cerner le sujet de ma thèse et à en voir les développements possibles. **Philippe Verley** fut un solide soutien technique durant toute la durée de cette thèse, merci pour ça. Enfin j'ai bénéficié du soutien et de l'aide ponctuelle de **Hervé Demarcq** et **Dominique Dagorne** que je tiens à remercier pour leur disponibilité à chaque fois que je les ai sollicité.

Pour le reste, je procèderai chronologiquement : initialement, je dois mon engagement dans la recherche avec l'IRD à un poste de volontaire international au Pérou en 2005 obtenu grâce à **Vincent Echevin**. Le travail que j'ai réalisé à l'IMARPE a été grandement facilité par le concours scientifique et technique de **Jorge Tam**, **Sara Purca** et **Augusto Ingunsa**. **Jérémie Habasque** fut également d'une aide cruciale durant mes premiers pas en programmation Java. Je ne peux omettre de mes remerciements **Ju- lien Boucharel**, qui était alors stagiaire au cimobp et qui m'a ouvert les yeux sur la magie du surf et sa parfaite complémentarité avec nos activités de modélisateurs. Je remercie également **Boris Dewitte**, pour ses conseils judicieux en début de thèse et pour avoir partagé pétages de plombs au cimobp et bons moments de surf. L'autre doctorant en océanographie au Pérou à cette période était **Marc Taylor**, avec qui j'ai partagé travail et tourisme, et avec qui j'espère partager des projets de recherche à l'avenir. Enfin, c'est aussi à Lima que j'ai connu **François Colas** qui m'a transmis son expérience du cimobp à mon arrivée, et qui fut par la suite un co-auteur actif et motivant tout au long de la thèse.

Après deux ans passés dans les grisailles de Lima, qui est un peu le bout

du monde, mon arrivée au Maroc a été un pur moment de bonheur grâce à l'accueil chaleureux de **Rachid Boumechka** et de sa famille, ma famille marocaine. Une pensée pour mon grand père à qui je dois cela. Je tiens aussi à remercier **Eric Machu**, tant pour m'avoir aidé dans mon intégration à l'INRH que pour les innombrables sorties dans l'Atlas, sessions à la Bobine, sunset à Scarabé et autres secrets spots, et tout le reste. Je suis reconnaissant à **Souad Kifani** qui a guidé mes recherches bibliographiques sur ce nouveau système d'upwelling que je découvrais, et **Amina Berraho** pour son enthousiasme à partager les résultats de sa propre thèse fraîchement soutenue. Merci aussi à **Azeddine Ramzi** pour ces longues conversations philosophiques dont la profondeur et la sincérité transcendaient nos différences culturelles, bien au-delà du travail que nous étions supposés faire ensemble !

Mon arrivée à Las Palmas fut grandement simplifiée grâce à l'hospitalité de la famille **Rodriguez**, dont la générosité restera légendaire. Je suis reconnaissant envers **Santiago Hernández León** pour son accueil au laboratoire d'océanographie de l'ULPGC. Merci aussi à **Julio César Gomez Fernandez** et **Marta Moyano** pour les nombreuses discussions scientifiques et les bons moments passés ensemble. **Pablo Sangrà** a été d'un grand soutien, ainsi que ses étudiants **Charles Troupin** et **Evan Mason**, avec qui j'ai le plus directement collaboré. Enfin, merci à **Tobias Kohr** pour avoir été le compagnon de surf idéal durant cette période canarienne.

Lors de mon retour à Sète pour la difficile phase terminale de la thèse, j'ai pu partager mes moments de doute, de galère et de dénouement avec les autres « thésards en fin de vie », les charmantes **Morgane Travers**, **Emilie Tewkai**, **Karen Nieto**, **Emily Walker** et **Ana Corbineau**, ainsi que les jeunes recrues **Julien Barde**, **Emmanuel Chassot**, **Pascal Cauquil** et **Nathalie Bodin**, merci pour la bonne ambiance ! Enfin, pour la préparation de ma soutenance, j'ai bénéficié des conseils très pertinents de tous ceux présents lors de ma répétition, et je suis en particulier très reconnaissant envers **Yann Tremblay** pour son aide décisive ce jour-là.

Côté famille, je remercie mon frère **Patrice** pour son coup de pouce crucial avant la soutenance, et pour ses conseils avisés en général. J'étais également honoré par la présence de **Nino** (mon neveu) lors de la soutenance, qui s'est bien déroulée grâce à la baguette magique en bambou qu'il m'avait confectionné pour l'occasion (même s'il n'a jamais avoué que c'était une baguette magique). J'accuse aussi bonne réception des ondes positives envoyées par ma soeur **Joëlle**. Enfin, merci à mon cousin **Frédéric Boone**, dont les encouragements ont beaucoup compté pour moi, même s'il ne le savait pas.

Quant à **José** et **Anne**, mes parents, c'est à eux de me remercier : c'était aussi pour leur faire plaisir, cette thèse... merci tout de même pour le soutien logistique :-)

Gabriela... ¡que viva el Amor!

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	v
Remerciements	vii
Table des matières	xiv
Liste des tableaux	xvi
Table des figures	xxi
1 Introduction	1
1.1 Les zones d'upwelling	1
1.2 Les petits pélagiques	7
1.3 L'approche par modélisation numérique	11
1.4 Objectifs de la thèse	15
1.5 Plan de la thèse	17
2 Le Système du Nord-Humboldt	19
2.1 An individual-based model study of anchovy early life history in the northern Humboldt Current system	20
2.1.1 Introduction	21
2.1.2 Methods	24

2.1.3	Results	31
2.1.4	Discussion	40
2.1.5	Acknowledgements	48
2.2	La variabilité interannuelle	49
2.2.1	Méthode	49
2.2.2	Résultats	50
2.2.3	Discussion	52
3	Le Système des Canaries Central	57
3.1	Modelling sardine and anchovy ichthyoplankton transport in the Canary Current System	58
3.1.1	Introduction	59
3.1.2	Methods	62
3.1.3	Results	67
3.1.4	Discussion	78
3.1.5	Acknowledgements	83
4	Stratégies de reproduction et modèles d'évolution	85
4.1	Introduction	85
4.1.1	Stratégies de reproduction	85
4.1.2	Modèles individu-centré d'évolution	87
4.2	Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems : a natal homing evolutionary model to study environmental constraints	88
4.2.1	Introduction	89
4.2.2	Methods	92
4.2.3	Results	96
4.2.4	Discussion	101
4.2.5	Conclusions and Perspectives	106
4.2.6	Acknowledgements	108
4.3	Homing Environnemental	108

4.3.1	Méthode	109
4.3.2	Résultats et Discussion	111
4.3.3	Conclusion	118
4.4	Bet-Hedging et comparaison aux deux autres stratégies	120
4.4.1	Méthode	120
4.4.2	Résultats	121
4.4.3	Conclusion	122
5	Discussion Générale	123
5.1	Comparaison des écosystèmes d'upwelling	123
5.1.1	Comparaison de l'état moyen	124
5.1.2	Comparaison de la saisonnalité	126
5.1.3	Comparaison des stratégies de reproduction	128
5.1.4	Conclusion	129
5.2	Limites de cette approche et perspectives	131
5.2.1	Modèle hydrodynamique	131
5.2.2	Modèle biophysique	133
5.2.3	Changements climatiques	135
	Bibliographie	137
	Appendices	162
A	Paramètres et Algorithme de l'IBM d'évolution	165
A.1	Paramètres	165
A.1.1	Paramètres généraux	165
A.1.2	Critères de recrutement	165
A.1.3	Paramètres des stratégies de reproduction	166
A.1.4	Propriétés des individus	166
A.1.5	Divers	167
A.2	Algorithme	167

A.2.1	Ponte Initiale	167
A.2.2	Vie des individus (Déplacement, mortalité)	167
A.2.3	Ponte	168
B	Liste des communications	169
B.1	Articles	169
B.2	Conférences	169

Liste des tableaux

2.1	Parameters tested in each sets of simulation.	31
2.2	ANOVA of IBM's output for simulation I shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.	33
2.3	ANOVA of IBM's output for simulation II shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.	35
2.4	ANOVA of IBM's output for simulation III shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.	37
2.5	Analyse de variance de la rétention sur le plateau continental.	50
3.1	Factors tested in each simulation.	67
3.2	Analyse Of Variance for simulation I-A. Explained variable : retention over the shelf.	68
3.3	Average transfers between coastal areas. Simulation I-A.	71
3.4	Analysis of variance for simulation II-A. Explained variable : retention over the shelf.	72
3.5	Analysis of variance for the transport to the Canary archipelago and associated eddy field (simulation I-B).	74
3.6	Analysis of variance for the transport to the Canary archipelago and associated eddy field (simulation II-B).	76
4.1	Observed spawning patterns in Peru, Chile and Morocco.	101

- 4.2 Agreement of the model results with the observations for the different regions and selective constraint. Lethal temperature is omitted when it doesn't changes the emerging patterns. . . . 103
- 4.3 Exemples de simulations de homing environnemental pour la configuration Nord Humboldt. La contrainte sélective appliquée est la rétention des larves sur le plateau continental (isobathe 500 m). 111
- 5.1 Récapitulatif de saisonnalité dans les principaux upwellings de bord est des océans. 132

Table des figures

1.1	<i>Schéma type d'un processus d'upwelling côtier, dans l'hémisphère Nord. Drawing courtesy of the Environmental Research Division, Pacific Fisheries Environmental Research Laboratory, NOAA.</i>	3
1.2	<i>Présentation des régions étudiées. À gauche, le système d'upwelling du Courant de Humboldt (SCH)(d'après Thiel et al., 2007) et à droite le système d'upwelling du Courant des Canaries (SCC) (d'après Aristegui et al., 2006).</i>	5
1.3	<i>Quelques espèces de petits pélagiques des systèmes de courant de Humboldt et des Canaries (photos FishBase et T. Brochier)</i>	10
1.4	<i>Schéma résumant les principales étapes de l'approche de modèle individu- centré pour l'étude des premiers stades de vie des petits pélagiques (adapté de Carolina Parada, University of Washington, pers. com.).</i>	13
2.1	<i>Superficial chlorophyll a concentration annual mean, over the period 1997-2003 (SeaWiFS) superposed with isobaths 100m, 500m, 1000m, 2000m, 3000m and 4000m. The higher chlorophyll a concentration are above the continental shelf. Source : ocean Color Web : oceancolor.gsfc.nasa.gov - processing : interannual means - IRD (D. Dagorne).</i>	27
2.2	<i>Hovmuller diagram of the retention rates (simulation I).</i>	32

- 2.3 Monthly retention rates (simulation I). Histograms : particles released at three different depth ranges (0-15m, 15-30m, 30-45m). Curves : particles released at different position above the continental shelf : coast to isobaths 100m ; 100m to 500m ; 500m to 3000m. This figure shows (1) the opposite seasonal pattern of retention for the 0-15m and the 30-45m cape, and (2) the higher retention rate in spring and summer over the shallow shelf (0-100m). 34
- 2.4 Retention rates for four different egg buoyancy (simulation II). Histograms : egg lethal temperatures of 12°, 14° and 16°C ; Curves : spawning from coast to isobaths 100m ; 100m to 500m ; 500m to 3000m. Retention increases when buoyancy decreases, but lethal temperature then becomes limitant. . . . 36
- 2.5 Monthly retention rate for four egg buoyancy (simulation II). Heavy eggs ($> 1.025g.cm^{-3}$) retention have two seasonal maxima while light eggs ($< 1.025g.cm^{-3}$) have only one maximum. . . 36
- 2.6 Monthly retention rate for different scenarios of larval vertical migration (simulation III). Histograms : eggs released from isobaths 100 m to 3500 m. Curves : eggs released from coast to isobath 100 m. Retention is constant in summer for any vertical swimming behavior, while in winter retention is lower for larvae migrating to the near surface and higher for larvae migrating to 30 m depth. For eggs released over the shallow shelf (< 100 m), the retention is much stronger in winter. . . . 38
- 2.7 Standard anomalies of the mean monthly anchovy egg concentrations and the retention for larvae migrating to 15 m depth (simulation III) released (1) from coast to isobath 3000m (curve with triangles), (2) from coast to isobath 100m (curve with squares). The relative importance of the summer and winter peaks of retention depends on whether spawning was sets over the shelf or not. 39
- 2.8 Spatial comparison between retention (simulation III) and eggs concentration standardized anomalies. The numbers near the curve indicate the number of data available (square of $1/10^\circ$ latitude \times $1/10^\circ$ longitude where there is data). 40

2.9	<i>Spatio-temporal egg concentration and retention patterns. (a) Hovmuller diagram of retention (simulation III, target depth 15 m). (b) Hovmuller diagram of anchovy eggs concentration (blank indicates no sufficient data).</i>	41
2.10	<i>Average vertical structure (0-30m) of the flow obtained from the climatological hydrodynamic model simulations (one year) in summer and in winter from 6°S to 14°S over the coastal area (until isobath 2200m). (a) Onshore current, (b) Alongshore current component. In summer there is a current shear around 20m that doesn't appear in winter.</i>	42
2.11	<i>Variabilité annuelle du pourcentage moyen de rétention.</i>	51
2.12	<i>Effet de l'interaction mois x année sur le pourcentage de rétention.</i>	52
2.13	<i>Effet de l'interaction latitude x année sur le pourcentage de rétention.</i>	53
3.1	<i>The Canary Current System, from the Iberian Peninsula to Cape Blanc. Names of the Canary islands : Fuerteventura (F), Gran Canaria (GC), Hierro (H), Lanzarote (L), La Gomera (LG), La Palma (LP), Tenerife (T).</i>	60
3.2	<i>Area definitions for particle release. The offshore boundaries of the release areas correspond to the 200-m isobath. For target area 1 and 2 each area corresponds to the sum of the sub-areas around the islands.</i>	64
3.3	<i>Coastal retention, simulation I-A. (a) monthly distribution; (b) for different spawning depths; (c) Month x Area interaction; (c) Month x Depth interaction.</i>	69
3.4	<i>Alongshore transport (north or south) and retention for each release zone and for each season, Simulation I-A. (a) Local retention and alongshore transport. (b) Global retention of particles over the shelf.</i>	70
3.5	<i>Coastal retention, simulation II-A. (a) Vertical migration target depth; (b) Release zone; (c) Month x Target depth interaction; (c) Release zone x Target depth interaction.</i>	71
3.6	<i>Transport success to the Canary archipelago and associated eddy field, simulation I-B. (a) Release area; (b) Month; (c) Month x Area interaction; (c) Month x Depth interaction.</i>	73

3.7	<i>Transport from coast to Canary archipelago and associated eddy field, synthesis of simulation I- B results. The width of the arrow is proportional to the transport success. The number associated with the arrows represents the most successful months.</i>	75
3.8	<i>Transport success to the Canary archipelago and associated eddy field, simulation II-B. (a) Vertical migration; (b) Egg density; (c) Month x Target depth interaction; (c)Area x Target depth interaction.</i>	77
3.9	<i>Anchovy and sardine egg density (N·m⁻²) distribution over the shelf (see Figure 2 for locations). (a) Summer distribution; (b) Winter distribution. Source : Berraho Amina, 2007.</i>	78
4.1	<i>Diagram representing the algorithm used in the evolutionary individual-based model.</i>	93
4.2	<i>Emerging spawning patterns in the central Canary Current system (off Morocco) with a lethal temperature of 10°C and different selective constraints : (a) shelf retention; (b) non-dispersion; (c) shelf retention and non-dispersion.</i>	96
4.3	<i>Emerging spawning patterns in the northern Humboldt Current system (off Peru) with a lethal temperature of 10°C and different selective constraints : (a) shelf retention; (b) non-dispersion; (c) shelf retention and non-dispersion.</i>	98
4.4	<i>Emerging spawning patterns in the southern Humboldt Current system (off Chile) with different lethal temperatures (10°C, 12°C and 14°C) and different selective constraints : (a) shelf retention, (b) non-dispersion, (c) shelf retention and non-dispersion.</i>	99
4.5	<i>Distribution des paramètres environnementaux enregistrés à la naissance des individus pour la simulation 2.</i>	112
4.6	<i>Simulation 2 : Pattern de ponte horizontal, saisonnier et vertical émergeant (a) pour une année climatologique (b,c) deux années issues d'un forçage interannuel (1994 et 1997).</i>	114
4.7	<i>Simulation 3 : Pattern de ponte horizontal, saisonnier et vertical émergeant pour une année climatologique (a) et deux années issue d'un forçage interannuel correspondant à 1994 (b) et 1997 (c).</i>	115

-
- 4.8 Agrégations des patrons de ponte : a), simulation 3 (Homing environnemental sur vingt générations), b) observations (IMARPE) de densité d'œufs d'anchois. En haut et au milieu agrégation des données entre 1960-2000, en bas distribution verticale des oeufs et larves (le second minimum est attribué à des œufs et larves mort ayant coulé). Tiré de Informe A.E.P.S. Crucero Demersales 1994-2004. 117
- 4.9 Nombre d'individus recrutés en moyenne sur 20 générations avec différentes stratégies de ponte. Les barres indiquent les moyennes annuelles les plus faibles et les plus fortes sur la période concernée. 121

Chapitre 1

Introduction

1.1 Les zones d'upwelling

L'upwelling (de l'anglais up= montée et well= source), ou « résurgence de surface » selon la terminologie française plus rare, est un phénomène consistant en la remontée d'eaux profondes vers la surface, ce qui induit une forte production biologique. En effet, les eaux profondes sont chargées de nutriments, en raison de leur enrichissement permanent par les fèces de zooplancton, poissons, invertébrés et de leurs carcasses qui coulent en se dégradant puis s'accumulent en profondeur. L'arrivée de ces eaux riches dans la couche euphotique crée les conditions pour une forte croissance du phytoplancton, qui soutient à son tour le zooplancton et l'ensemble du réseau trophique. Les zones d'upwelling les plus exploitées par l'homme sont situées sur les bords est des océans, le long des côtes orientées nord-sud où les vents soufflent en direction de l'équateur. Avec bien moins de un pour mille de la surface de l'océan, ces régions produisent près du cinquième des captures marines mondiales ([Pauly et Christensen, 1995](#)).

[Ekman \(1905\)](#) a montré analytiquement que, dans le cas idéal d'un coefficient de viscosité verticale constant, le stress du vent sur la surface de

l'océan provoque un courant de surface orienté à 45 degrés vers la droite (dans l'hémisphère Nord), cet angle augmentant avec la profondeur pour former une spirale, dite « spirale d'Ekman ». Dans des conditions de viscosité verticale plus réaliste, [Madsen \(1977\)](#) obtient une autre spirale où l'angle entre la direction du vent et le courant de surface est d'environ 9 degrés, ce qui est plus en accord avec les mesures in situ où l'on observe que le courant de surface est pratiquement parallèle à la direction du vent. Dans les deux cas (Ekman et Madsen), l'intégration de cette spirale sur la verticale donne un transport net d'eau à 90° vers la droite (pour l'hémisphère Nord) appelé « transport d'Ekman ». L'épaisseur de la couche d'eau affectée par le transport d'Ekman, appelée couche d'Ekman, est généralement comprise entre 10 m et 30 m, selon la latitude et la stratification de la colonne d'eau ([Allen, 1973](#); [Ekman, 1905](#); [Brink, 1983](#)). Dans le cas des bords est des océans Pacifique et l'Atlantique, où les vents dominants soufflent vers l'équateur, cela induit une remontée des eaux profondes à la côte pour remplacer les eaux de surface déplacées vers le large par le transport d'Ekman : c'est le phénomène d'upwelling (Fig. 1.1). L'équilibre géostrophique, où la force de Coriolis équilibre le gradient de pression côte - large dû au transport d'Ekman, provoque alors un courant, dit géostrophique, parallèle à la côte et dirigé vers l'équateur. Ainsi, les upwellings les plus puissants sont situés le long des côtes ouest des Amériques et de l'Afrique, et portent le nom des courants qui y sont associés : le courant de Humboldt en Amérique du Sud, le courant de Californie en Amérique du Nord, celui des Canaries le long de la péninsule Ibérique puis de la côte nord-ouest de l'Afrique jusqu'au Sénégal, et enfin le courant du Benguela entre l'Afrique du Sud et le Congo.

La présente thèse porte plus particulièrement sur deux régions d'upwelling : la partie nord du courant de Humboldt, qui correspond à la côte péruvienne, et la partie centrale du courant des Canaries, correspondant à la côte sud marocaine et en interaction avec l'archipel espagnol des Iles Canaries (Figure 1.2).

Le système d'upwelling du courant de Humboldt (SCH) s'étend sur plus

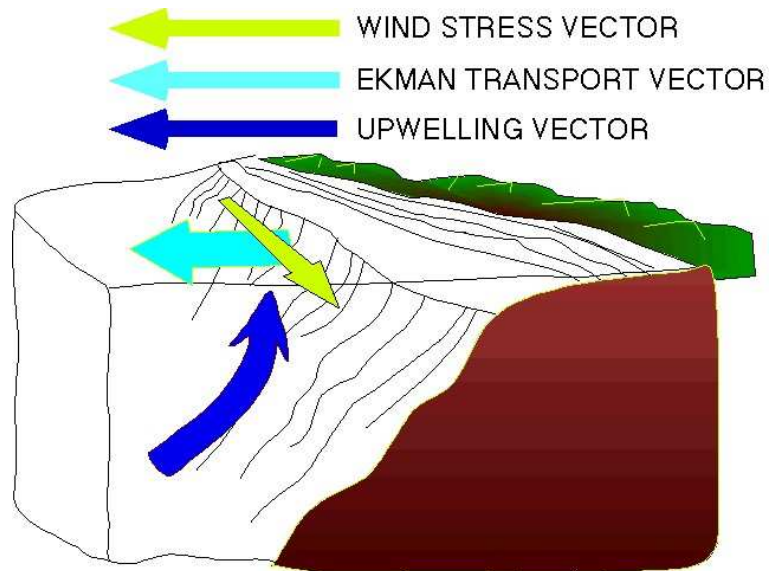


FIG. 1.1 – Schéma type d'un processus d'upwelling côtier, dans l'hémisphère Nord. Drawing courtesy of the Environmental Research Division, Pacific Fisheries Environmental Research Laboratory, NOAA.

de 4600 km de côtes, dont environ 2800 km au Chili et 1800 km au Pérou, et se traduit par un courant de surface longeant la côte du sud au nord avec un upwelling saisonnier pour la partie sud et un upwelling continu à partir de 30°S de latitude environ, en allant vers le nord (Thiel *et al.*, 2007). La limite sud du SCH avec le système de courant du Cap Horn (orienté sud) peut être définie au niveau de l'île de Chiloé (43°S) au Chili. Au nord, le SCH fusionne avec le courant sud équatorial au niveau de Cabo Blanco (4°S) et entraîne les eaux de surface vers le large (Penven *et al.*, 2005b; Strub *et al.*, 1998, 1995). Dans cette thèse, on se réfère au Nord-Humboldt pour parler de la partie nord et centrale du Pérou (4°S-14°S), Central Humboldt pour la partie Sud-Pérou – Nord-Chili (14°S-24°S) et Sud Humboldt pour la partie centrale du Chili (24°S-43°S) (Figure 1.2). Notons que dans certains articles d'auteurs chiliens, l'appellation Nord-Humboldt se réfère à la zone nord du Chili ou dans d'autres à l'ensemble du Pérou. La région Nord-Humboldt, comprise entre la presqu'île de Paracas (14°S) et Punta Falsa (6°S) est de loin la zone la plus productive du SCH tant en termes de production pri-

maire (Carr et Kearns, 2003; Thomas *et al.*, 2001) que de débarquements de pêche (Montecino *et al.*, 2005). C'est aussi la seule partie de la côte du SCH où la plateforme continentale est relativement large, pouvant atteindre 100 km entre 6°S et 12°S. Comme la côte ouest de l'Amérique du Sud est une zone de subduction où la plaque océanique s'enfonce sous la plaque continentale, la plate-forme continentale est quasi-inexistante (< 10 km) ailleurs. Le SCH présente aussi la particularité d'être directement exposé au phénomène d'oscillation du pacifique Sud « El Niño », appelé dans la littérature ENSO (El Niño South Oscillation). Durant les phases El Niño, la température de l'océan côtier augmente considérablement et la thermocline s'approfondit fortement. Cette phase a généralement un impact négatif à court terme sur la pêche d'une majorité d'espèces de petits pélagiques¹ (Montecino *et al.*, 2005). La phase opposée est appelée La Niña, et correspond au contraire à un refroidissement des eaux, généralement favorable à la pêche des petits pélagiques, en particulier l'anchois.

Le système du courant des Canaries (SCC) s'étend sur plus de 3800 km de côte, si on inclut le courant du Portugal qui longe la côte ouest de la péninsule Ibérique sur environ 700 km. La région du courant des Canaries proprement dite se situe le long de la côte nord-ouest de l'Afrique, depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au Sénégal (12°N). Le SCC longe les côtes marocaines sur environ 2000 km, puis sur 600 km en Mauritanie et enfin 500 km au Sénégal. Il se traduit par un courant général de surface longeant la côte du nord au sud, un upwelling saisonnier pour les extrêmes nord et sud et un upwelling plus constant pour la partie centrale, entre le cap Juby (28°N) et le cap Blanc (21°N) (Arístegui *et al.*, 2006). La production primaire est plus forte dans la partie sud (Thomas *et al.*, 2001). Une particularité du SCC est la présence de l'archipel des Canaries vers 28°N, qui fait barrière au courant venu du nord et provoque un champ de tourbillons plus ou moins constant en aval (sud) de l'archipel, lequel interagit avec des filaments d'upwelling qui

¹Pélagique : adjectif dérivant du grec pélagos, pour préciser qu'une espèce vit en pleine mer, par opposition au benthos qui vit à proximité du fond. Dans la suite du texte on utilisera «petits pélagiques» en lieu et place de «espèces de petits poissons pélagiques».

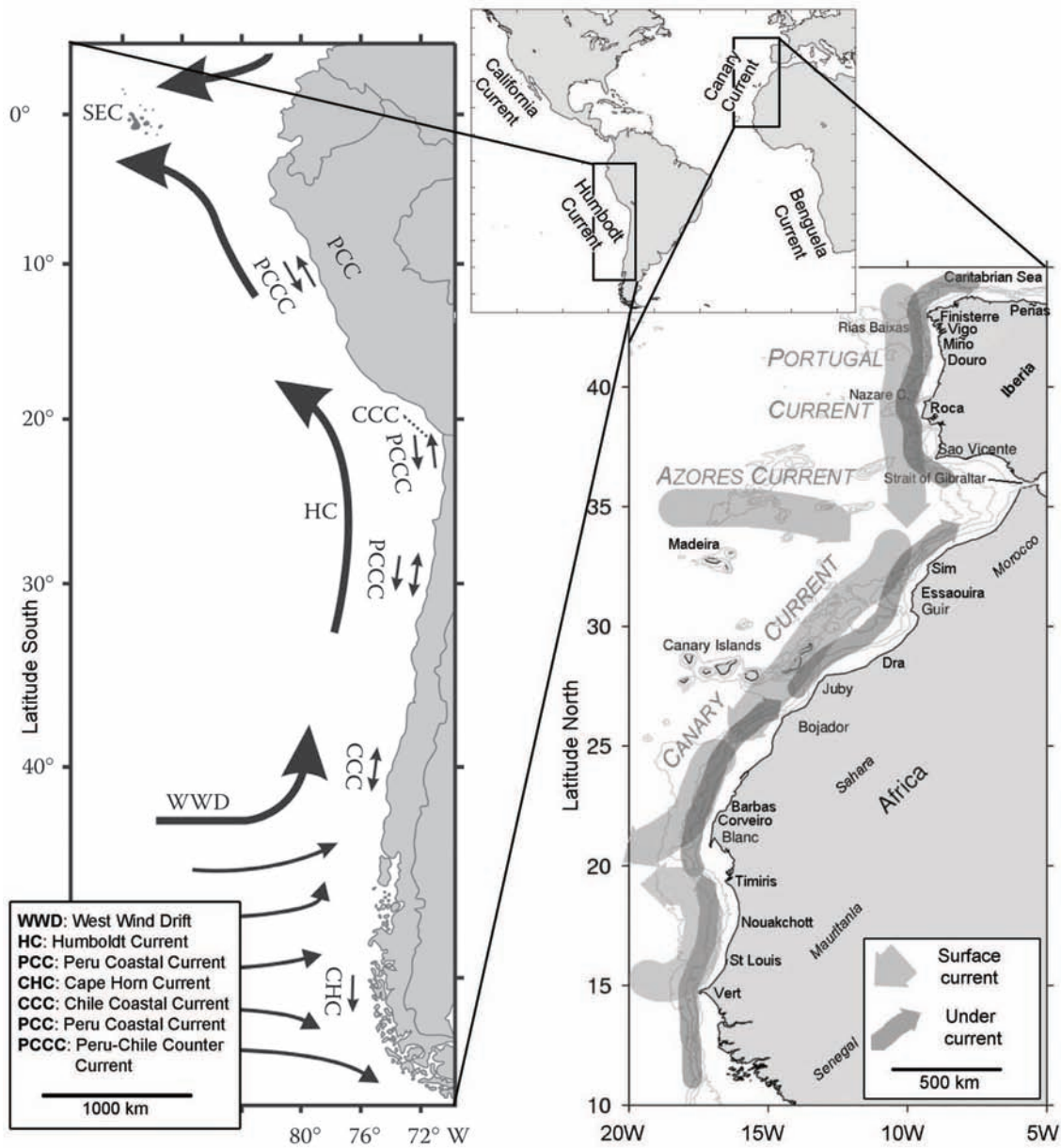


FIG. 1.2 – Présentation des régions étudiées. À gauche, le système d'upwelling du Courant de Humboldt (SCH)(d'après Thiel et al., 2007) et à droite le système d'upwelling du Courant des Canaries (SCC) (d'après Arístegui et al., 2006).

se décollent de la côte africaine de façon intermittente. On peut également signaler la présence de deux structures hydrodynamiques méso-échelle permanente, les filaments géants du cap Ghir (30°37'N) et du cap Blanc, où les eaux issues de l'upwelling côtier sont exportées vers le large. Le plateau continental est généralement large (~ 50 km) comparé aux autres grands systèmes d'upwelling (Aristegui *et al.*, 2006), atteignant 150 km de large dans la partie centrale, vers 25°N. On observe des variations décennales des débarquements de pêche, corrélés à des changements environnementaux dus au phénomène d'oscillation de l'Atlantique Nord (Northern Atlantic Oscillation, NAO), en particulier au nord du cap Blanc (Borges *et al.*, 2003). Pour la région sud du SCC la variabilité interannuelle des débarquements de sardine semble aussi être reliée à ENSO (Roy et Reason, 2001). Dans le cadre de cette thèse, notre attention s'est portée sur la zone comprise entre cap Ghir et cap Blanc, région nous nommons Canaries central par la suite.

Les phénomènes atmosphériques et océaniques de grande amplitude comme ENSO ou NAO viennent ajouter de la variabilité interannuelle dans ces systèmes d'upwelling, lesquels possèdent déjà une forte variabilité aux échelles inter-décennales (Pacific Decadal Oscillation, PDO), saisonnières à leur limite septentrionale et/ou méridionale, et enfin intra-saisonnière. En effet, les événements d'upwelling ont typiquement une durée de quelques jours, suivie d'une période de relaxation de durée voisine. Cette variabilité naturelle de la physique de l'upwelling se répercute directement sur l'écosystème associé. En effet, la croissance du phytoplancton peut être limitée par un enrichissement trop faible en nutriments, ou par un transport d'Ekman trop fort entraînant le plancton loin des côtes où se produit alors un brassage avec des eaux oligotrophes. L'alimentation du zooplancton peut aussi être perturbée par la turbulence engendrée par un vent trop fort. La succession des épisodes d'upwelling et de relaxation est donc importante (Lasker, 1981).

1.2 Les petits pélagiques

Les petits poissons pélagiques ont une importance particulière dans ces écosystèmes d'upwelling en raison de leur position intermédiaire dans le réseau trophique et de leur abondance. En effet, la biomasse totale de poissons dans les écosystèmes d'upwelling est généralement dominée par les petits pélagiques, souvent une espèce d'anchois et/ou une espèce de sardine ou de sardinelle. On parle d'écosystèmes structurés en « taille de guêpe » (« wasp-waist », sensu [Rice, 1995](#)), en raison du faible nombre d'espèces de petits pélagiques qui constituent ce niveau trophique intermédiaire. Ces poissons étant planctonophages, ils peuvent exercer un contrôle sur l'abondance du zooplancton qu'ils consomment (contrôle « top-down ») ou bien sur celle de leurs propres prédateurs (contrôle « bottom-up ») selon les situations ([Bakun, 1996](#)). Dans les écosystèmes d'upwelling il est fréquent que les petits pélagiques contrôlent à la fois leur proies et leurs prédateurs. On parle alors de « wasp-waist control », ([Cury *et al.*, 2000](#)). Ces petits pélagiques ont également une grande importance économique puisqu'ils constituent le gros des prises maritimes dans ces régions, et sont notamment la matière première d'une véritable industrie de transformation en farine animale, exportée dans le monde entier pour l'élevage des poulets et des porcs, et plus récemment pour l'aquaculture. On comprend alors leur poids dans l'alimentation et l'économie mondiale ([Tacon, 2004](#)).

La gestion de cette ressource vivante est particulièrement délicate du fait de la forte variabilité des stocks de petits pélagiques. La prédation naturelle (mammifères, oiseaux marins, poissons) et la pêche (artisanale près des côtes et industrielle plus au large) constituent la principale source de mortalité des individus adultes, dont l'espérance de vie se situe entre 1 et 8 ans selon l'espèce. La pêche a aussi pour conséquence de rajeunir les populations ([Fréon *et al.*, 2005](#)) puisqu'elle cible les adultes. Les petits pélagiques ont une stratégie de reproduction dite « r »² (favorisant un fort taux de croissance) et peuvent potentiellement doubler leurs populations en l'espace de quelques mois, l'âge de la première reproduction étant généralement situé entre 6 et

18 mois (Kawasaki, 1980). L'ensemble du cycle de vie est pélagique : la ponte s'effectue dans la colonne d'eau et les œufs s'accumulent près de la surface du fait de leur légère flottabilité (Sundby, 1991). Après l'éclosion, les jeunes larves disposent d'un sac vitelin relativement petit et donc d'une faible autonomie énergétique d'environ une semaine avant de devoir commencer à se nourrir (Ware *et al.*, 1980). La disponibilité en nourriture est alors cruciale pour leur survie puisque nourriture et température de l'eau conditionnent principalement la vitesse de croissance des larves, et donc leurs chances de survie (Miller *et al.*, 1988). Ces premiers stades de vie sont également soumis à la prédation par le zooplancton, surtout sur les œufs, mais aussi au cannibalisme des adultes. Finalement, le succès du recrutement³ est tributaire de la dynamique des masses d'eau, qui définit l'évolution de l'environnement et conditionne la croissance des larves (Bakun, 1996; Cury et Roy, 1989). D'où l'hypothèse généralement acceptée que la forte variabilité de l'environnement dans les systèmes d'upwelling est à l'origine de la forte variabilité du recrutement. Ce point constitue la problématique de la présente thèse : nous étudions l'impact de la variabilité hydrodynamique sur le recrutement des petits pélagiques dans les zones d'upwelling dans le cadre conceptuel de la « triade de Bakun ». Cette théorie explicite la relation entre environnement et recrutement à travers la coexistence de trois mécanismes hydrodynamiques : l'enrichissement en sels nutritifs, la concentration des proies et enfin la rétention ou le transport des larves dans des zones propices à leur développement, généralement appelées nourriceries (Bakun, 1996).

Dans la présente thèse, nous avons porté notre attention principalement sur les espèces d'anchois *Engraulis ringens* et *Engraulis encrasicolus*, présentent respectivement dans les SCH et SCC ; pour le SCC on étendra également notre dissertation au cas de la sardine (*Sardina pilchardus*). Malgré d'importantes fluctuations temporelles, l'anchois est généralement l'espèce domi-

²Stratégie « r » : espèces de petite taille, à cycle biologique court, ayant une grande vitesse de multiplication et donc un taux de renouvellement rapide (Christian Lévêque; Écologie de l'écosystème à la biosphère DUNO Paris 2001).

³Recrutement : terme désignant la quantité de jeunes poissons ayant survécu aux différents stades œuf, larve et juvénile et qui entrent dans la pêche (Bakun, 1996).

nante dans le SCH. Au contraire, la sardine est généralement plus abondante que l'anchois dans le SCC (Santamaría *et al.*, sous presse), bien que l'espèce dominante parmi les petits pélagiques dans la partie sud du SCC est la Sardinelle ronde (*Sardinella aurita*, souvent associée à *S. maderensis*), dont la distribution tend à s'étendre vers le nord ces dernières années (Santamaría *et al.*, sous presse).

Bien que leur apparence puisse changer d'une région à l'autre (l'anchois du Pérou est presque aussi grand que la sardine du Maroc (Figure 1.3; Taille maximale de 21cm pour *E. ringens* et 23 cm pour *S. pilchardus*; Palomares *et al.* (1987); Silva *et al.* (2006)), alors que l'anchois du Maroc est plus petit (maximum 18 cm), les anchois (*Engraulis spp.*) tendent à avoir un comportement similaire partout. En effet, les observations montrent que les comportements des bancs dépendent des conditions environnementales plutôt que de l'espèce d'anchois concerné (François Gerlotto, IRD, pers. com., Cabreira et Madirolas, 2007). Au contraire, les différences de comportement entre anchois et sardines sont nombreuses. Concernant le régime alimentaire, van der Lingen (1994) a montré que, dans le système du courant du Benguela, les sardines se nourrissent principalement par filtration (« filter-feeder ») tandis que les anchois s'attaquent plutôt à des proies individuelles (« particle-feeder »), résultat également retrouvé dans le SCH (Espinoza *et al.*, 2008). Pour la reproduction, les anchois pondent généralement durant les périodes d'upwelling forts alors que les sardines préfèrent les périodes plus modérées (Lluch-Belda *et al.*, 1991). Ce choix est déterminant pour le sort des œufs et premiers stades larvaires qui sont dépendants des mouvements des masses d'eau pour leur transport ou leur rétention dans des zones favorables à leur développement.

L'ichthyoplancton est en effet une période clef du cycle de vie des anchois et sardines car à ce stade les individus sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales. Une large part de la mortalité avant le stade adulte se joue durant cette phase. En effet, sur les millions d'œufs pondus par chaque femelle au cours de sa vie, la survie de deux d'entre eux est

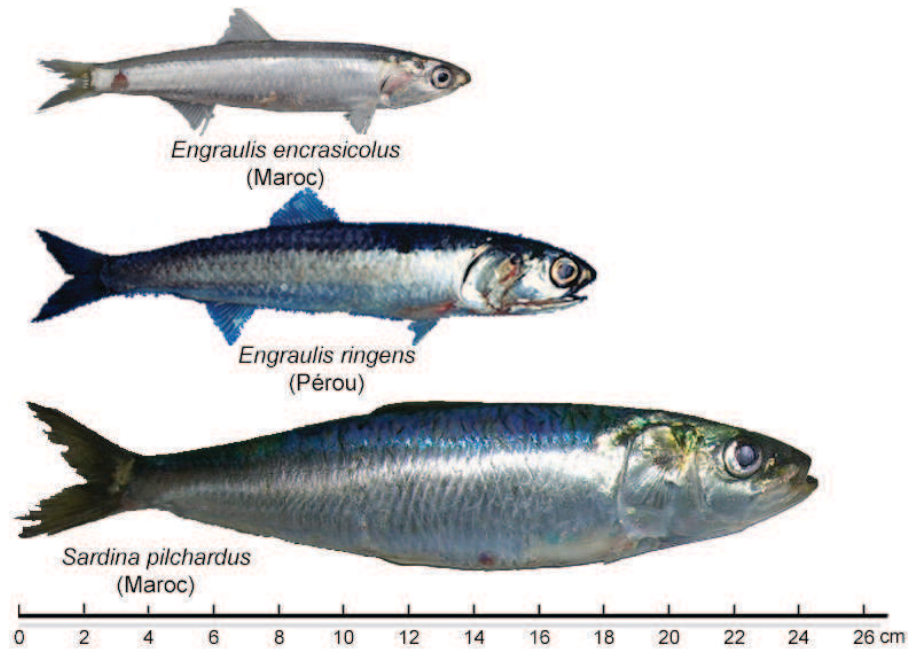


FIG. 1.3 – Quelques espèces de petits pélagiques des systèmes de courant de Humboldt et des Canaries (photos FishBase et T. Brochier)

théoriquement suffisante pour assurer l'équilibre de la population. À partir de ce constat, [Beyer \(1989\)](#) montre que de grandes variations du nombre d'œufs pondus peuvent être compensées par d'infimes changements de la mortalité durant les premiers stades de vie. Ainsi, il est généralement accepté que le recrutement dépend principalement du taux de survie durant les premiers stades de vie. Bien sûr le recrutement dépend aussi de la taille du stock, suivant une relation (non linéaire) de densité dépendance ([Myers et Barrowman, 1996](#)), bien que la nature de cette relation soit remise en question depuis plusieurs décennies. Il serait d'ailleurs difficile d'expliquer l'avantage évolutif de la forte fécondité des poissons si une telle relation n'existait pas du tout ([Rothschild, 2000](#)). Cependant, dans les régions où l'environnement est très variable, comme c'est le cas dans les zones upwelling, on observe généralement pas ou peu de relation entre taille du stock et recrutement ([Myers et al., 2001](#)) ce qui suggère que dans ces régions le recrutement est davantage fonction de l'environnement ou des interactions spécifiques au sein de l'écosystème ([Mul-](#)

lon *et al.*, 2008). De plus, les petits pélagiques tels qu'anchois et sardines se reproduisent généralement en pleines eaux, loin des côtes. Durant toute la période planctonique (œufs puis larves), les nouveaux individus sont donc dépendants des aléas hydrodynamiques : selon le mouvement des masses d'eau, l'ichthyoplancton peut être retenu dans, ou au contraire expulsé hors des zones propices à son développement (Bakun, 1996). Les larves entraînées vers des eaux trop froides ou pauvres en nourriture sont vouées à une forte mortalité, alors que celles qui sont retenues dans des zones riches auront de meilleures chances de survie. La synchronie entre la période et la zone de ponte avec un environnement favorable est donc déterminante pour le succès de la reproduction : c'est la théorie du « match/mismatch » qui expliquerait l'essentiel de la variabilité interannuelle du recrutement selon Cushing (1975, 1990). La stratégie de ponte, à l'interface entre les générations successives, vise à maximiser le nombre de descendants qui, à leur tour, pourront avoir une descendance fructueuse (Kjesbu et Witthames, 2007). Selon les espèces, cette stratégie peut consister à revenir pondre dans l'environnement natal (« homing »), ou bien à attendre de rencontrer un environnement favorable (opportunisme), ou encore à disséminer au maximum la ponte dans le temps et dans l'espace (« Bet-Hedging ») (McQuinn, 1997). Dans les régions d'upwelling qui sont, par nature, des environnements extrêmement variables, la stratégie de ponte doit être adaptée à cette variabilité pour assurer le maintien de la population sur le long terme.

1.3 L'approche par modélisation numérique

Grâce à l'évolution conjointe des techniques d'optimisation et de la puissance croissante des nouveaux microprocesseurs, les modèles numériques de circulation hydrodynamique basés sur l'équation du mouvement (équations de Navier-Stokes) permettent maintenant d'obtenir des simulations relativement réalistes de la circulation à l'échelle d'une région avec des temps de calculs acceptables⁴. Les simulations régionales sont alimentées par des

forçages climatologiques⁵ ou interannuels tels que le vent de surface, les flux de chaleur, les températures de surface, l'insolation et la pluviométrie, voire les apports fluviaux le cas échéant. Ces forçages sont généralement issus de données satellites. On peut aussi avoir recours à des bases de données climatologiques existantes à l'échelle mondiale (Da Silva *et al.*, 1994). Les conditions de température, salinité et courant aux frontières sont interpolées à partir d'un modèle de plus grande échelle couvrant l'ensemble du bassin (mer ou océan) concerné. Enfin, le trait de côte et la bathymétrie des fonds marins, éléments de grande importance pour la dynamique de l'upwelling, sont également disponibles en libre accès pour le monde entier. Ainsi, le physicien océanographe dispose de tous les ingrédients pour obtenir des simulations reproduisant la circulation tridimensionnelle à l'échelle d'une région d'upwelling, par exemple.

Historiquement, les modèles biologiques couplés à des modèles physiques étaient surtout des modèles dits « eulériens ». Dans ce cas, les espèces étudiées sont représentées sous la forme d'un ou plusieurs champs (traceurs) dont l'advection et la diffusion sont directement calculées par l'équation du mouvement en chaque point de grille. Mais de plus en plus on se tourne vers des modèles dits « lagrangiens », où l'on considère non plus des champs, mais des marqueurs discrets représentant chacun un individu, ou un groupe d'individus. Cette approche débouche ainsi sur les modèles dits « individu-centrés » (en anglais individual-based models, noté IBM), particulièrement bien adaptés à l'étude du recrutement du fait qu'ils traitent les interactions locales entre les individus et leur environnement, ce qui constitue l'une des justifications clés pour ce type d'approche en écologie numérique (Grimm et Railsback, 2005). Les individus sont confrontés à différentes conditions environnementales selon leur trajectoire, les sorties préalablement enregistrées d'un modèle hydrodynamique constituant leur environnement virtuel. On

⁴A titre d'exemple une configuration couvrant l'ensemble de la région nord Humboldt à une résolution de $1/9^\circ$ nécessitait 34 heures de calcul pour chaque année de simulation sur une plate-forme "Compaq Alpha Workstation" de 4 processeurs (Penven *et al.*, 2005b)

⁵Forçage climatologique ou saisonnier : forçage climatique moyen, obtenu par la moyenne des conditions climatiques sur une longue durée pour chaque période de l'année.

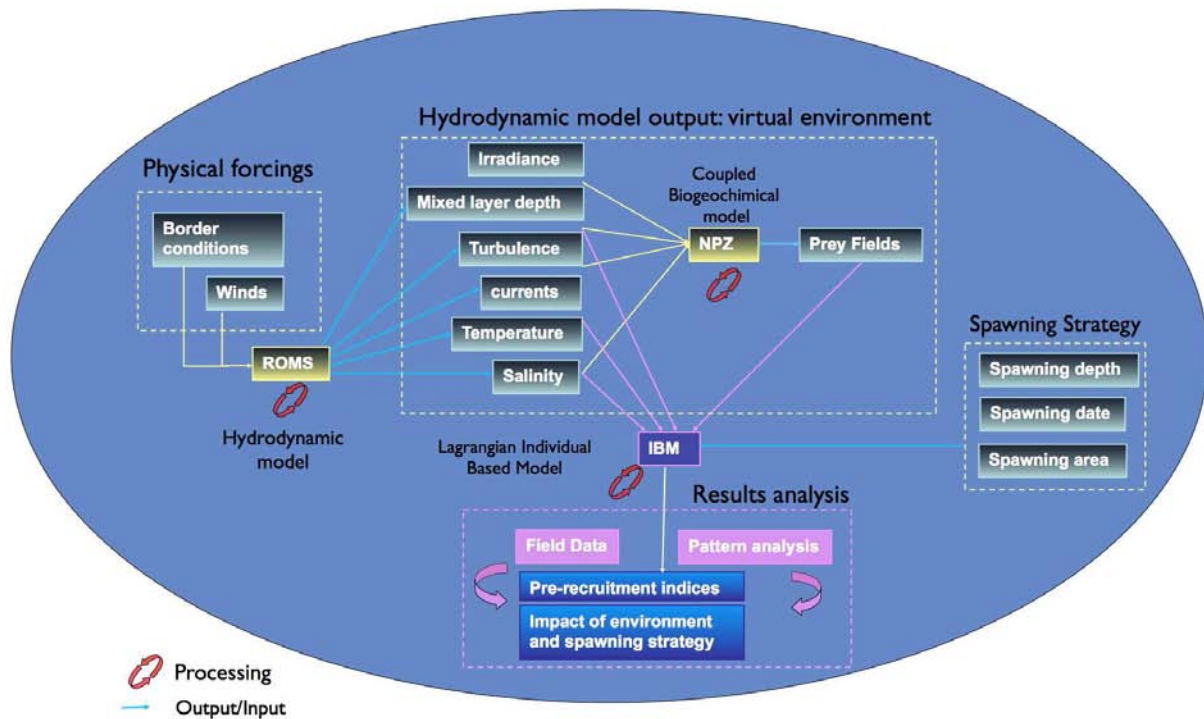


FIG. 1.4 – Schéma résumant les principales étapes de l'approche de modèle individu-centré pour l'étude des premiers stades de vie des petits pélagiques (adapté de Carolina Parada, University of Washington, pers. com.).

peut alors attribuer facilement aux individus des caractéristiques propres et qui peuvent changer en fonction de leur âge et/ou de leur environnement. Ainsi, chacune de ces deux approches (eulérienne et lagrangienne) présente ses propres avantages et inconvénients qui les rendent chacune adaptée à différentes situations et problématiques (voir Brochier, 2005; Guizien *et al.*, 2006, pour une discussion approfondie). Le couplage du modèle hydrodynamique avec un modèle biogéochimique de type NPZD (Nutriments - Phytoplancton - Zooplancton - Détritus) permet de prendre en compte la disponibilité en nourriture pour le développement des individus (Hermann *et al.*, 2001; Kone, 2006). Les dates et positions de lâché des individus dans la grille hydrodynamique constituent la stratégie de ponte. Enfin, les résultats fournissent, pour chaque individu, l'état et la position à tout instant de la simulation ;

l'analyse statistique de ces données permet de déduire l'effet de la stratégie de ponte sur la survie des premiers stades de vie, et la confrontation avec les observations réelles permet valider les résultats du modèle et/ou de générer de nouvelles hypothèses à vérifier (Miller, 2007). La figure 1.4 récapitule la chronologie de l'ensemble de ce processus de modélisation.

L'utilisation des modèles individu-centrés spatialisés a été croissante depuis le début des années 1990, suivant de près le développement des modèles hydrodynamiques. En 2001, Werner *et al.* (2001) considèrent même ce type de modèle comme étant devenu l'outil de facto pour les l'étude du recrutement chez les poissons. Aujourd'hui, cette approche est utilisée dans la majorité des grands programmes de recherche halieutique à travers le monde (Miller, 2007). Dans un proche avenir, ce type de modèle pourrait également devenir un des outils permettant de mieux comprendre et prévoir les effets des changements climatiques sur le recrutement des petits pélagiques (Lett *et al.*, sous presse).

L'un des principaux aspects méthodologiques de cette thèse réside dans l'utilisation d'un modèle individu-centré spatialisé afin de tirer profit des outils lagrangiens préalablement développés dans le laboratoire d'accueil, ainsi que des méthodes statistiques de traitement des résultats. Les simulations hydrodynamiques des zones étudiées étaient disponibles grâce aux travaux préalables de conception et validation de ces modèles dans les régions du Nord-Humboldt (Penven *et al.*, 2005b) et des Canaries (Marchesiello et Estrade, 2007). Le couplage d'un modèle biogéochimique nécessite d'abord sa calibration pour la région concernée, ce qui constitue un important travail en soit. De tels travaux viennent tout juste d'être publié, ou sont en passe de l'être pour les régions du Nord-Humboldt (Echevin *et al.*, 2008) et des Canaries (Machu *et al.*, soumis), mais les sorties de modèles correspondantes n'étaient pas encore disponibles durant la période de ce doctorat. À la place, nous avons considéré des zones de nourricerie statiques, correspondant généralement aux zones du talus continental où les images satellites font apparaître de fortes concentrations en chlorophylle tout au long de l'année.

De plus, l'approche individu-centré a permis de construire un modèle dit « d'évolution », dans lequel on utilise la capacité des individus à mémoriser leur environnement de naissance et à transmettre ces informations à leurs descendants afin de tester des hypothèses de stratégies de reproduction incluant un comportement de « homing », c'est-à-dire de retour au lieu ou à l'environnement de naissance pour se reproduire. Cet aspect d'héritage de l'individu enfant des propriétés de l'individu parent est particulièrement facile à implémenter en utilisant un langage de programmation orienté objet. Ce type de langage est utilisé dans la majorité des modèles individus-centrés.

1.4 Objectifs de la thèse

La problématique de la compréhension des mécanismes affectant le recrutement, voire sa prévision, est un point crucial pour arriver à une gestion durable des activités de pêche. En conséquence, un très grand nombre de travaux et publications traitent de ce sujet, et c'est donc très modestement que la présente thèse entend participer à l'amélioration de la compréhension du rôle des facteurs physiques sur les variations de recrutement des petits pélagiques dans les régions d'upwelling. Nous espérons toutefois apporter une contribution utile à la recherche dans ce domaine en particulier grâce à l'utilisation et la mise au point de nouveaux outils de modélisation, des modèles individu-centrés, couplés avec les simulations hydrodynamiques récemment mises au point par les équipes d'océanographie physique. La préparation des expériences numériques ainsi que l'interprétation des résultats se fait par confrontation avec des patterns visibles dans les données de terrain, ce qui garantit une certaine robustesse des conclusions tirées (approche orientée pattern, Pattern Oriented Modelling, [Grimm *et al.*, 1996, 2005](#)). Dans ce cadre, notre recherche s'est articulée en deux principaux objectifs, avec deux outils différents pour aborder la question de la reproduction des petits pélagiques dans les zones d'upwelling.

D'abord, on cherche à caractériser l'impact de l'environnement sur la

survie des œufs et larves. Pour cela le couplage du modèle individu-centré avec les sorties hydrodynamiques permet un grand nombre d'expériences virtuelles qui seraient impossibles à réaliser dans le monde réel mais qui nous renseignent sur la relation existant entre la stratégie spatio-temporelle de ponte et le succès de cette ponte en terme de recrutement. On peut ainsi tester la sensibilité du recrutement à la variabilité de l'environnement et aux différentes tactiques de ponte (date, lieu, profondeur).

L'autre objectif est d'étudier et comparer l'effet de différentes stratégies de reproduction sur les patterns de ponte, grâce à l'utilisation d'un modèle individu-centré d'évolution. Le modèle permet aussi de tester l'impact de telle ou telle contrainte environnementale sur la sélection des patterns de ponte et de visualiser, selon la stratégie adoptée, la persistance de la population dans un milieu changeant grâce aux simulations hydrodynamiques interannuelles.

Par ailleurs, cette thèse étant menée sur deux écosystèmes d'upwelling présentant des caractéristiques différentes, elle peut bénéficier des apports de l'approche comparative, si utile dans ce cas où la taille des écosystèmes limite l'approche expérimentale. Dans le système de courant du de Humboldt on se focalise sur le cas de l'anchois (*Engraulis ringens*), tandis que dans le système du courant des Canaries on s'intéresse à la fois à l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) et à la sardine (*Sardina pilchardus*). Le fait d'avoir appliqué une méthodologie similaire dans les deux systèmes nous permettra d'effectuer des comparaisons, tant sur le plan qualitatif que quantitatif. De plus, des travaux similaires ayant déjà été conduits dans le système du Benguela ([Parada et al., 2003](#); [Miller et al., 2006](#)), nous pouvons étendre la comparaison à ce système.

Enfin, l'objectif ultime de cette thèse est de définir les relations environnement - recrutement, afin de pouvoir ultérieurement formuler des hypothèses quant aux effets possibles d'un changement climatique sur la reproduction des petits pélagiques dans les zones étudiées.

1.5 Plan de la thèse

Le présent ouvrage est une thèse sur document, ce qui signifie qu'elle est majoritairement constituée d'articles rédigés durant la période du doctorat et acceptés pour publication dans des revues internationales. Ces articles sont intégrés au format général de la thèse, mais le texte original a été conservé en anglais.

Le chapitre II réunit les travaux réalisés sur le système d courant de Humboldt en collaboration avec des chercheurs péruviens de l'IMARPE (Instituto del Mar del Perú), plus spécifiquement du CIMOBP (Centro de Modelación Biológica y Pesquera). Ce travail se décompose en deux phases : d'abord l'étude des conditions optimales de survie pour les premiers stades de vie des anchois, en condition climatique moyenne (forçage climatologique). Cette partie fait l'objet d'un article, publié dans un numéro spécial de la revue *Progress in Oceanography* consécutif à la Conférence « The Humboldt Current System » tenue à Lima, en novembre 2006. Dans une seconde section de ce chapitre, on présente des expériences supplémentaires qui permettent de tester l'effet de la variabilité interannuelle, et en particulier de El Niño 1997-1998, grâce à une simulation hydrodynamique avec forçage réaliste sur la période 1992-2000 (travail non publié).

Le chapitre suivant contient les travaux concernant le système du courant des Canaries réalisés en collaboration avec des chercheurs marocains de l'INRH (Institut National de Recherche Halieutique) en ce qui concerne la partie continentale du système, et avec des chercheurs espagnols de l'ULPGC (Université de Las Palmas de Gran Canaria) pour la partie insulaire. Ces travaux sont présentés sous la forme d'un article publié dans la revue *Journal of Plankton Research*, qui rassemble les résultats obtenus à la fois sur le transport et la rétention de l'ichthyoplancton le long de la côte marocaine et le transport de la zone côtière vers l'archipel des Canaries.

Nous présentons ensuite une problématique, et une approche méthodologique,

différente de celle appliquée dans les chapitres précédents, basée sur un modèle individu-centré d'évolution. Cette approche permet d'évaluer l'effet de différentes contraintes sélectives sur les zones de pontes sélectionnées. Une première section présente les quatre différentes stratégies de reproduction que l'on a voulu comparer, à savoir le homing géographique (fidélité au lieu de ponte), le homing environnemental (fidélité à l'environnement de ponte), l'opportunisme et le bet-hedging. Cette section n'est pas publiée. La seconde section est une comparaison des résultats obtenus pour le homing géographique entre trois régions d'upwelling, Nord-Humboldt (Pérou), Sud-Humboldt (Chili) et Canaries Central (Maroc). Cette section correspond à un article accepté pour publication dans le numéro spécial de la revue *Progress in Oceanography* consécutif à la conférence « Eastern Boundary Upwelling Systems » tenue à Las Palmas de Gran Canaria, en juin 2008. Cet article vient d'être accepté avec révisions mineures et c'est la version révisée qui est incluse dans le présent document. Une troisième section présente les résultats obtenus pour les autres stratégies de reproduction en se focalisant sur la région du Nord-Humboldt. Dans une dernière section nous comparons les patterns de ponte virtuels obtenus en simulant les différentes stratégies de ponte. Ces deux dernières sections ne sont pas publiées.

La discussion générale aborde la comparaison des upwellings des régions Nord-Humboldt et Canaries Central au regard des résultats obtenus. Cette comparaison est élargie au courant de Benguela grâce à la bibliographie existante dans cette région. Nous soulignons ensuite les limites de l'approche de modélisation utilisée dans le cadre de cette thèse, et proposons quelques perspectives de développements futurs. Enfin, nous discutons brièvement de l'utilité de cette approche pour étudier l'impact des changements climatiques sur les populations de petits pélagiques dans les écosystèmes d'upwelling.

Chapitre 2

Le Système du Nord-Humboldt

Ce chapitre présente les résultats d'étude du transport de l'ichthyoplankton dans le système du Nord-Humboldt réalisés en 2006 à l'aide de l'outil de modélisation *Ichthyop* (Lett *et al.*, 2008) au CIMOBP (Centro de Modelación Biológica y Pesquera, Pérou) dans le cadre de la coopération franco-péruvienne IRD-IMARPE (respectivement Institut de Recherche pour le Développement et Instituto del Mar del Perú) . Les résultats sont discutés à la lumière de données de distribution de ponte des anchois (*Engraulis ringens*) collectées par l'IMARPE dans cette région. D'autres travaux concernant cette région sont également présentés dans le cadre de l'application du modèle individu-centré d'évolution dans le chapitre 4.

2.1 An individual-based model study of anchovy early life history in the northern Humboldt Current system

Progress in Oceanography 79: 313-325, 2008

Timothée Brochier¹, Christophe Lett², Jorge Tam³, Pierre Fréon¹, François Colas^{3,4}, Patricia Ayón³

- (¹) Institut de Recherche pour le Développement, UR ECO-UP, CRHMT Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale. Avenue Jean Monnet, BP 171 34203 Sète Cedex France.
- (²) Institut de Recherche pour le Développement, UR ECO-UP, University of Cape Town, Oceanography Department, Rondebosch, 7701, South Africa
- (³) Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Esquina Gamarra y General Valle S/N Chucuito Callao, Peru
- (⁴) now at Institute of Geophysics and Planetary Physics (IGPP), University of California Los Angeles, Los Angeles, CA, USA.

Abstract We used an individual-based model of anchovy (*Engraulis ringens*) early life history coupled with hydrodynamic outputs from the Regional Oceanic Modeling System (ROMS) to investigate the factors driving variability in egg and larval survival rates in the northern Humboldt upwelling region off Peru. Individuals were released within a coastal area and followed for a period of 30 days. Those that were still in the coastal area at that time were considered as retained. We investigated the spatial and temporal variability in the release locations of the individuals retained, and compared these to observed egg concentration patterns reconstructed from a 40-year period of monitoring. A first set of simulations using passive particles to represent anchovy eggs and larvae revealed a large sensitivity of the results to the initial vertical distribution of particles. We then conducted two additional sets of simulations that included the effect of egg buoyancy, larval vertical swimming behavior and lethal temperature. We obtained (1) maximal coastal retention close to the surface in winter and in deeper layers in summer (2) a large in-

fluence of egg buoyancy and of larval vertical behavior on coastal retention in all seasons, (3) a partial match between dates and locations of enhanced retention and observed egg concentration patterns and (4) a low effect of lethal temperature on survival except when associated with high egg density. The model suggests that an optimal temporal spawning pattern for maximizing coastal retention would have two maximums, the most significant in austral winter and the second in summer. This pattern agrees roughly with observed spawning seasonality, but with temporal discrepancy of about two months in the peaks of both series. Spatially, we obtained higher retention in the model between 10°S and 20°S, whereas the observed maximum egg concentration was located between 6°S and 14°S. Among the three sets of simulations, the one taking into account larval vertical swimming behavior lead to the best match with the data.

Keywords: egg buoyancy; DVM; larval survival; IBM; *Engraulis ringens*; hydrodynamic model; Peru; ichthyoplankton; biophysical model.

2.1.1 Introduction

Upwelling ecosystems support large populations of small pelagic fish, particularly clupeoids like anchovy and sardine (Fréon *et al.*, 2006). These species are believed to control the trophic dynamics of these systems (Cury *et al.*, 2000) and are often exploited by industrial and artisanal fisheries (Fréon *et al.*, 2005). High levels of recruitment variability make anchovy and sardine stocks particularly difficult to manage (Jacobson *et al.*, 2001). As these fish are short-lived and often heavily exploited the bulk of the biomass comes from one (anchovy) to three (sardine) year-classes. Consequently, fluctuations in recruitment success translate rapidly into fluctuations in population sizes. It is generally accepted that recruitment dependence on the spawning biomass is low, except at very low levels of parental biomass (Fogarty, 1993; Myers, 1998; Myers *et al.*, 1999), and that it depends mainly on survival during the first life stages. Survival is thought to be mainly mediated by environmen-

tal conditions rather than by density-dependent processes. Environmental conditions which could influence the survival of the early life stages have been well described (Bakun, 1996; Cury et Roy, 1989; Lasker, 1985). However, forecasting environmentally driven fluctuations in recruitment remains problematic.

The Humboldt Current System is one of the world's major eastern boundary current upwelling systems, and it currently sustains a huge stock of anchovy (*Engraulis ringens*), also called anchoveta, that is exploited by thousands of purse-seiners whose annual landing exceeds 5 million tons (Ñiquen et Fréon, 2006). This stock has been monitored since the 1960s by the Peruvian institute IMARPE, providing extensive information on spawning dates and areas despite their large variability (Santander, 1981; Senocak et al., 1989). Anchovy reproduction usually displays two annual peaks, with a major spawning in late winter (August - September) and a secondary spawning in summer (February - March). On average, the winter spawning season is much more intense than the summer one, and the main spawning area is located between 6°S and 14°S. However, inside this large area spawning is both spatially and temporally very irregular. Muck (1989) found a strong negative relationship between the proportion of mature females and temperature but the data were not spatialized. Another study suggested that larvae survived better off the northern coast of Peru during the austral winter season when motile (swimming) algae are available as food (Walsh et al., 1980). Understanding the factors driving anchovy spawning date and location and their impact on eggs and larvae is a key question for local fisheries management.

Realistic numerical hydrodynamic models at a regional scale have recently become available as computational power has rapidly increased over the last decade (Haidvogel et Beckmann, 1998). These models have increasingly been coupled with individual-based models to study the dynamics of early life stages of marine species (Miller, 2007; Werner et al., 2001) and particularly small pelagic fish (Lett et al., *ress*). Recently, a climatological hydrodynamic simulation of the northern Humboldt upwelling region at a relatively high

resolution ($1/9^\circ$) has been developed and validated (Penven *et al.*, 2005b). Lett *et al.* (2007a) used it to build putative maps of Bakun's triad processes (concentration, retention and enrichment, Bakun, 1996). They showed that the area of largest concentration of anchovy eggs matched the area of optimal simulated enrichment and retention, and that maximum retention rates occurred in summer while enrichment was stronger in winter. Although their results could explain some of the significant anchovy spawning patterns, they could not explain others, like the bimodal seasonal distribution of anchovy egg production usually observed in Peru. In this paper, the same climatological hydrodynamic simulation was used but with a different (and complementary) approach. Instead of mapping separately Bakun's triad elements, we studied the functional impact of anchovy spawning period, vertical egg and larval movements (buoyancy and swimming), and mortality on anchovy retention, following the methodology described by Mullon *et al.* (2003). We compared the model output with observed data on spawning patterns, following the pattern-oriented modelling approach (Grimm *et al.*, 2005). Field egg concentration of anchovy eggs as surveyed by IMARPE were used as a proxy for spawning location and period.

It is generally accepted that clupeoids maximize egg and larval retention by spawning in favorable areas (Bakun, 1996), and there is no evidence of the Peruvian anchovy being an exception. Therefore, one of the questions addressed in this paper is whether it is possible, with a simple condition of larval retention in the phytoplankton-rich coastal area, to model features of the observed spawning behavior. In other words, does the Peruvian anchovy spawning maximize the retention condition? We also investigated the impact of egg buoyancy and larval swimming on retention, using different vertical swimming behaviors such as diurnal vertical migration (DVM) and ontogenic migration. Finally, being in an area where the presence of upwelled waters leads to large temperature variations, we also tested different lethal temperatures to analyze how they might interact with other factors to modulate retention.

2.1.2 Methods

The Model

The individual-based model (IBM) description below follows the Overview-Design-Details (ODD) protocol for describing individual- and agent-based models (Grimm *et al.*, 2006; Grimm et Railsback, 2005) and consists of six subsections below. The first two subsections provide an overview, the fourth explains general concepts underlying the model design, and the remaining three subsections provide details. The present model is a version of a modeling tool called Ichthyop (Lett *et al.*, 2008) that can be downloaded from <http://www.eco-up.ird.fr/projects/ichthyop/>.

Purpose

We used a coupled model of transport and survival of anchovy early life stages to assess coastal retention rates depending on spawning tactics, and compared optimized results with the observed reproduction patterns. We also used the model to investigate the relative importance of environmental and behavioral factors on retention.

State variables and scales

The model is composed of virtual individuals and their marine physical environment. Individuals were characterized by the state variables: age (in days), location (in three dimensions, longitude, latitude and depth), life stage (egg or larva) and status (alive or dead). The environment was characterized by three-dimensional fields of state variables: water velocity (in $m.s^{-1}$), temperature (in °C) and salinity (PSU).

Environmental conditions were provided by archived simulations of the Regional Oceanic Modeling System (ROMS) (Shchepetkin et McWilliams,

2005) configured for the Peruvian region (Penven *et al.*, 2005b). The grid extends from 5°N to 22°S and from 70°W to 92°W with a horizontal resolution of 1/9°. Since ROMS uses terrain-following curvilinear coordinates with 32 layers in this configuration, the vertical resolution ranges from 30 cm to 6.25 m at the surface layer and from 31 cm to 1086 m at the bottom layer. To investigate the seasonal variability of the environment we used a simulation forced with monthly climatological atmospheric fluxes and boundary conditions. Penven *et al.* (2005b) validated the modeled seasonal cycle. Since the mesoscale environment is variable in different simulation years (with the same climatological forcing) due to intrinsic model variability (Batteen, 1997; Marchesiello *et al.*, 2003), a set of three years was chosen randomly among those used by Penven *et al.* (2005b). Water velocity, temperature and salinity fields were averaged and stored every two days. These fields were interpolated in time and space in the IBM to determine values of the environmental state variables at any individual location every two hours. Every simulation lasted for 30 days.

Process overview and scheduling

Virtual eggs were released in the environment following a determined spatial (area, depth and patchiness) and temporal (month, duration and frequency) spawning strategy that constituted the initial conditions (see *initialization* and spawning strategy below). Once released, each egg or larva within each time step was moved, tested for mortality and finally for retention (see *movement*, *mortality* and *coastal retention* below). Depending on the type of simulation, the movement was a passive Lagrangian transport with or without addition of a buoyancy scheme for eggs, or a vertical swimming behavior scheme for larvae.

Design concepts

Stochasticity. The release location for each individual was chosen randomly within the specified spawning areas. It aimed at simulating patchy or uniform distributions depending on a patchiness parameter (see *spawning strategy* below). Instead of testing a repetition effect that largely depended on the initial number of released particles, as did Mullon *et al.* (2003), the number of individuals chosen was large enough (3000 individuals) to avoid effects due to the random initial location. Therefore only one simulation for each set of parameters was necessary.

Observation. A series of simulations were run with different pre-defined sets of parameters. For each simulation the proportion of individuals retained within the coastal area was calculated. We then performed a variance analysis on the proportion of retained individuals. We also investigated the spatial and temporal variability in the release locations of the individuals retained, and compared these to observed egg concentration patterns reconstructed from a 40-year period of monitoring.

Initialization

In each simulation 3000 particles representing virtual eggs were released in the spawning area at the beginning of each month. The spawning area extended from 2°S to 20°S, and from the coast to the 3000 m isobath, which roughly corresponds to the zone of maximum chlorophyll concentrations (Fig. 2.1). The initial conditions of virtual spawning were defined by year (in the climatological series), month, spawning frequency, area, patchiness and depth (see *spawning strategy* below). For each simulation, a set of individual characteristics was also chosen: lethal temperature, egg buoyancy and vertical migration behavior (see *movement* and *mortality* below).

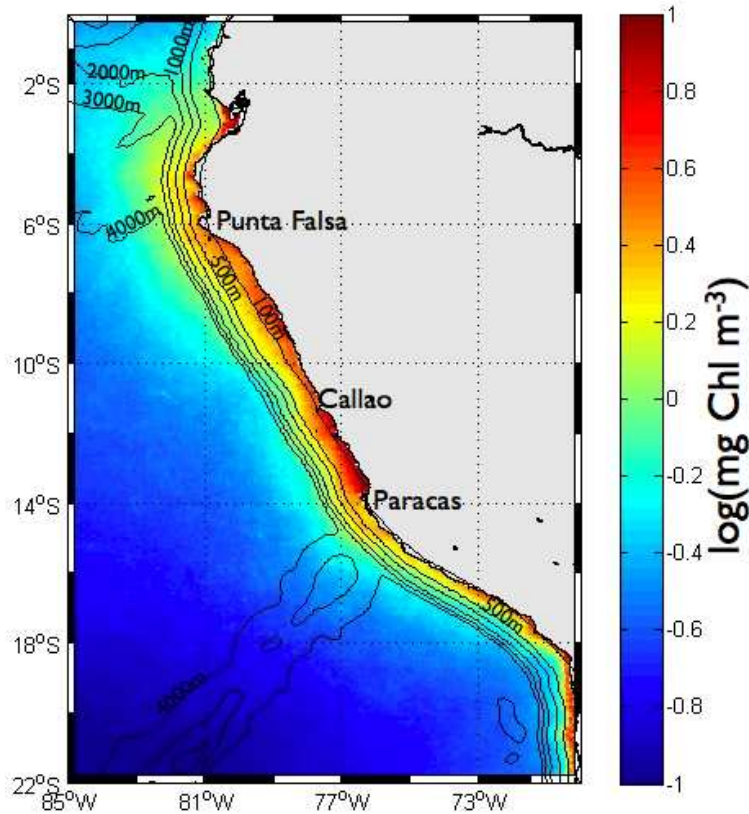


FIG. 2.1 – Superficial chlorophyll a concentration annual mean, over the period 1997-2003 (SeaWiFS) superposed with isobaths 100m, 500m, 1000m, 2000m, 3000m and 4000m. The higher chlorophyll a concentration are above the continental shelf. Source: ocean Color Web: oceancolor.gsfc.nasa.gov - processing: interannual means - IRD (D. Dagorne).

Submodels

Spawning strategy: The spawning strategy was defined by the (virtual) spawning area, depth, time, duration, frequency and patchiness. The spawning area was a set of sub-areas covering the coastal zone previously defined (see Initialization). These sub-areas were defined by three bathymetric intervals (0 - 100 m, 100 - 500 m and 500 - 3000 m) and nine latitudes (every two degrees from 2° to 20° S). Depth of spawning was defined by an interval (upper and lower depth levels, in m). Spawning time was defined by year

and month. Spawning frequency and spawning patchiness were parameters used to set the time and space distribution of the released particles. Spawning frequency was the number of times virtual eggs were released within the spawning period (one month). For this parameter we used values of 1, 3 and 5 to set that all virtual eggs (3000) were released on day 0, 1/3 of them (1000) on days 0, 10 and 20, or 1/5 (600) on days 0, 6, 12, 18 and 24. Spawning patchiness indicated the number of particles released around the same location (± 1 m for depth, $\pm 1/9^\circ$ for longitude and latitude). For this parameter we used values of 1, 10 and 100. This last value, for example, indicates that the 3000 particles were released by groups of 100 around any location, i.e., the distribution of particles was patchy, with 30 patches of 100 particles. Locations were randomly chosen within the spawning area.

Movement: Depending on the type of simulation, the movement was purely Lagrangian (passive), with buoyancy for eggs or with vertical swimming behavior for larvae (Equ. 1). Egg buoyancy was calculated as a function of egg density and water density, the latter being calculated as a function of water temperature and salinity (see [Parada et al., 2003](#), for details). The buoyancy scheme was only applied before hatching, i.e., during the first two days after spawning, as suggested by laboratory experiments (Ware et al., 1980). Depending on the type of simulation, the vertical swimming behavior consisted in a diurnal vertical migration (DVM) between two fixed depths (scenario 1) or in maintaining fixed depths at 1, 15 or 30 m (scenario 2, 3 and 4, respectively). The larval vertical swimming scheme was applied 4 days after hatching, i.e., from day 6, roughly corresponding to the time of complete yolk resorption ([Ware et al., 1980](#)). In scenario 1 the vertical swimming velocity was an age-dependent function derived from an age-length relationship ([Castro et Hernández, 2000](#)) and a length-velocity relationship ([Hunter, 1977](#)). The resulting age-velocity relationship was linear for the first month (Equ. 2). Anchovy larvae swam approximately a distance equal to their size in one second ([Hunter, 1977](#)). We considered that this velocity could be applied for vertical migrations.

$$\left. \begin{aligned} x(t + \Delta t) &= x(t) + V_u \cdot \Delta t \\ y(t + \Delta t) &= y(t) + V_v \cdot \Delta t \\ z(t + \Delta t) &= z(t) + (V_z + V_{buoy}(a) + B \cdot V_{swim}(a)) \cdot \Delta t \end{aligned} \right\} \quad (\text{Eq. 1})$$

(x,y,z) = individual's position,

a = individual's age (days since spawning),

t = time,

$V_{u,v,z}$ = Current velocity along u, v or z axis

V_{buoy} = Buoyancy velocity depending on egg and water density

$V_{swim}(a)$ = Swimming velocity in $cm.s^{-1}$

B = Vertical migration behavior (± 1) depending on depth and time for DVM

$$V_{swim} = \begin{cases} 0 & \text{if } a \leq 6, \\ 0,1 + 0,08 \cdot (a - 6) & \text{if } a > 6. \end{cases} \quad (\text{Eq. 2})$$

Mortality: Mortality was temperature-dependent: virtual eggs and larvae died when they were exposed to temperature below a pre-defined threshold value. Although there are few data concerning the lethal temperature for anchovy larvae in Peru, larval survival is known to be strongly dependent on length at hatching, which is usually optimal at intermediate temperature in a given environment (Llanos-Rivera et Castro, 2006; Pauly et Soriano, 1989). Off Peru, the observed temperature range for adults anchovy spawning is 14-21°C (Jarre et al., 1991), without evidence of temperature selection for spawning (Bertrand et al., 2004). Here we tested the impact of three different arbitrary lethal temperature (12, 14 and 16°C). These values were selected after preliminary tests in order to obtain contrasted results.

Coastal retention: Individuals were considered as retained when they were alive and still in the coastal area after the drift period. We make the generally

accepted assumption that the variability of the recruitment is highly correlated to this retention (Bakun, 1996). Based on in situ observations (e.g., Ayón, 2004), the coastal area was the same as the spawning area, i.e., the area where high chlorophyll concentrations were observed (Fig. 2.1). For the drift period we used the « horizontal-current independent age », i.e., the age at which larvae can swim fast enough to influence their horizontal motion within the current field. The Peruvian anchovy larval stage duration is about 1.5 months, after which larvae metamorphose into juveniles and recruits (i.e., fish of 37.5 - 47.5 mm) at 3 months (Palomares *et al.*, 1987). The age-velocity relationship previously described indicated one month-old larvae can swim $\geq 2 \text{ cm.s}^{-1}$, which might be sufficient to influence motion within currents in the coastal area which typically flow $\leq 10 \text{ cm.s}^{-1}$ (Fig. 2.10). Therefore we set the drifting time to 30 days after spawning.

Simulation experiments, sensitivity analysis and pattern analysis

We performed 3 sets of simulations (Tab. 2.1), which tested the following factors: (1) Considering only Lagrangian drift, the effects of different spawning strategies (location, date, time, depth, etc.) on retention pattern (simulation I); (2) The effects of varying egg buoyancy (simulation II) and larval swimming (simulation III) on retention pattern.

Because our modeling design was similar to that of many experiments, we chose to perform analysis of variance (ANOVA) using retention rates as the dependent variable, the different tested effects (egg density, lethal temperature, spatial and temporal effects) and their first degree interactions as fixed factors. We checked that the error distribution was close to a Gaussian distribution and that the assumption of variance homogeneity was fulfilled. Because the spatio-temporal autocorrelation in the simulated data resulted in an overestimation of the number of degrees of freedom of the ANOVA, and hence of the significance level of the factors, we chose arbitrarily 2% for the explained variance as threshold to discuss the effect of the factors.

TAB. 2.1 – Parameters tested in each sets of simulation.

	Sim I	Sim II	Sim III
Latitude	2-4°S, 4-6°S, 6-8°S, ..., 16-18°S, 18-20°S		
Bathymetry	0-100m, 100-500m, 500-3000m		
Month	Every month		
Year	3	1	1
Depth of spawning	0-15m, 15-, 30m, 30-45m	0-50m	0-50m
Frequency (<i>spawn/month</i>)	1, 3, 5	1	1
Patchiness (<i>indiv/patch</i>)	1, 10, 100	1	1
Egg density ($g.cm^{-3}$)	No	1.023, 1.024, 1.025, 1.026, 1.027	No
Lethal temperature	No	12, 14, 16°C	No
Vertical swimming behavior	No	No	DVM 0-30m, Target 1, 15 & 30m

Finally, we compared retention spatial and seasonal patterns obtained with the IBM with field observations of anchovy egg concentrations. We derived an egg-distribution climatology with field data from 1961 to 2004. Considering that this observed distribution reflected the average spawning pattern, we compared it with the retention patterns resulting from simulation III, with a target depth of 15 m, which seems the most realistic in terms of egg and larval depth regulation. If the natural selection has maximized retention within the chlorophyll-rich coastal area for Peruvian anchovy as modeled here, then one would expect observed spawning and retention patterns to be similar in time and space.

2.1.3 Results

Sensitivity analysis

Simulation I: Factors included in the analysis of variance of the simulated retention values were (Tab. 2.2): date (year and month) of spawning, area (latitude and bathymetry) and depth of spawning, spawning frequency and

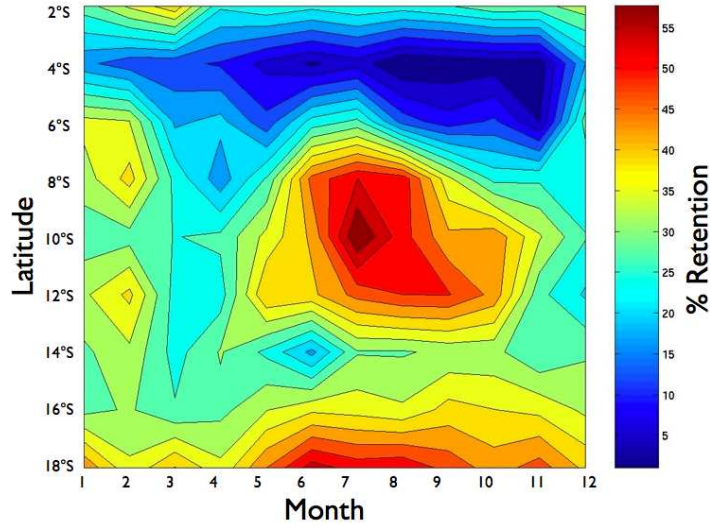


FIG. 2.2 – Hovmuller diagram of the retention rates (simulation I).

patchiness. Spawning depth explained more than 20% of the total variance in the retention values, followed by latitude (7%) and bathymetry (4%). Year, spawning frequency and patchiness explained very little of the variance. On average, retention increased with spawning depth, from $\sim 20\%$ for a spawning at 0 - 15 m to $\sim 45\%$ at 30 - 45 m. Retention was higher over the continental shelf ($\sim 40\%$ for particles released from the coast to the 100 m isobath) and decreased offshore ($\sim 20\%$ for particles released in the area between the 500 m and 3,000 m isobaths). Five interactions between factors explained more than 2% of the variability but with high degrees of freedom and therefore relatively low mean square values (Tab. 2.2). The most significant was the Month \times Latitude interaction. High ($> 40\%$) retention values were found from 8° to 14°S from June to October. Low ($< 20\%$) values were observed all year round from 2°S to 6°S (Fig. 2.2). The Month \times Depth interaction was observed together with the Month \times Bathymetry interaction (Fig. 2.3). For the 30 - 45 m depth level, retention values peaked during late spring (November - January) and were minimal in winter (June - September), while the opposite seasonal pattern was obtained for the 0 - 15 m level. Maximum values of retention were obtained in fall (May - June) for particles released

TAB. 2.2 – ANOVA of IBM’s output for simulation I shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	% Expl.	Pr(>F)
Depth	2	4074222	2037111	8043.3	22.7	< 2.2e-16
Latitude	8	1290999	161375	637.2	7.2	< 2.2e-16
Bathymetry	2	694725	347362	1371.5	3.9	< 2.2e-16
Month	11	250306	22755	89.8	1.4	< 2.2e-16
Year	2	11485	5743	22.7	0.1	1.45E-10
Patchiness	2	2490	1245	4.9	0.0	0.0073315
Frequency	2	387	194	0.8	0.0	0.4657411
Depth × Latitude	16	385742	24109	95.2	2.2	< 2.2e-16
Depth × Bathymetry	4	71194	17798	70.3	0.4	< 2.2e-16
Depth × Month	22	1040158	47280	186.7	5.8	< 2.2e-16
Depth × year	4	5498	1375	5.4	0.0	0.0002299
Latitude × Bathymetry	15	1092955	72864	287.7	6.1	< 2.2e-16
Latitude × Month	88	1827175	20763	82.0	10.2	< 2.2e-16
Latitude × year	16	42677	2667	10.5	0.2	< 2.2e-16
Bathymetry × Month	22	507748	23079	91.1	2.8	< 2.2e-16
Bathymetry × year	4	5542	1386	5.5	0.0	0.0002124
Month × year	22	40613	1846	7.3	0.2	< 2.2e-16
Residuals	25981	6580173	253		36.7	
TOTAL		17924089			100.0	

close to the coast and during late spring (November - January) for particles released further offshore. Because spawning depth was identified as the most sensitive parameter, we conducted two additional sets of simulations which included processes that affected the vertical distribution of eggs and larvae.

Simulation II: We tested the effect of different values of egg buoyancy (egg densities of 1.023, 1.024, 1.025, 1.026 and 1.027 $g.cm^{-3}$) and of lethal temperature (12, 14 and 16°C) on the simulated retention. We modeled different values only for the single parameters that were found as the most sensitive in the previous simulation, i.e., month, latitude and bathymetry, but held the remaining factors constant (Tab. 2.1). The spawning depth was set between 0 and 50 m. ANOVA on the retention values (Tab. 2.3) showed that egg buoyancy strongly contributed to the variability in retention values ($\sim 30\%$ of the variance) while the lethal temperature contributed only 7.6%. Increased egg

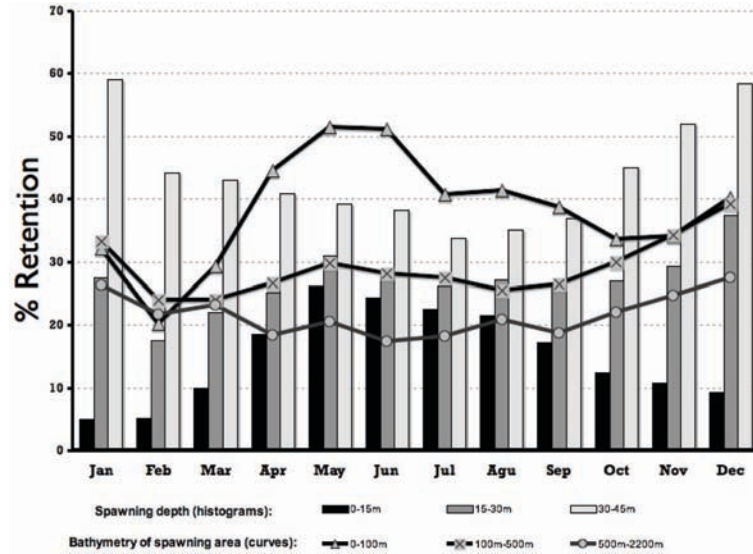


FIG. 2.3 – Monthly retention rates (simulation I). Histograms: particles released at three different depth ranges (0-15m, 15-30m, 30-45m). Curves: particles released at different position above the continental shelf: coast to isobaths 100m; 100m to 500m; 500m to 3000m. This figure shows (1) the opposite seasonal pattern of retention for the 0-15m and the 30-45m cape, and (2) the higher retention rate in spring and summer over the shallow shelf (0-100m).

density in the range $1.024 - 1.026 \text{ g.cm}^{-3}$ strongly increased retention values (Fig. 2.4). Temperature-dependent mortality was only significant for the highest density class (1.027 g.cm^{-3}). A high lethal temperature threshold was detrimental in this case (Fig. 2.4) suggesting that virtual eggs sank into low temperature waters before hatching. To confirm these hypotheses we analyzed the vertical distribution (averaged over the entire coastal area and over the year) after 2 days of transport for eggs randomly released between 0 and 50 m. For density values of 1.023 g.cm^{-3} and 1.024 g.cm^{-3} , eggs concentrated close to the surface. For a density of 1.025 g.cm^{-3} they remained mainly between 0 and 50 m, while for larger values, eggs sank rapidly, reaching waters deeper than 150 m for a density of 1.027 g.cm^{-3} (not shown). The large mortality observed for an egg density of 1.027 g.cm^{-3} was consistent with the annual mean depth of the lethal 16°C isotherm between 7°S and 13°S from the coast to 500 km offshore, which was about 150 m in the hydrodynamic

TAB. 2.3 – ANOVA of IBM’s output for simulation II shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	% Expl.	Pr(>F)
Density	4	1235548	308887	1293.86	29.08	< 2.2e-16
LethalTemp	2	323280	161640	677.07	7.61	< 2.2e-16
Latitude	8	290444	36306	152.08	6.84	< 2.2e-16
Month	11	56661	5151	21.58	1.33	< 2.2e-16
Bathymetry	2	51086	25543	106.99	1.20	< 2.2e-16
Density × LethalTemp	8	369698	46212	193.57	8.70	< 2.2e-16
Density × Latitude	32	323531	10110	42.35	7.62	< 2.2e-16
Density × Month	44	121762	2767	11.59	2.87	< 2.2e-16
Density × Bathymetry	8	74890	9361	39.21	1.76	< 2.2e-16
LethalTemp × Latitude	16	26367	1648	6.90	0.62	6.21E-16
LethalTemp × Month	22	2726	124	0.52	0.06	0.968
LethalTemp × Bathymetry	4	17465	4366	18.29	0.41	6.51E-15
Latitude × Month	88	161927	1840	7.71	3.81	< 2.2e-16
Latitude × Bathymetry	15	107884	7192	30.13	2.54	< 2.2e-16
Month × Bathymetry	22	36449	1657	6.94	0.86	< 2.2e-16
Residuals	4392	1048514	239		24.68	
TOTAL		4248232		100.00		

model (Penven et al., 2005). The Density × Month interaction (Fig. 2.5) showed maximum retention in winter (June - August) for densities of 1.023 $g.cm^{-3}$ and 1.024 $g.cm^{-3}$. For larger values there were two maxima, one in winter (June - August) and the other in summer (December - February). The Density × Bathymetry interaction (Fig. 2.4) showed that for an egg density of 1.025 $g.cm^{-3}$ and higher the largest retention values were obtained for spawning grounds between 100 and 500 m, while for lower values of density retention was maximum for the coastal spawning area. Finally, the Density × Latitude interaction indicated latitudinal variability of retention values for low density values (1.023 $g.cm^{-3}$ and 1.024 $g.cm^{-3}$). As these densities were the most superficial, this was certainly due to alongshore variations of the upwelling strength.

Simulation III: Simulated larvae were given depth-regulatory behavior: (1) a diurnal vertical migration (DVM) between 1 and 30 m, or a target depth of (2) 1 m, (3) 15 m, (4) 30 m. In this simulation vertical behavior was

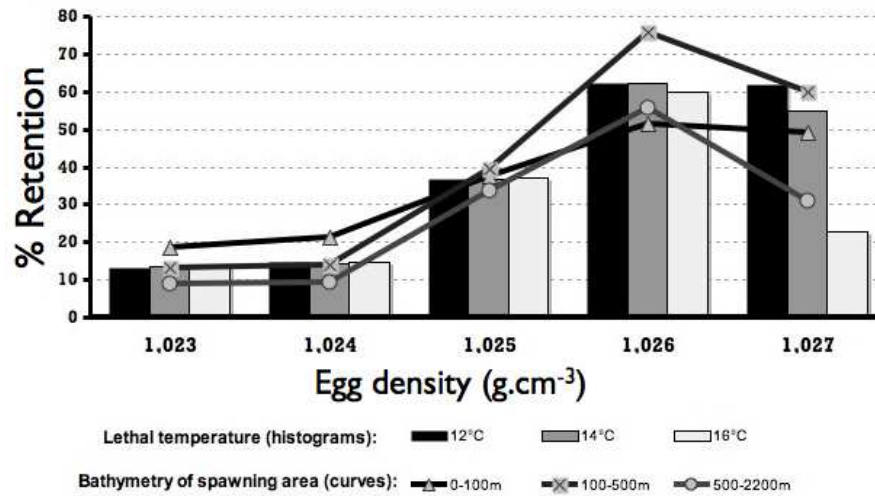


FIG. 2.4 – Retention rates for four different egg buoyancy (simulation II). Histograms: egg lethal temperatures of 12°, 14° and 16°C; Curves: spawning from coast to isobaths 100m; 100m to 500m; 500m to 3000m. Retention increases when buoyancy decreases, but lethal temperature then becomes limitant.

the main factor contributing to retention variability ($\sim 19\%$), followed by the Latitude ($\sim 18\%$), Month ($\sim 5\%$) and Bathymetry ($\sim 4\%$) factors (Tab. 2.4).

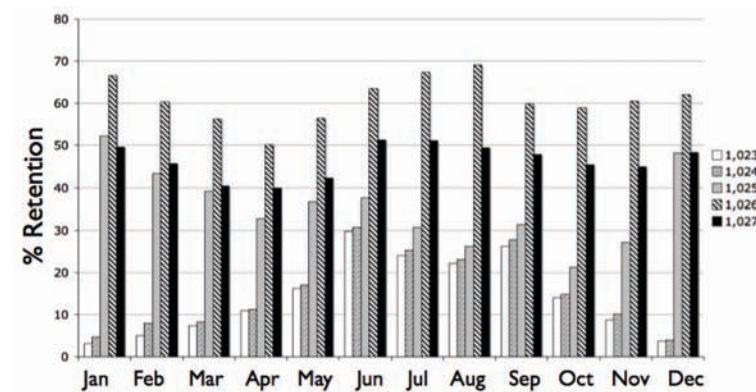


FIG. 2.5 – Monthly retention rate for four egg buoyancy (simulation II). Heavy eggs ($> 1.025\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) retention have two seasonal maxima while light eggs ($< 1.025\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) have only one maximum.

TAB. 2.4 – ANOVA of IBM’s output for simulation III shows the relative importance of each factor on the variation of the coastal retention rate.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	% Expl.	Pr(>F)
Vertical behavior	3	73278	24426	301.13	19.29	< 2.2e-16
Latitude	8	70184	8773	108.15	18.47	< 2.2e-16
Month	11	17687	1608	19.82	4.66	< 2.2e-16
Bathymetry	2	15911	7956	98.08	4.19	< 2.2e-16
Vertical behavior × Latitude	24	4994	208	2.57	1.31	5.53E-05
Vertical behavior × Month	33	31869	966	11.91	8.39	< 2.2e-16
Vertical behavior × Bathymetry	6	1711	285	3.51	0.45	0.0019
Latitude × Month	88	53371	606	7.48	14.05	< 2.2e-16
Latitude × Bathymetry	15	10942	729	8.99	2.88	< 2.2e-16
Month × Bathymetry	22	16009	728	8.97	4.21	< 2.2e-16
Residuals	1035	83955	81		22.10	
TOTAL		379911			100.00	

On average the simulated retention values increased with the target depth from $\sim 30\%$ (at 1 m) to $\sim 55\%$ (at 30 m). The DVM scenario gave an average retention value of $\sim 40\%$, slightly lower than the scenario using a target depth of 15m. The Vertical Behavior \times Month interaction explained a substantial part of the variance ($\sim 8\%$) but again with a high number of degrees of freedom (33). The retention patterns also changed much with bathymetry. For the coastal area (until 100 m depth) the retention values were maximal during winter for all vertical behavior scenarios. More offshore the scenarios using a target depth of 1 m or 30 m showed opposite retention patterns, while the DVM scenario and the 15 m depth one showed two maximums of retention, one during winter and one during summer (Fig. 2.6).

Pattern analysis

Seasonal pattern: The two peaks observed in the mean seasonal distribution of collected anchovy eggs could be compared with the two peaks obtained for retention in the simulation using vertical swimming behavior (Simulation III) and a target depth of 15 m with a spawning over the whole area (0 - 3000

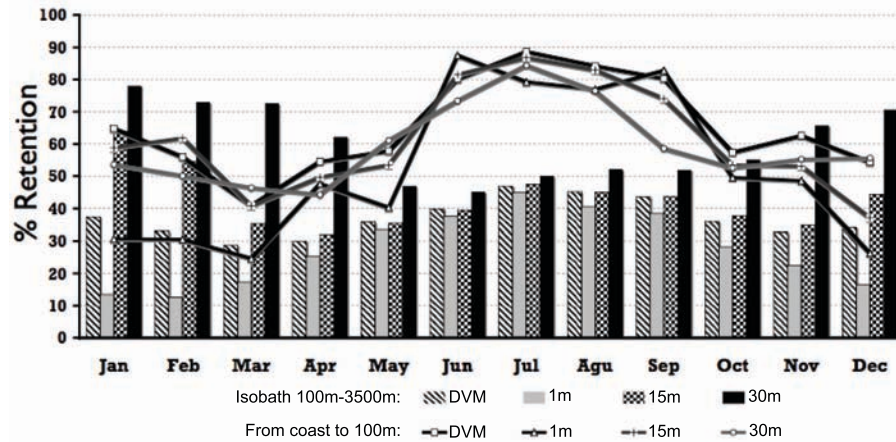


FIG. 2.6 – Monthly retention rate for different scenarios of larval vertical migration (simulation III). Histograms: eggs released from isobaths 100 m to 3500 m. Curves: eggs released from coast to isobath 100 m. Retention is constant in summer for any vertical swimming behavior, while in winter retention is lower for larvae migrating to the near surface and higher for larvae migrating to 30 m depth. For eggs released over the shallow shelf (< 100 m), the retention is much stronger in winter.

m), or only over the shelf (0 - 100 m). Although the correlation between maximum observed spawning and enhanced simulated retention was not precise, the main seasonal variation pattern was retrieved (Fig. 2.7). For spawning over the whole domain, the summer peak was larger than the winter one. By contrast, for spawning over the shelf only, where the majority of the eggs are actually spawned, the winter peak was larger. In both cases a temporal discrepancy of about two months was observed with the field data peaks (for technical reasons the hydrodynamic model started on January 15th so that the temporal shift was actually one month and a half).

Spatial pattern: Field observations indicated that anchovy eggs were found mainly between 6° and 14°S (Fig. 2.8). In the areas 6° - 10°S and 14° - 20°S anomalies of egg concentrations and anomalies of retention values were opposite. At 6° - 10°S, the observed egg concentration was significant despite relatively low retention simulated by the model. In contrast, from 14° to 20°S,

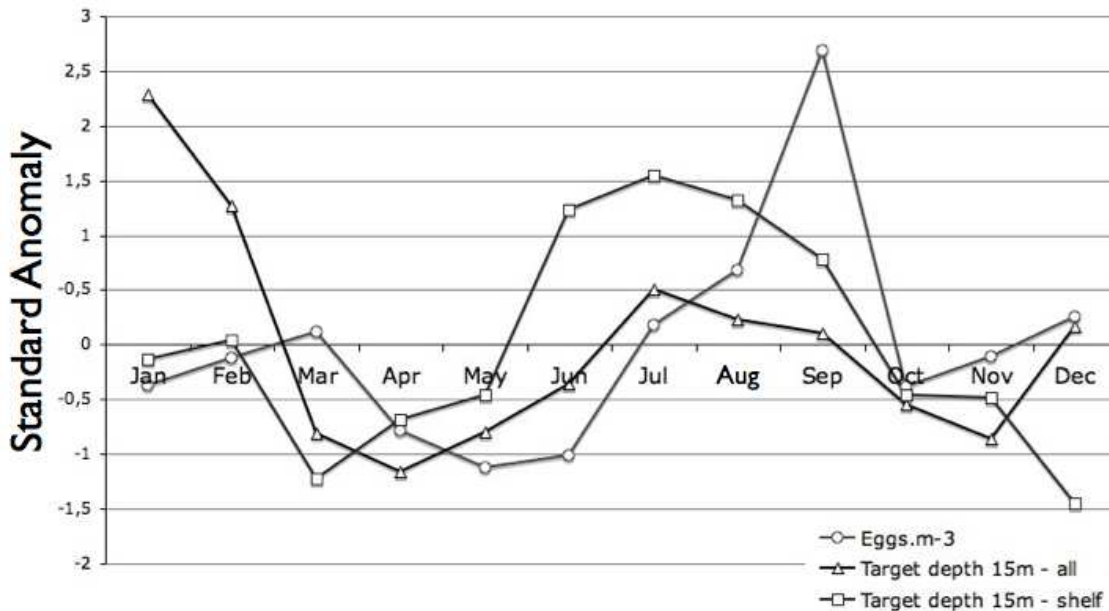


FIG. 2.7 – Standard anomalies of the mean monthly anchovy egg concentrations and the retention for larvae migrating to 15 m depth (simulation III) released (1) from coast to isobath 3000m (curve with triangles), (2) from coast to isobath 100m (curve with squares). The relative importance of the summer and winter peaks of retention depends on whether spawning was sets over the shelf or not.

field data indicated relatively low egg concentrations despite a high simulated retention (Fig. 2.8). However, the hydrodynamic model in that region did not reproduce properly the Paracas upwelling cell (Penven et al., 2005), which might lead to an overestimation of retention there.

Spatio-temporal pattern: We plotted similar Hovmuller representations for both anchovy egg concentrations (field data) and retention values derived from simulation III with a 15 m depth scenario (Fig. 2.9). The field data showed a spawning summer peak from 6°S to 10°S, while the model indicated a summer maximum of retention further south at 14 - 16°S. There was a winter spawning peak from 7° to 12°S and at 18°S, which roughly matched peaks in retention. There was a high simulated retention for eggs released south of 18°S from May to September, but not enough field data allowed to

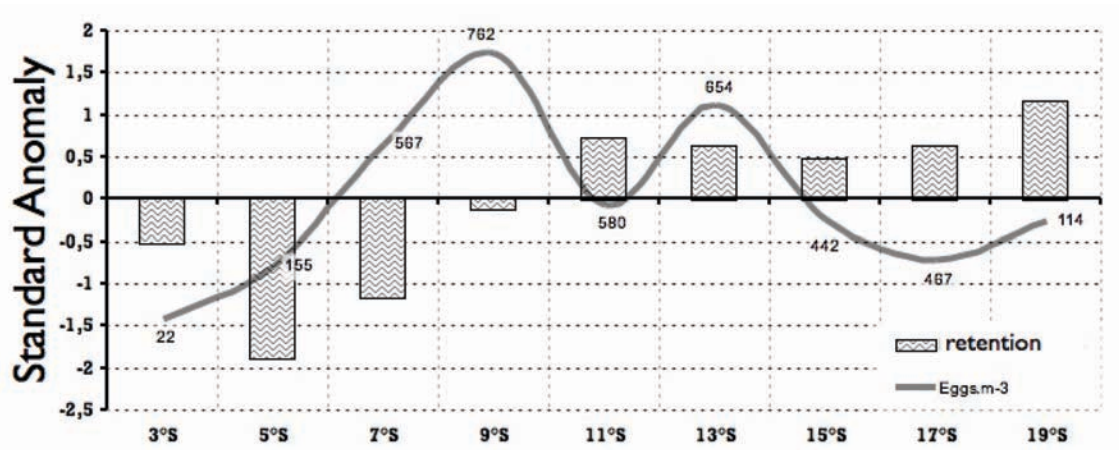


FIG. 2.8 – Spatial comparison between retention (simulation III) and eggs concentration standardized anomalies. The numbers near the curve indicate the number of data available (square of $1/10^\circ$ latitude \times $1/10^\circ$ longitude where there is data).

make a comparison, although there was also maximum egg concentrations at 18°S in August. In both egg concentrations data and simulated retention values, the summer peak was shorter than the winter peak, and values were low from March to May all along the domain.

2.1.4 Discussion

In temperate neritic waters the majority of pelagic fish eggs are spawned at shallow depths ($< 50\text{ m}$) and are neutrally or slightly positively buoyant (Sundby, 1991). Our first experiment (Simulation I) consisted in releasing virtual eggs at three depth levels between 0 and 45 m depth all along the Peruvian coast, and considering larvae as retained if they were still in this area after a drifting period of 30 days. Spatially, there were two retention minimums (Fig. 2.2) corresponding to the abrupt changes in coastal orientation off Punta Falsa ($2^\circ - 6^\circ\text{S}$) and off Paracas ($14^\circ - 16^\circ\text{S}$, Fig. 2.1). Lett *et al.* (2007a) used a different criterion for retention, based on the distance traveled by particles from their initial positions, and found maximum reten-

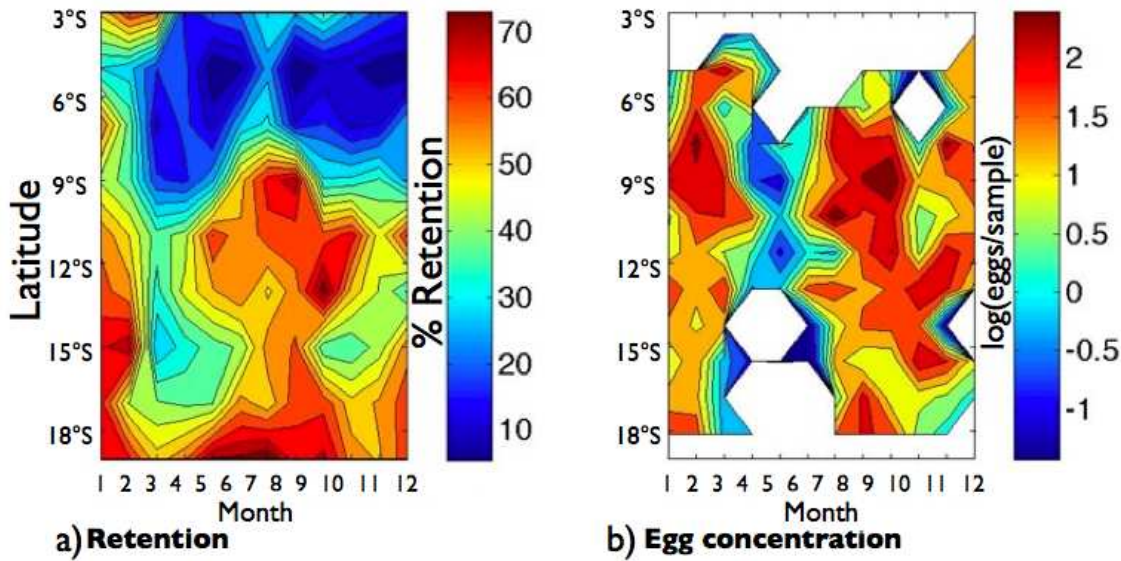


FIG. 2.9 – Spatio-temporal egg concentration and retention patterns. (a) Hovmuller diagram of retention (simulation III, target depth 15 m). (b) Hovmuller diagram of anchovy eggs concentration (blank indicates no sufficient data).

tion in summer. Differences in these results are due to currents being more alongshore in winter, which resulted in particles being transported away from their original locations but remaining in the coastal area (Fig. 2.10b), so that particles were considered as retained by our retention criterion but not by Lett et al.'s (2007a). This was checked by running the simulations described here with both criteria for comparison. Bakun (1987) showed that while the volume of Ekman transport off Peru is much larger in winter, the rate of larval offshore transport is higher in summer. He explained this counter-intuitive result by pointing out that « drifting organisms which are distributed through the upper mixed layer would experience a faster net offshore drift in the thinner surface mixed layer of austral summer than in the deeper mixed layer of winter, even though the winter transport (by volume) is much larger ». Our results agree with this theory, since on average we obtain better retention rates during winter. However, this pattern is sensitive to the spawning depth and location within the upwelling area, and in particular show a sum-

mer maximum of retention for particles released between 30 and 45 m (Fig. 2.3). This maximum occurs because the summer mixed layer is shallower and the offshore Ekman transport layer thinner, with onshore return currents as shallow as 25 m (Fig. 2.10a).

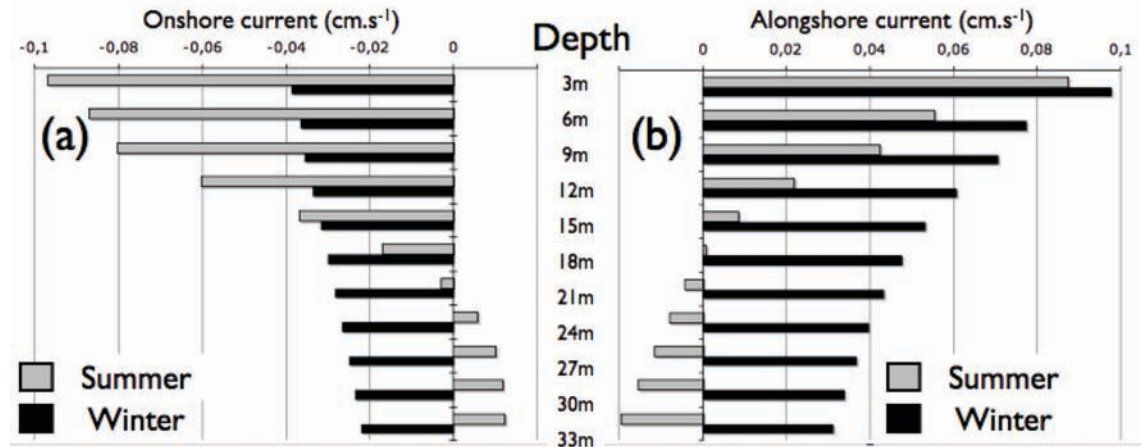


FIG. 2.10 – Average vertical structure (0-30m) of the flow obtained from the climatological hydrodynamic model simulations (one year) in summer and in winter from 6°S to 14°S over the coastal area (until isobath 2200m). (a) Onshore current, (b) Alongshore current component. In summer there is a current shear around 20m that doesn't appear in winter.

Spawning frequency and patchiness were not significant factors in the simulations, showing that the non-uniformity in the temporal and spatial distribution of egg release had no effect on retention. Regarding frequency, it might be due to the fact that we used monthly averaged forcing for the hydrodynamic model, which did not allow reproducing significant circulation variability within a month. Regarding patchiness, the null effect could mean that with a patchy spawning, after a short time of drift the eggs were so mixed all along the coast by the mesoscale structures that the final results did not significantly differ from a uniform initial distribution. Clearly these factors would be more important if small-scale biological factors like predation or feeding were included.

Since the currents displayed vertical shears near the surface in the up-

welling area (Penven *et al.*, 2005b), the vertical distribution of eggs and larvae was a main factor affecting coastal retention. Generally, the factors likely to determine the vertical profile of pelagic fish eggs are spawning depth, buoyancy, vertical mixing, and depth-dependent mortality (Sundby, 1997). Typically, pelagic fish eggs accumulate at the sea surface and decrease in concentration exponentially with depth (Sundby, 1983). In the Bay of Biscay, Coombs *et al.* (2004) found eggs of both sardine and anchovy predominantly in the upper 20 m of the water column above the pycnocline, increasing in abundance towards the surface. This distribution is expected for buoyant particles under the influence of wind mixing at the surface, by considering the balance of the egg ascent and vertical diffusion (Sundby, 1991), and is consistent with other field reports (Coombs *et al.*, 2003; Dopolo *et al.*, 2005; Olivar *et al.*, 2001). Observations in the northern Humboldt (7°S) for anchovy eggs showed a similar pattern (Ayón, 2004).

In Simulation II we used egg densities ranging from 1.023 g.cm^{-3} to 1.027 g.cm^{-3} . For a value of 1.023 g.cm^{-3} , buoyancy was positive within the entire spawning area, while for both densities of 1.024 g.cm^{-3} and 1.025 g.cm^{-3} , part of the eggs ended up near the surface and another part (spatially segregated) accumulate around 40 - 50 m, probably near the pycnocline. For 1.026 g.cm^{-3} and 1.027 g.cm^{-3} , eggs sank below 50 m. These results suggest that egg densities leading to the typical observed vertical distribution are between 1.024 g.cm^{-3} and 1.025 g.cm^{-3} . Measurements of egg densities for *Engraulis ringens* are not available. Measurements for *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay gave an egg density around 1.023 g.cm^{-3} and a marked increase in density amounting to 1.025 g.cm^{-3} in the final quarter of egg development (Coombs *et al.*, 2004). Simulation II also showed that coastal retention increased with egg density. Positive buoyancy of particles led to reduced retention because offshore transport was always faster near the surface. Other simulations (not presented) showed that various spawning depths (0 - 15, 15 - 30 or 30 - 45 m) had no significant effect on retention when the buoyancy scheme was included. We conclude that water density and pycnocline depth are significant parameters for determining egg coastal

retention. The incubation time might also be important, since it determines the time during which eggs are exposed to the low retention rates occurring near the surface.

The vertical distribution of larvae is influenced by the same physical factors as for eggs but with the additional variable of swimming. Off Peru anchoveta larvae are typically found deeper than eggs, near the thermocline (Palomera et Sabatés, 1990; Sanchez *et al.*, 1999; Shelton et Hutchings, 1979). Depending on the size of the larvae, they accumulate near the thermocline (Matsuura et Kitahara, 1995), or perform vertical migration between the surface and the thermocline (Shelton et Hutchings, 1979). In the Humboldt upwelling system, oxygen concentrations below 1 ml/l limit the depth of anchovy larvae (Morales *et al.*, 1996) and adults (Mathisen, 1989). As the oxycline is usually found at the base of the thermocline in the central Humboldt (Morales *et al.*, 1999), vertical swimming behavior might be limited by both the thermocline and the oxycline. Preliminary studies of the vertical distributions of anchovy larvae in the northern Humboldt (at 7°S) suggest that they concentrate near the thermocline, between 30 to 50 m depth (Ayón, 2004).

Simulation III investigated the effect of different larval depth-regulatory behaviors: target depths of 1, 15 or 30 m and diurnal vertical migration (DVM) from 1 to 30 m, with age-dependent larval swimming velocities. We found that DVM and a constant depth of 15 m produced similar patterns of retention, typically with retention peaks in winter and summer. Constant 1 m and 30 m depth regulation produced opposite seasonal patterns: at 1 m it was maximal while at 30 m it was minimal in winter. This is understandable by looking at the average vertical structures of the flows from the surface to 30 m depth in summer and in winter (Fig. 2.10). At the surface, during winter, the offshore component of the currents is weaker, leading to a better coastal retention. At 30 m depth currents flow onshore in summer, which also leads to increased retention. The thermocline is shallower during summer and deeper in winter, so that eggs and larvae might be more confined

to surface waters during summer. Taking this into account would increase larval retention in winter. Carr *et al.* (2008) performed DVM experiments in the Californian Current System, and showed that the offshore transport experienced by individuals near surface during the night is not compensated by the subsurface onshore flow where individuals migrate during the day time, which is also consistent with fig. 2.10.

The sensibility test on lethal temperature showed that temperature is probably not a limiting factor for anchovy early life survival, at least in the climatological case. Of course the actual effect of cold is to slow swimming and growth and indirectly increase mortality rates, but our results show that eggs and larvae usually don't experience temperatures lower than the optimal expected for larval survival. This optimum is given in the literature as being intermediate in the observed temperature range for adults anchovy spawning, which is 14-21°C in this region (Jarre *et al.*, 1991; Llanos-Rivera *et al.*, 2006; Pauly *et al.*, 1989). Upwelling-favorable wind is generally maximal in winter (Bakun, 1987; Lett *et al.*, 2007a). Chlorophyll displays a first maximum in spring then peaks in summer (Carr *et al.*, 2003; Thomas *et al.*, 2004). Zooplankton concentration peaks in spring (Carrasco *et al.*, 1989). Although anchovy eggs are found all around the year in the northern Humboldt upwelling area, there are usually two peaks of spawning (summer and winter) with winter being much more significant (Fig. 2.7; Santander, 1981). However, literature (Senocak *et al.*, 1989) and year by year data analysis indicated that the spatio-temporal spawning patterns also showed interannual as well as interdecadal changes, affecting the locations of spawning and the relative intensities of the two spawning peaks. The reason why the major anchovy spawning peak does not coincide with the plankton peak is unclear.

Anchovy eggs are found mostly from the coast to the 100 m isobath, with the greatest abundances from 6° to 14°S (Ayón *et al.*, 2004), where the continental shelf is wide (Fig. 2.1). However, our model indicated that coastal retention should be higher from 8° to 14°S than from 6° to 8°S, suggesting

that eggs spawned south of 8°S may have better chances of survival (Fig. 2.8). This is consistent with other findings showing that the best conformity between egg abundance and recruitment was between 10° and 14°S (Einarsson et Rojas de Mendiola, 1966). From 3°S to 6°S little spawning is generally observed. The simulated retention rates were low in this region throughout the year (Fig. 2.9). This might reflect adaptive behavior to avoid offshore transport of eggs, but also could occur because this area is the limit between warm equatorial waters and cold waters from the coastal upwelling, and is not always suitable anchoveta habitat. In the southern part of the domain, from 14°S to 20°S the model retention rates were good but observed egg concentrations are low. This apparent conflict might be related to the very narrow continental shelf in this region, which could limit the number of spawners in that area or cause the model to overestimate retention.

The existence of two seasons and places of best retention could lead to the existence of multiple anchoveta populations, as suggested by Mathisen (1989). However, the fact that spawning occurs throughout the year lessens the likelihood of functional allopatry and may reflect bet-hedging strategy of the older year classes, as suggested by McQuinn (1997) in the case of herring. In this case the older anchovy classes, being more fecund, could have a protracted spawning season (wave spawning), as a bet-hedging strategy in a variable environment (Lambert et Ware, 1984; McQuinn, 1997; Muck, 1989). Larval retention rates suggest better larval survival in summer and winter (our results), and generate the corresponding reproduction peaks in the following year with a positive feed-back. The fact that immature fish, spawned six months earlier, dominate the catch in summer while in winter the total biomass is dominated by mature fish (Mathisen, 1989) suggest that winter spawning leads to a more successful recruitment, which is consistent with the maximum modeled retention success for spawning in winter in the 0 - 100 m area.

Our simulations produced impartial and robustness results. Nevertheless, we have to stress the limitations of the present study. The hydrodynamic

model reproduces the mean seasonal circulation and eddy activity, but does not reproduce the strong interannual variability, characteristic of the northern Humboldt in relation with ENSO events (Mackas *et al.*, 2006; Strub *et al.*, 1998). The role of these events on the reproductive success are likely important and will be explored when adequate interannual simulations become available and validated. Moreover, although coastal retention is probably important for larval survival, other important more direct factors like food availability and predation need to be considered. In a first attempt to try to match (1) retention indices derived from a model and (2) IMARPE egg concentration data for anchovy, we adopted the principle of the Pattern-Oriented Modelling approach proposed by Grimm *et al.* (2005). That approach focused on modeling general pattern rather than on a quantitative estimation of egg-to-anchoveta production. It is difficult to make such quantitative comparisons for many reasons: the modeled and observed quantities compared are not the same, the time series used have different durations, the variability of the datasets are different, etc. However, a qualitative comparison is useful. « Useful patterns need not be striking; qualitative or weak patterns can be powerful in combination » (Grimm *et al.*, 2005). Here we used a combination of spatial and seasonal patterns.

A similar modeling methodology has been applied in the Benguela Current system to investigate the dynamics of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardinops sagax*) ichthyoplankton. Stenevik *et al.* (2003) used for sardine in the northern Benguela off Namibia an approach similar to ours. Indeed, because spawning and nursery areas are overlapping in both cases, the main process investigated was retention. In contrast, in the southern Benguela off South Africa, anchovy spawning and nursery areas are about 500 km apart. Therefore, transport between spawning and nursery areas was the process under focus (Huggett *et al.*, 2003). This is less clear for sardine in the southern Benguela, and both transport and retention were considered (Miller *et al.*, 2006). It was shown that egg buoyancy was a determining factor for transport in the southern Benguela (Parada *et al.*, 2003). In the northern Humboldt, we found that this factor was also key for to egg reten-

tion. In the Benguela, temperature appeared to be an important parameter for ichthyoplankton survival (Lett *et al.*, 2007b; Mullon *et al.*, 2003) but this is not the case in the Canary Current System (Brochier *et al.*, 2008b)¹ nor in the northern Humboldt as our results suggest. We must however keep in mind that we used climatological hydrodynamic simulations; during a « la Niña » episode, the lower sea temperature could limit egg and larval development. Regarding spawning temporal pattern, there is in the southern Benguela one seasonal peak for anchovy and two peaks for sardine (van der Lingen *et Huggett*, 2003). There are indications that these peaks are related with good transport (Huggett *et al.*, 2003), enrichment and retention (Lett *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2006) conditions in the respective spawning and nursery areas, as we also found for the two spawning peaks of anchovy in the northern Humboldt.

In conclusion, considering only a Lagrangian drift, spawning at different depths (but not frequency, nor patchiness) strongly influenced retention rates (Simulation I); the egg density (Simulation II) and swimming behavior of larvae (Simulation III) also affected the retention rates. In future, we would like to use interannual hydrodynamic simulations to observe ENSO's effects on larval anchoveta early life. This could be done by using a coupled biophysical-biogeochemical model to reproduce the oxygen minimum depth and larval food fields that could enable us to better characterize good recruitment conditions. Finally, it would be interesting to incorporate the effect of small-scale turbulence on larval transport and mortality in the model (Guizien *et al.*, 2006; Lasker, 1978b; MacKenzie, 2000; Sundby, 1997).

2.1.5 Acknowledgements

The authors are grateful to the technicians and scientists from the IMARPE (Instituto del Mar del Peru) for fruitful discussions, and especially to the whole staff of the CIMOBP (Centro de Investigaciones en Modelado Oceanografico y Biologico Pesquero) for their scientific and technical assistance. We thank

Y. Cavallazzi and D.M. Kaplan for editing the text, and D. Dagorne for providing Fig. 2.1. We are grateful to three anonymous reviewers for their helpful comments, and particularly to the reviewer who also edited the text. This work was supported by EUR-OCEANS, a European Network of Excellence co-funded by the European Commission (6th Framework Programme, contract n°511106).

2.2 La variabilité interannuelle

Comme spécifié dans la conclusion de l'article précédent, il reste à étudier l'impact de la variabilité climatique interannuelle sur les résultats obtenus dans le cas d'un forçage climatologique. En particulier, il est intéressant d'étudier l'effet d'ENSO sur les patterns de rétention préalablement mis en évidence. Dans le cas présent, nous nous intéressons à la période 1992-1999 qui inclut un événement El Niño d'amplitude particulièrement forte en 1997-1998. Durant cette période, le stock d'anchois s'est brusquement écroulé en 1997, puis rapidement rétabli fin 1998 (Bertrand *et al.*, 2004).

2.2.1 Méthode

La méthode appliquée est sensiblement la même que celle décrite dans l'article précédent (section 2.1.2). Les seules différences résident dans (1) la configuration ROMS utilisée, fournie par Pasapera et Echevin (com. pers.), et (2) les facteurs testés à l'aide du modèle individu-centré. On se situe ici seulement dans le même cadre que la simulation I du cas avec forçage climatologique (Tableau 2.2). Les dimensions et la position de la grille hydrodynamique restent la même que celle décrite par Penven *et al.* (2005b) et utilisée dans la section précédente, soit un domaine délimité par les latitudes 5°N et 22°S et les longitudes 70°W à 92°W, avec une résolution de 1/9° et

¹Chapitre 3 de cette thèse

32 niveaux sigma en profondeur. Par contre, les forçages utilisés sont non plus climatologiques, mais proviennent désormais de données satellite sur la période 1992-1999 (ERS) pour le vent, NCEP pour les flux de chaleur, la climatologie de [Xie et Arkin \(1996\)](#) pour les précipitations et celle de [Levitus \(1986\)](#) pour la relaxation de salinité de surface. Les conditions aux frontières sont fournies par le modèle global ORCA à une résolution de $\frac{1}{2}$ degré ([Lengaigne et al., 2002](#)), sur la même période. Le modèle a d'abord tourné trois années en boucle avec les forçages de 1992 avant d'enchaîner sur la période 1992-1999 afin d'éviter l'inclusion d'une période de « spin-up » (stabilisation de la solution).

TAB. 2.5 – Analyse de variance de la rétention sur le plateau continental.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	% Expl.	Pr(>F)
Depth	2	2224679	1112340	4849,6844	16,96	< 2e-16
Latitude	8	1220264	152533	665,028	9,30	< 2e-16
Bathymetry	2	768773	384386	1675,884	5,86	< 2e-16
Month	11	509434	46312	201,9162	3,88	< 2e-16
Year	7	409224	58461	254,8819	3,12	< 2e-16
Replicate	2	86	43	0,1882	0,00	0,8285
Depth×Latitude	16	346373	21648	94,3843	2,64	< 2e-16
Depth × Bathymetry	4	43478	10870	47,3901	0,33	< 2e-16
Depth × month	22	398420	18110	78,9577	3,037	< 2e-16
Depth × Year	14	45243	3232	14,0896	0,34	< 2e-16
Latitude × Bathymetry	15	403694	26913	117,3376	3,08	< 2e-16
Latitude × Month	88	676217	7684	33,5027	5,16	< 2e-16
Latitude × Year	56	258888	4623	20,1558	1,97	< 2e-16
Bathymetry × Month	22	80516	3660	15,9564	0,61	< 2e-16
Bathymetry × Year	14	43831	3131	13,65	0,33	< 2e-16
Month×Year	77	616970	8013	34,9341	4,70	< 2e-16
Residuals	22098	5068470	229		38,64	
TOTAL		13114560			100	

2.2.2 Résultats

La profondeur de ponté est de loin le paramètre le plus important pour expliquer la variabilité de la rétention sur le plateau continental, suivi des

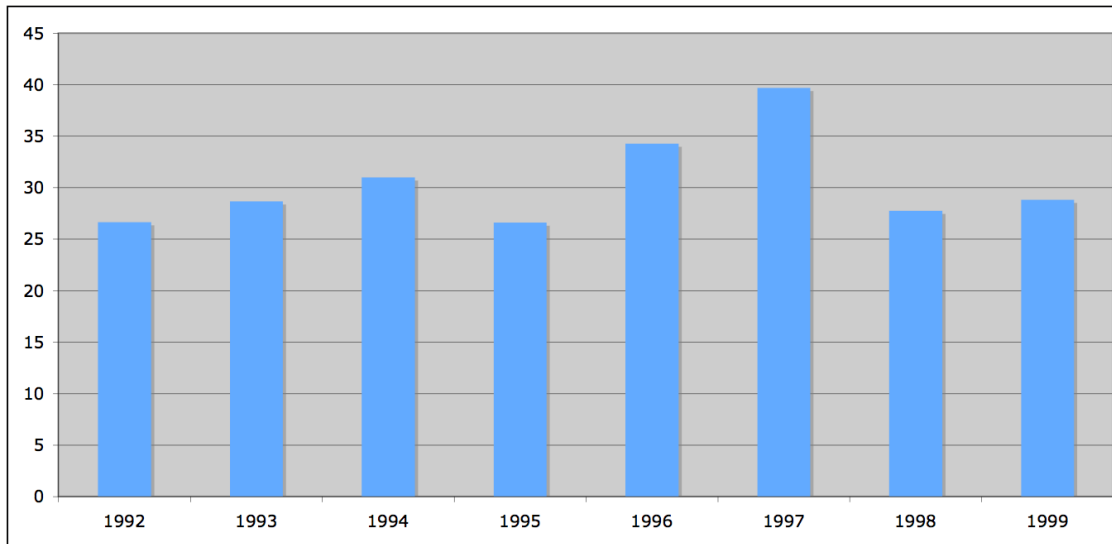


FIG. 2.11 – Variabilité annuelle du pourcentage moyen de rétention.

paramètres de zones de ponte (latitude et bathymétrie) et enfin du mois puis de l'année (Tableau 2.5). On remarque toutefois que l'année (3,1% de la variance) explique maintenant presque autant de variabilité que le mois (3,9% de la variance). Ceci est également confirmé par la valeur du mean square, qui est même plus importante pour l'année que pour le mois du fait de la courte durée de la période de simulation. La Figure 2.11 montre qu'on obtient un pourcentage moyen de rétention élevé durant l'année 1997, proche de 40%, tandis qu'il varie entre 26% et 34% les autres années. L'ANOVA montre également une forte interaction entre le mois et l'année (4,7% de la variance), ainsi qu'une interaction notable entre la latitude et l'année (2% de la variance). L'interaction mois \times année est représentée sur la Figure 2.12, où l'on voit que la variabilité est plus forte la première moitié de l'année (de janvier à juin), avec par exemple 10% de rétention en avril 1998 contre 60% en avril 1997. Durant le printemps et l'automne austral, l'année 1997 se démarque à nouveau nettement des autres années avec des taux de rétention très supérieurs. L'étude de l'interaction latitude \times année révèle que la variabilité interannuelle de la rétention est plus forte entre 4°S et 8°. En 1997 les valeurs de rétention dépassent nettement celles des autres années de

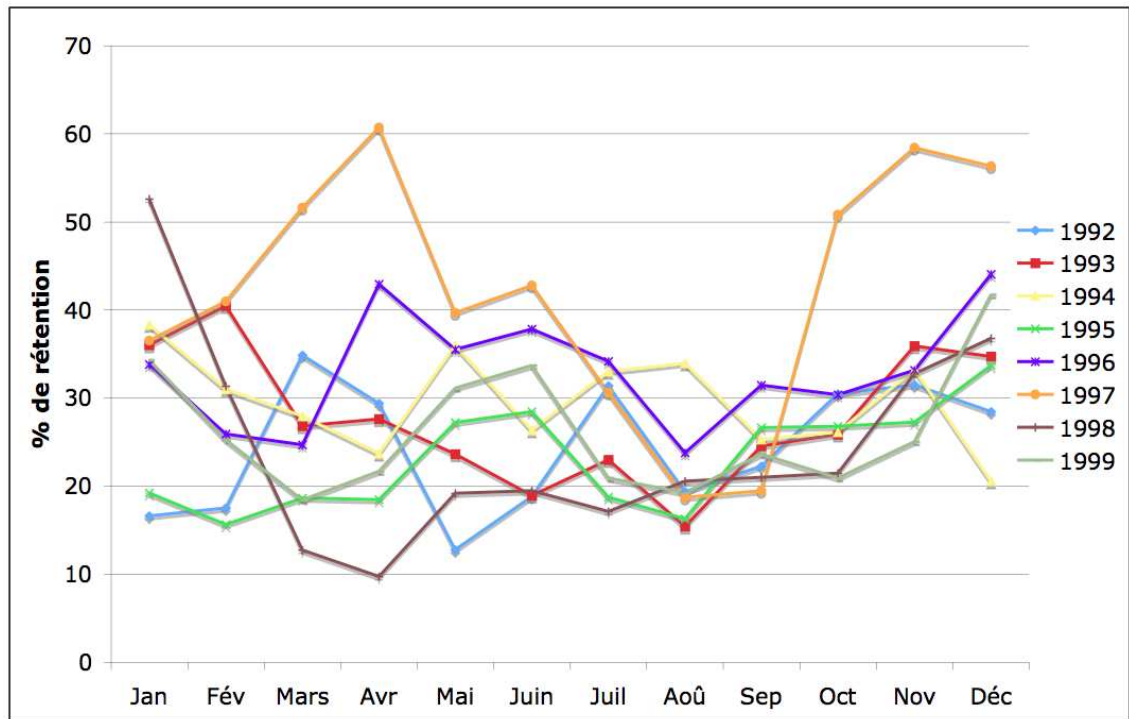


FIG. 2.12 – Effet de l'interaction mois x année sur le pourcentage de rétention.

4°S à 16°S (Figure 2.13).

2.2.3 Discussion

Nous constatons que l'ordre d'importance des facteurs dans l'analyse de variance de la rétention reste le même dans le cas interannuel (Tableau 2.5) que dans le cas climatologique (Tableau 2.2). L'influence de l'année hydrodynamique obtenue avec un forçage interannuel est cependant bien plus importante (3,12% de la variabilité) qu'avec un forçage climatologique (0,1%). Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que la variabilité de la rétention due au facteur mois (3,88%) est à peine supérieure à celle due à l'année. Ce résultat est probablement amplifié par la présence de l'évènement majeur El Niño de 1997-1998 sur la période de la simulation, mais illustre bien l'observation

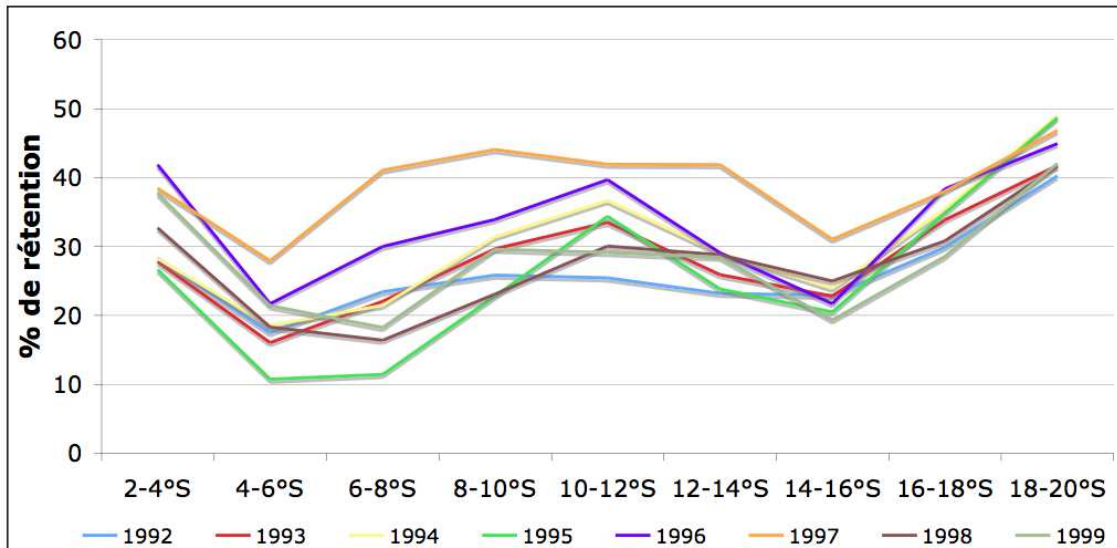


FIG. 2.13 – Effet de l'interaction latitude \times année sur le pourcentage de rétention.

générale faite dans le système de courant du Humboldt : « la variabilité est la normalité » (Bertrand *et al.*, 2004). En effet, la variabilité de la rétention sur la période concernée est telle que l'on a du mal à distinguer un pattern saisonnier redondant d'une année à l'autre (Figure 2.12).

Un autre point marquant est le fait que le taux de rétention sur le plateau continental en 1997 est supérieur à celui des autres années (Figure 2.11). L'augmentation de la rétention en 1997 est également signalée par l'étude de simulation numérique d'El Niño 1997-98 de Colas *et al.* (2008) qui illustrent par des lâchés de marqueurs lagrangiens sur le plateau continental péruvien en décembre 1995 et décembre 1997, advecté par les sorties d'une configuration ROMS différente de celle utilisée pour la présente étude. Les auteurs expliquent l'augmentation de la rétention en 1997 par l'existence d'un courant géostrophique provoqué par une augmentation des hauteurs d'eau vers l'équateur, et qui vient compenser le transport d'Ekman vers le large durant cette période. Le modèle de Colas *et al.* (2008) montre que le courant géostrophique dirigé vers la côte atteint la zone du plateau continental en

deux points, l'un vers 8°S et l'autre vers 13°S (Colas *et al.*, 2008, , Fig. 15a). Ceci est cohérent avec les résultats obtenus ici, où le taux de rétention exceptionnellement fort en 1997 concerne surtout les intervalles de latitude de 4-10°S et 12-16°S, la différence avec les autres années étant moins marquée de 10°S à 12°S (Figure 2.13).

Les observations de distribution des œufs d'anchois en 1997 font apparaître des maximums de concentration vers 14°S (Sánchez *et al.*, 2000). La rétention inhabituellement forte de l'ichthyoplancton en 1997 pourrait donc être l'une des causes à l'origine d'un recrutement exceptionnel et donc expliquer en partie la spectaculaire récupération du stock d'anchois fin 1998 (Bakun et Broad, 2003; Bertrand *et al.*, 2004). En effet, la plupart des anchois échantillonnés durant la seconde moitié de 1998 étaient des juvéniles (Bertrand *et al.*, 2004). Cependant, dans la mesure où l'anchois est recruté dans la pêcherie dès 6 mois (8 cm) et abondant dans les captures à partir de 10-12 mois, il est difficile de relier la bonne rétention au cours de 1997 avec la récupération du stock au cours de la seconde moitié de 1998. En effet, si la variabilité du stock était seulement reliée à celle de la variabilité du recrutement, lui-même relié au taux de rétention avait été un facteur, cela aurait également dû empêcher l'effondrement fin 1997. De plus, la rapidité avec laquelle le stock d'anchois s'est reconstitué fin 1998 rend néanmoins légitime la question de savoir si la forte diminution des débarquements d'anchois observée en 1997-1998 est représentative d'une diminution comparable du stock. Trois explications ont été avancées dans la littérature pour expliquer cette diminution brutale du stock d'anchois en 1997 : (1) la concentration des anchois dans la zone côtière en 1997 a pu induire une sous-estimation de ce stock par les mesures acoustiques (Bertrand *et al.*, 2004) ; (2) la surexploitation, les anchois ayant tendance à se concentrer près des côtes durant les périodes El Niño, ce qui les expose davantage à la pêche, en particulier artisanale (Sanchez *et al.*, 2000; Bertrand *et al.*, 2004) ; (3) une migration temporaire des anchois vers le sud, combinée à un déplacement vertical en profondeur, ce qui les rendrait moins accessible à la pêche (Sanchez *et al.*, 2000).

En conclusion, la variabilité annuelle de la rétention que nous obtenons, et en particulier la valeur exceptionnellement élevée en 1997, semble plus à même d'expliquer la rapide récupération du stock d'anchois fin 1998 que l'apparente diminution de ce stock durant El Niño 97-98.

Le présent travail n'a pas été publié principalement en raison du manque de validation du modèle physique utilisé. En effet, cette simulation interannuelle était une des premières réalisées au CIMOBP (IMARPE, Pérou), et a rapidement été suivie par d'autres configurations. La cohérence avec les résultats de [Colas *et al.* \(2008\)](#) valide dans une certaine mesure les présents résultats. Quelques tests comparatifs (non présentés ici) ont toutefois montré que l'augmentation de la rétention en 1997 est probablement surestimée dans cette première simulation interannuelle.

Chapitre 3

Le Système des Canaries Central

Ce chapitre présente les résultats d'étude du transport de l'ichthyoplankton dans le système des Canaries Central réalisés en 2007 à l'aide de l'outil de modélisation *Ichthyop* (Lett *et al.*, 2008) en partie à l'INRH (Institut National de Recherche Halieutique, Maroc), dans le cadre de la coopération avec l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement, France), et à l'ULPGC (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Espagne), dans le cadre du réseau Eur-Oceans. Les résultats sont discutés à la lumière de données de distribution de d'œufs et de larves d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) et sardine (*Sardina pilchardus*) collectés par l'INRH (pour les oeufs) et l'ULPGC (pour les larves). D'autres travaux concernant cette région sont également présentés dans le cadre de l'application du modèle individu-centré d'évolution présenté dans le chapitre suivant.

3.1 Modelling sardine and anchovy ichthyoplankton transport in the Canary Current System

Journal of Plankton Research 30 (10): 1133-1146, 2008

Timothée Brochier¹, Azeddine Ramzi², Christophe Lett³, Eric Machu^{1,2},
Amina Berraho², Pierre Fréon¹, Santiago Hernández-León⁴

¹ Institut de Recherche pour le Développement, UR097 ECO-UP, CRHMT Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale. Avenue Jean Monnet, BP 171 34203 Sète Cedex, France.

² Institut National de Recherche Halieutique, 2 rue Tiznit Casablanca, Morocco.

³ Institut de Recherche pour le Développement, UR079 Geodes, Institut des Systèmes Complexes, Ecole Normale Supérieure de Lyon, 46 Allée d'Italie, 69364 Lyon Cedex 07, France

⁴ Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, Spain

Abstract The Canary Current System, centred along the north-western coast of Africa, is one of the four major eastern boundary currents of the world ocean. It sustains a large amount of small pelagic fish, mainly sardine (*Sardina pilchardus*; *Sardinella spp*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*). One of the particularities of this system is the presence of the Canary archipelago, which is close enough to the continental coast to allow exchange of biological material between the two areas. We used intermediate-resolution (8 km) hydrodynamic simulations as inputs for an individual-based model to assess the transport of ichthyoplankton (1) along the African coast and (2) from the African coast to the Canary archipelago. We explored different scenarios of passive vs. active vertically swimming larvae to assess the possible impact of vertical migration on transport and retention. Transport along the coast was essentially southward. The zone located between Cape Drâa ($\sim 28^{\circ}45'N$) and Cape Juby ($\sim 27^{\circ}56'N$) had relatively high levels of retention in autumn and winter. The zone extending from Cape Boujdor ($\sim 26^{\circ}12'N$)

up to Cape Blanc ($\sim 21^\circ\text{N}$) had high retention levels during the entire year. Larvae transported from the coast to the archipelago came mainly from the area located between Cape Ghir ($\sim 30^\circ38'\text{N}$) and Cape Juby, while larvae retained in the eddy field downstream of the islands originated mainly from the area between Cape Juby to Dakhla ($\sim 24^\circ\text{N}$). The results are discussed in relation to available field data of anchovy and sardine egg distributions over the continental shelf, and compared with oceanic surveys of larval presence near the Canary archipelago.

Key words: Upwelling, pelagic fish, ichthyoplankton, individual-based model, Lagrangian model, biophysical model, mesoscale.

3.1.1 Introduction

The Canary Current system is one of the major eastern boundary upwelling systems of the world ocean. A particularity of this system is the presence of the Canary archipelago (Fig. 3.1). The Canary Current flows southwards through an archipelago of islands extending 100 to 450 km from the coast (50 to 240 nautical miles), producing a large eddy field downstream of the archipelago (Barton *et al.*, 2004). These eddies interact with upwelling filaments and facilitate the connection between the continental coast and the Canary islands. The mesoscale activity allows larvae to be transported from the African neritic zone into oceanic areas and towards the Canary archipelago (Rodríguez *et al.*, 1999). This transport is the major cause for the presence of neritic larvae within the oceanic-water larval community near the Canary archipelago (Bécognée *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2004).

Two major quasi-permanent filaments, situated at Cape Ghir ($\sim 30^\circ38'\text{N}$) and Cape Blanc ($\sim 21^\circ\text{N}$), export surface water offshore. Between these two capes, other filaments are commonly found at Cape Juby ($\sim 27^\circ56'\text{N}$), Cape Boujdor ($\sim 26^\circ12'\text{N}$) or in-between (Barton *et al.*, 1998). There are, however, many instances when there is no filament activity in this region (Arístegui *et al.*, 1994). Filaments are related to upwelling events, and are therefore

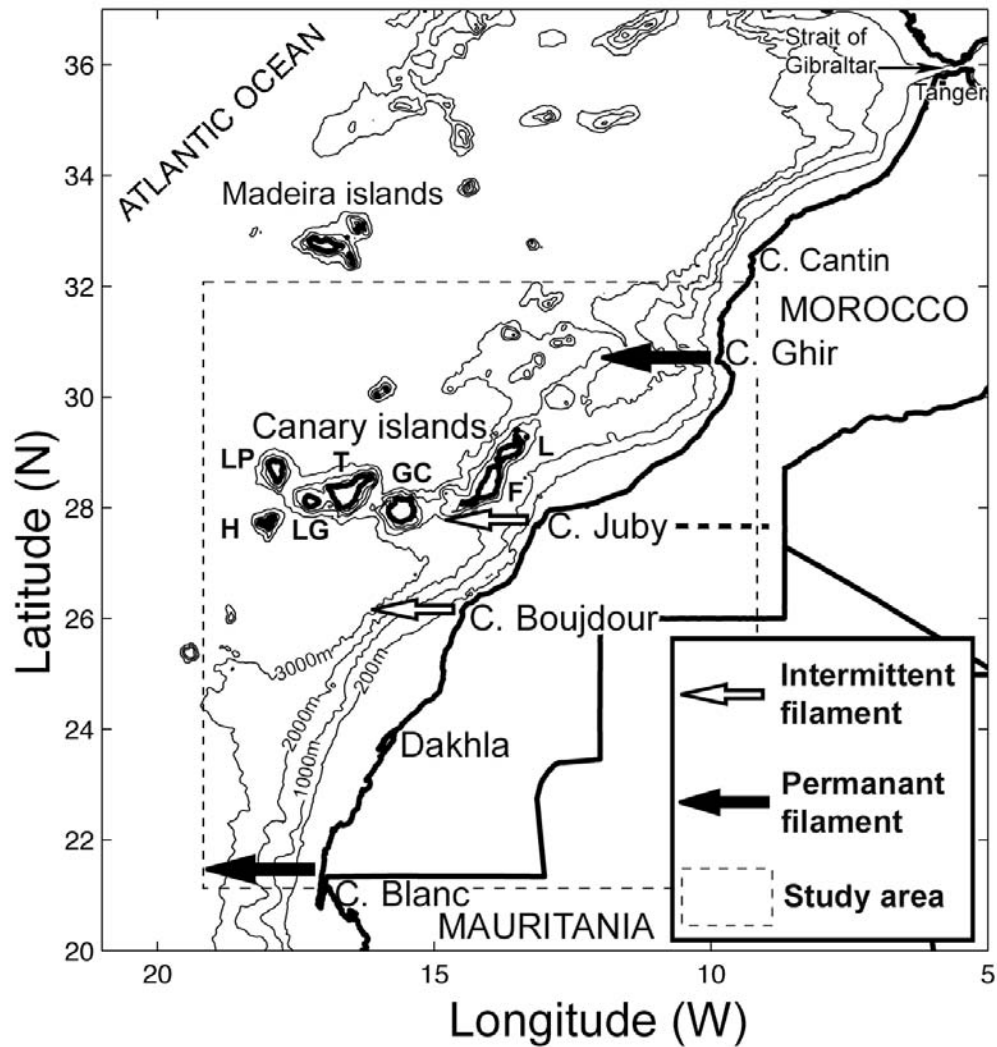


FIG. 3.1 – The Canary Current System, from the Iberian Peninsula to Cape Blanc. Names of the Canary islands: Fuerteventura (F), Gran Canaria (GC), Hierro (H), Lanzarote (L), La Gomera (LG), La Palma (LP), Tenerife (T).

more frequent during the maximum upwelling season (summer). When an upwelling filament reaches the Canary archipelago it is identified by lower salinity and temperature in the mixed layer. It also coincides with an arrival of small pelagic larvae (Bécognée *et al.*, 2006) that has a positive impact on the fishery a few months later.

The central part of the Canary Current system is an area of intense fisheries activity shared by Morocco and Spain, targeting mainly sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*). Although anchovy is the dominant species in most upwelling systems (Humboldt, Benguela, California), sardine is generally dominant in the Canary Current system, from Galicia to Morocco (John *et al.*, 1980). Further South, in Mauritania and Senegal, sardinella (*S. aurita* and *S. maderensis*) dominate. As in other upwelling ecosystems, stock sizes and the relative importance of each pelagic species are highly variable. In addition to over-fishing, it is generally accepted that stock size fluctuations are also related to environmental conditions affecting ichthyoplankton dispersal (Fogarty, 1993; Myers *et al.*, 1999) and phytoplankton productivity (Aristegui *et al.*, 2006; Fréon *et al.*, 2006). Indeed, in upwelling areas most of the larval mortality is related to offshore advection and the stock size fluctuation is assumed to depend first on variability in early stage mortality (Bakun, 1996). The Moroccan Atlantic coastline is generally sub-divided into three main areas according to the main sardine stock locations: the northern stock, located between Tanger (35°50'N) and Cape Cantin (32°32'N); the central stock, extending from Cape Cantin to Cape Boujdor; and the southern stock, from Cape Boujdor to Cape Blanc (Berraho, 2007; Furnestin, 1950).

In this paper we investigate alongshore transport of ichthyoplankton in the central and southern areas, and cross-shore transport from these areas to the Canary archipelago. Our aim was to investigate if location of the reproductive « hot spots » of anchovy and sardine were dependent on hydrodynamic conditions that may enhance reproduction success, and compare with the field observations of egg densities for anchovy and sardine. Transport to the Canary archipelago and/or its associated eddy field may be an alternative to coastal retention allowing larvae to stay in rich waters suitable for their development, so we also studied the conditions of this transport. For this purpose, we used outputs of a realistic intermediate-resolution hydrodynamic model to force an individual-based model that simulates the early life of fish larvae. Simulation results are discussed together with the observed

spawning patterns for sardine and anchovy. Similar approaches have been applied in other eastern boundary upwelling systems: southern Benguela (Huggett *et al.*, 2003; Lett *et al.*, 2006, 2007b; Miller *et al.*, 2006; Mullon *et al.*, 2003; Parada *et al.*, 2003), northern Benguela (Stenevik *et al.*, 2003), northern Humboldt (Brochier *et al.*, 2008a; Lett *et al.*, 2007a)(Brochier *et al.*, in press; Lett *et al.*, 2007a) and California (Carr *et al.*, 2008). Studies have also been conducted in the Iberian part of the Canary Current system (Marta-Almeida *et al.*, 2006; Peliz *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2004). To our knowledge the present study is the first one focusing on the northwest African part of this latter eastern boundary upwelling ecosystem, the only one with an offshore archipelago.

3.1.2 Methods

Model

We refer to Lett *et al.* (2008) for a complete description of the individual-based model (IBM) used to simulate ichthyoplankton transport and interactions with the hydrodynamic environment. Although this is primarily a Lagrangian model, there are two elements that make this model an IBM: (1) particles die or survive according to temperature encountered during transport, and (2) the particle buoyancy depends on water density and as a result transport will vary according to this parameter.

Environmental conditions (3D fields of currents, temperature and salinity) were provided by archived simulations of the Regional Oceanic Modelling System (ROMS) (Shchepetkin *et al.*, 2005) configured for the Canary-Morocco region (Machu *et al.*, 2007; Marchesiello *et al.*, 2007). The grid extends from 21°N to 32°N and from 9°W to 20°W with a horizontal resolution of 1/12° (~ 8 km). Terrain-following curvilinear coordinates with 32 layers were used, so that the vertical resolution ranges from 40 cm to 5 m in the surface layer and from 15 m to 1000 m at the bottom

layer. NCEP reanalyses were used to force heat, fresh-water, and momentum fluxes through the surface of the model (Kanamitsu et al., 2002). Lateral open boundaries (Marchesiello *et al.*, 2003) were forced using SODA outputs (<http://iridl.ldeo.columbia.edu./SOURCES>). The simulation began with the 1990 forcing, and a kinetic energy equilibrium (« spin-up ») was reached after two years. The eddy kinetic energy (EKE) and sea level height obtained from a similar ROMS configuration were compared to satellite measurements by Capet *et al.* (2008). The model reproduced the main structures present in the satellite measurements, in particular the maximum EKE south of the Canary archipelago. Furthermore, Marchesiello et Estrade (2007) compared the modelled sea surface temperature with satellite observation and found a good fit, in particular for the location of the maximum upwelling signal spreading over the wide shelf off Western Sahara.

For the present work we used output fields corresponding to the years of forcing, 1997 to 1999. Within the model grid, spawning grounds were defined over the continental shelf (here taken as the area between the coast and the 200-m isobath), from Cape Blanc to Cape Cantin, and divided into six areas (Fig. 3.2) separated at the Dakhla peninsula ($\sim 24^\circ\text{N}$), Cape Boujdor ($\sim 26^\circ 12'\text{N}$), Cape Juby ($\sim 27^\circ 56'\text{N}$), Cape Draa ($\sim 28^\circ 45'\text{N}$) and Cape Ghir ($\sim 30^\circ 38'\text{N}$). Most of these capes have a major influence on the along and cross-shore circulation (Pelegrí *et al.*, 2005). In the simulations where transport to the Canary archipelago was assessed, the Canary coastal waters were defined by the area extending from the islands to the 1000m isobath. We divided the archipelago into two groups: the western islands (La Palma, La Gomera, Hierro and Tenerife) and the eastern islands (Gran Canaria, Fuerteventura and Lanzarote). Indeed, observations show that the island of Gran Canaria constitutes the western boundary of the upwelling filaments stretching from the African coast to the offshore area and frequently invading the waters around the eastern islands. Therefore Gran Canaria represents the most offshore extension of the upwelling into the oceanic domain (Aristegui et Montero, 2005). Furthermore, we defined an associated eddy field area that extends from latitude 26°N to 29.5°N and delimited in longitude by the

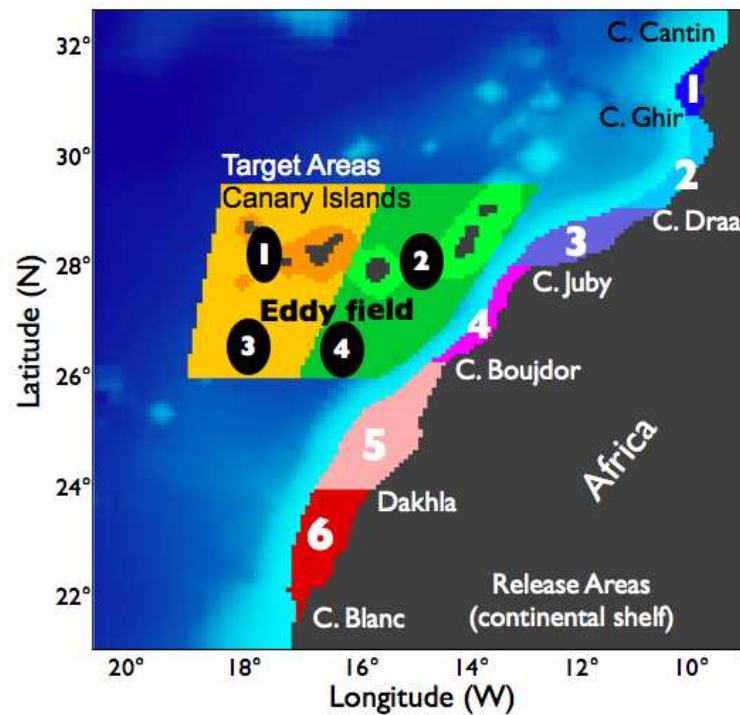


FIG. 3.2 – Area definitions for particle release. The offshore boundaries of the release areas correspond to the 200-m isobath. For target area 1 and 2 each area corresponds to the sum of the sub-areas around the islands.

width of the archipelago. This area covered the main surface where eddies are visible in satellite images (Pelegrí *et al.*, 2005). The eddy field area was also divided into western and eastern parts (Fig. 3.2).

Simulations

Each simulation consisted of a random release of 3000 eggs within the predefined spawning areas and following their trajectories for 30 days. Santos *et al.* (2007) describe the main ontogenic events for sardine (*S. pilchardus*)

and anchovy (*E. encrasicolus*) larvae. For both types of larvae, pelvic fins appear at the age of 30 days, corresponding to a size of 15 mm for anchovy and 20 mm for sardines, for larvae growing in areas where sea surface temperature ranges from 16.5°C to 17.5°C. In the Canary Current System, the sea surface temperature ranges from 19°C up to 25.5°C (Hernandez-Guerra et Nykjaer, 1997), therefore larval growth is expected to be faster. A transport duration of 30 days was chosen because it is the lower limit for appearance of the pelvic fins Santos et al. (2007), which allow directional swimming to begin to interact with horizontal advection, and then larvae can not be considered as passive entities anymore. Indeed, sustained larval swimming speeds typically range between 1 and 2 body length per second (Bradbury et Snelgrove, 2001; Bradbury et al., 2003), then the behaviour of larvae larger than 20 mm may be capable of contributing substantially to their spatial distribution in the Canary region, where current velocities range from 5 $cm.s^{-1}$ for the Canary Current to 50 $cm.s^{-1}$ in the core of upwelling filaments (Pelegrí et al., 2005). Another reason for this choice of 30 days was that the same duration was used in a similar study in the northern Humboldt Current system (Brochier et al., 2008a), so facilitating comparison between the systems.

In a first set of simulations (simulations I), we used passive individuals and tested the effects of different factors on transport: release year (1997, 1998, 1999), month (Jan - Dec), depth range of release (0 - 33 m, 33 - 66 m, 66 - 100 m) and area (the 6 spawning areas previously defined). Indeed, field measurements showed that *E. encrasicolus* eggs were found only over the African continental shelf, and mostly concentrated in the surface layer (0 - 35 m) (Rodríguez et al., 2006). However, eggs were collected until 100 m depth so we decided to release individuals until that depth. In the Bay of Biscay, both *E. encrasicolus* and *S pilchardus* eggs were located mostly in the top 20 m of the water column (Coombs et al., 2004). We divided the vertical release range in three intervals, which limits the computation time but still allows detection of possible non linear effects. Each simulation was repeated three times to test the effect of the randomness in the particle release process. The second set of simulations (simulation II) was designed to

explore the effects of depth-regulatory behaviour of individuals and lethal temperature. The factors tested were the lethal temperature, the egg buoyancy density and a larval vertical swimming scheme. The lethal temperature indicated in the literature for *E. encrasicolus* eggs and larvae range between 12°C and 14°C (King *et al.*, 1978) but we did not find this for *S. pilchardus* larvae. In the model, individuals die when they experience a temperature lower than their lethal temperature. Egg buoyancy was calculated from egg density ($g.m^{-3}$, not the number of eggs by surface unit) and the surrounding water density following (Parada *et al.*, 2003). We did not find information about egg density in the Canary region, but field measurements in the Bay of Biscay showed that egg density ranges from 1.023 to 1.028 $g.cm^{-3}$ for *S. pilchardus* and from 1.022 to 1.026 $g.cm^{-3}$ for *E. encrasicolus*, with the highest values occurring at the end of the incubation time (Coombs *et al.*, 2004). A buoyancy effect was applied to particles during the egg incubation time, set to three days (John *et al.*, 1980). After the three days larvae were considered to be passive, neutrally-buoyant particles for a duration of 10 days, after which they began to perform active vertical displacements. Samples off Portugal showed that swim bladder formation, essential for larvae to stay at particular depths, occurs for *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* larvae respectively at a length of 10 and 7 mm, corresponding to ages of 12 and 13 days (Santos *et al.*, 2006). There is no such information available for Canary waters. We assumed that in our study area the same body length would be reached faster because of the higher water temperatures, and therefore chose a value of ten days for the beginning of vertical migration. In the absence of information about depth-regulatory behaviour of larvae in the region, we chose to apply first a highly simplified scheme where particles maintained constant depths, following (Mullon *et al.*, 2003). The large majority of sardine and anchovy larvae are found in the upper 100 m in the region, with a mode at 35-50 m (Rodríguez *et al.*, 2006). We tested four constant depths (100 m, 30 m and 5 m). A type I diurnal vertical migration (DVM) (Neilson *et Perry*, 1990) was observed for sardine larvae between 20 m and 50 m (Rodríguez *et al.*, 2006), we also considered this DVM scheme. A list of the model factors and their values in each class is given in Table 3.1 for the two

sets of simulations.

TAB. 3.1 – Factors tested in each simulation.

	Sim I	Sim II
Year	1997, 1998, 1999	
Month	Every month	
Release area	Continental shelf (6 areas)	
Depth of spawning	0-33 m, 33-66 m, 66-100 m	0-50 m
Egg density ($g.cm^{-3}$)	No (neutral)	1.022, 1.023, 1.024, 1.025, 1.026, 1.027, 1.028, 1.029
Vertical migration	No	5 m, 30 m, 100 m, DVM 20-50 m
Lethal temperature	No	13, 14, 15°C
Replicates	3	3

Data

The ichthyoplankton data come from the Moroccan Institute INRH (Institut National de Recherche Halieutique) biannual monitoring from 1994 to 1999. Sardine and anchovy egg and larval distributions were assessed over eleven oceanographic cruises in the Moroccan Atlantic waters, one in winter and one in summer except during winter 1996 (Berraho, 2007). Egg distributions were spatially aggregated over the six spawning areas previously defined.

3.1.3 Results

Transport and Retention along the African coast

Simulations I-A: The analysis of variance (ANOVA) shows that depth and month of release were the most important single factors explaining the variability of particle retention over the shelf ($\sim 13\%$ and $\sim 11\%$ of the variability explained, respectively). Nonetheless, the interactions between these

two factors and between month and release area were even more important ($\sim 17\%$ and $\sim 22\%$, respectively) (Table 3.2). Year of release and repetition had little effect. The deeper the particles were released, the more retention over the shelf was observed, i.e., less offshore transport (Fig. 3.3b). On average the retention over the shelf was maximal for particles released in November and minimal in June and July (Fig. 3.3a). However, this pattern differed between zones (Month x Release-Area interaction) and depths (Month x Depth interaction) of release. For zones 1 and 2 (Cape Cantin to Cape Draa) the maximum of simulated retention was observed in March and May, respectively (Fig. 3.3c). For particles released near the surface (0 - 33 m) the monthly retention was very variable, ranging from 5% in June and July, to almost 60% in December and January. There was less seasonal variability for particles released deeper (33 - 100 m), with retention values ranging from 40% to 65% (Fig. 3.3d).

TAB. 3.2 – Analyse Of Variance for simulation I-A. Explained variable: retention over the shelf.

	Df	Sum Sq	% expl.	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Depth	2	1833407	13	916704	8971,4	< 2e-16
Month	11	1543986	10,9	140362	1373,7	< 2e-16
ReleaseArea	5	204933	1,4	40987	401,1	<2 e-16
Year	2	21075	0,1	10538	103,1	< 2e-16
Replicate	2	31	0	15	0,2	0,9
Depth × Month	22	2462204	17,4	111918	1095,3	< 2e-16
Depth × ReleaseArea	10	292252	2,1	29225	286	< 2e-16
Depth × Year	4	38290	0,3	9573	93,7	< 2e-16
Month × ReleaseArea	55	3157447	22,3	57408	561,8	< 2e-16
Month × Year	22	480185	3,4	21827	213,6	< 2e-16
ReleaseArea × Year	10	164214	1,2	16421	160,7	< 2e-16
Residuals	38734	3957850	28	102		
Total		14155874	100			

Concerning the alongshore transport, the average transport rates between the 6 spawning zones reveal a net southward transport ranging from 12% (zone 3) to 35% (zone 4). There was generally little or no northward transport, except for particles released between Dakhla to Cape Blanc (zone 6),

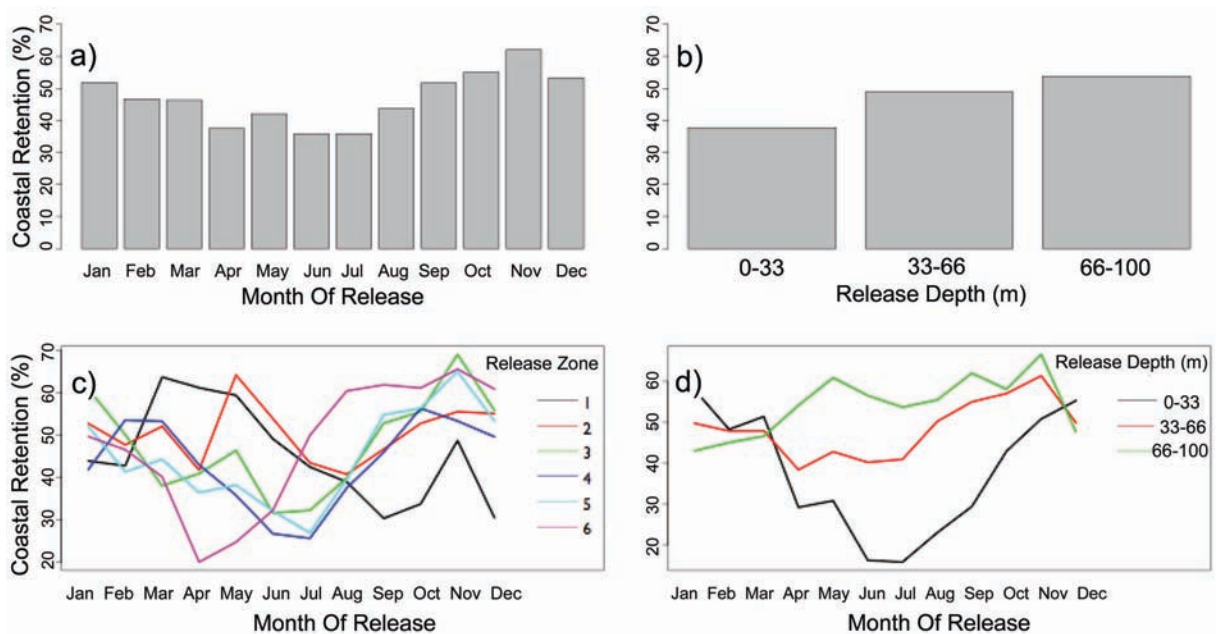


FIG. 3.3 – Coastal retention, simulation I-A. (a) monthly distribution; (b) for different spawning depths; (c) Month x Area interaction; (d) Month x Depth interaction.

where 11% were transported northwards. Particle retention rates within each zone range from 9% between Cape Cantin to Cape Ghir (zone 1) to more than 30% between Dakhla to Cape Blanc (zone 6) (fig. 3.4a and Table 3.3). The southward alongshore transport is dominant for all seasons and zones, but a significant northward transport is observed in zone 6, mainly in summer. In autumn, northward transport rates are observed in all zones except for zone 5 where Cape Boujdor seems to be a barrier for northern transport. Globally, after month of advection particles tend to accumulate mainly in zone 3 and 5 at any season (fig. 3.4b).

Simulations II-A: The ANOVA shows that the main variables explaining the variance in coastal retention rates were month of release ($\sim 10\%$), vertical migration target depth ($\sim 8\%$) and release area ($\sim 5\%$). Simulated egg buoyancy, year of release and lethal temperature had little effect (Table 3.4). The interaction between target depth and month explained $\sim 14\%$ of

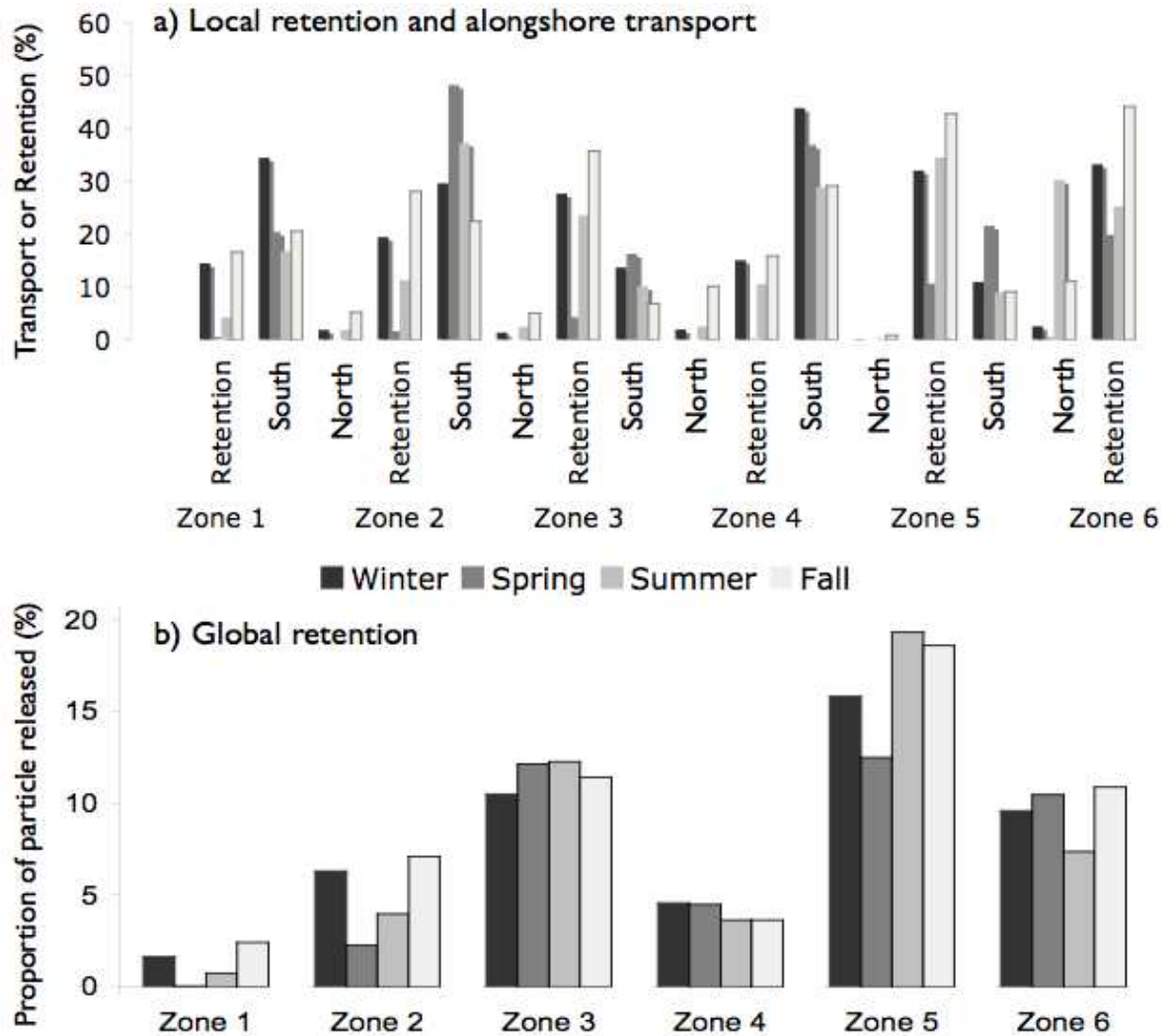


FIG. 3.4 – Alongshore transport (north or south) and retention for each release zone and for each season, Simulation I-A. (a) Local retention and alongshore transport. (b) Global retention of particles over the shelf.

the variance, followed by the interaction between month and zone ($\sim 10\%$) and the second order interaction between depth, month and zone ($\sim 8.5\%$, but with a high degree of freedom). The average monthly and spatial variability of the retention follow the same pattern as in simulation I. Retention increased slightly with simulated egg buoyancy (from 46% at 1.022 g.m^{-3} to 56% at 1.029 g.m^{-3}) with a steep increase between 1.026 g.m^{-3} (48%)

TAB. 3.3 – Average transfers between coastal areas. Simulation I-A.

Release Area	Transport to:					
	Zone 1	Zone 2	Zone 3	Zone 4	Zone 5	Zone 6
Zone 1	9	23	22	1	0	0
Zone 2	2	15	34	4	0	0
Zone 3	0	2	23	12	11	0
Zone 4	0	0	4	10	35	2
Zone 5	0	0	0	0	30	13
Zone 6	0	0	0	0	11	31

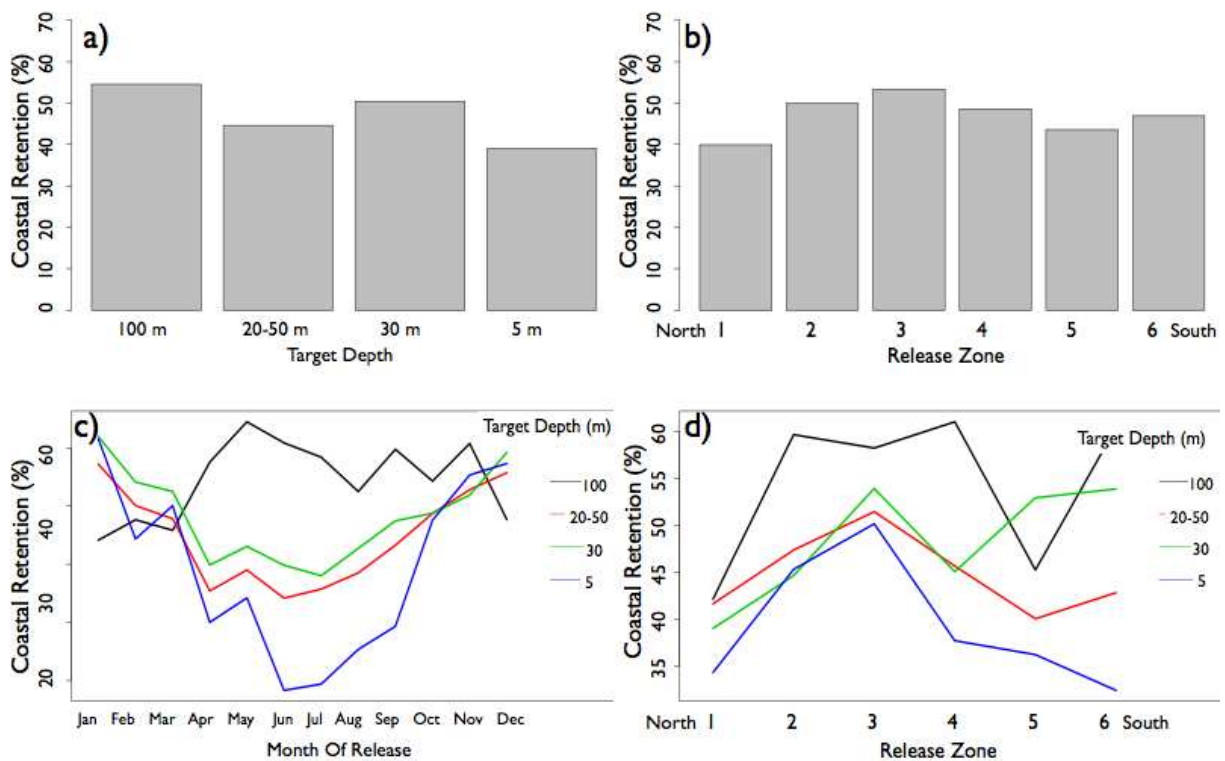


FIG. 3.5 – Coastal retention, simulation II-A. (a) Vertical migration target depth; (b) Release zone; (c) Month x Target depth interaction; (d) Release zone x Target depth interaction.

and 1.027 g.cm^{-3} (55%). and when simulated larvae migrated deeper (from 40% at 5 m to 55% at 100 m). As expected, the diurnal migration scenario from 20 to 50 m leads to an intermediate retention between the 30 and 5 m target depth (Fig. 3.5a). On average, the best coastal retention rates were obtained for particles released between Cape Draa and Cape Juby (zone 3, Fig. 3.5b). The target depth x month interaction revealed a clear pattern: minimal retention in summer (June-July) for simulated larvae maintaining themselves near the surface, and maximal retention in spring-summer for those remaining at a depth of 100 m (Fig. 3.5c). The release area x target depth interaction shows that retention is maximum between Cape Draa and Cape Juby (zone 3) for simulated larvae remaining near the surface and larvae performing diurnal migrations, while it is maximum from Dakhla to Cape Blanc for larvae remaining at 30 m and 100 m depth (Fig. 3.5d).

TAB. 3.4 – Analysis of variance for simulation II-A. Explained variable: retention over the shelf.

	Df	Sum Sq	% expl.	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Month	11	5903134	10,4	536649	3699,4	< 2.2e-16
Target Depth	3	4686513	8,3	1562171	10768,7	< 2.2e-16
ReleaseArea	5	2776384	4,9	555277	3827,8	< 2.2e-16
Egg density* (g.cm^{-3})	2	363459	0,6	181729	1252,7	< 2.2e-16
Year	2	258410	0,5	129205	890,7	< 2.2e-16
Lethal temperature	2	44055	0,1	22027	151,9	< 2.2e-16
Target Depth × Month	33	8144925	14,4	246816	1701,4	< 2.2e-16
Target Depth × Area	15	2838482	5	189232	1304,5	< 2.2e-16
Month × Area	55	5550568	9,8	100919	695,7	< 2.2e-16
TargDep. × Month × Area	165	4607384	8,5	27924	192,5	< 2.2e-16
Residuals	147906	21456036	37,9	145		
TOTAL	56629350	100				

* only 3 egg density values were included: 1.025, 1.027 and 1.029 g.cm^{-3}

Transport from the African coast to the Canary archipelago and its associated eddy field

Below, we refer to « transport success » the transport to the Canary archipelago or to its associated eddy field (Target Area in Fig. 3.2).

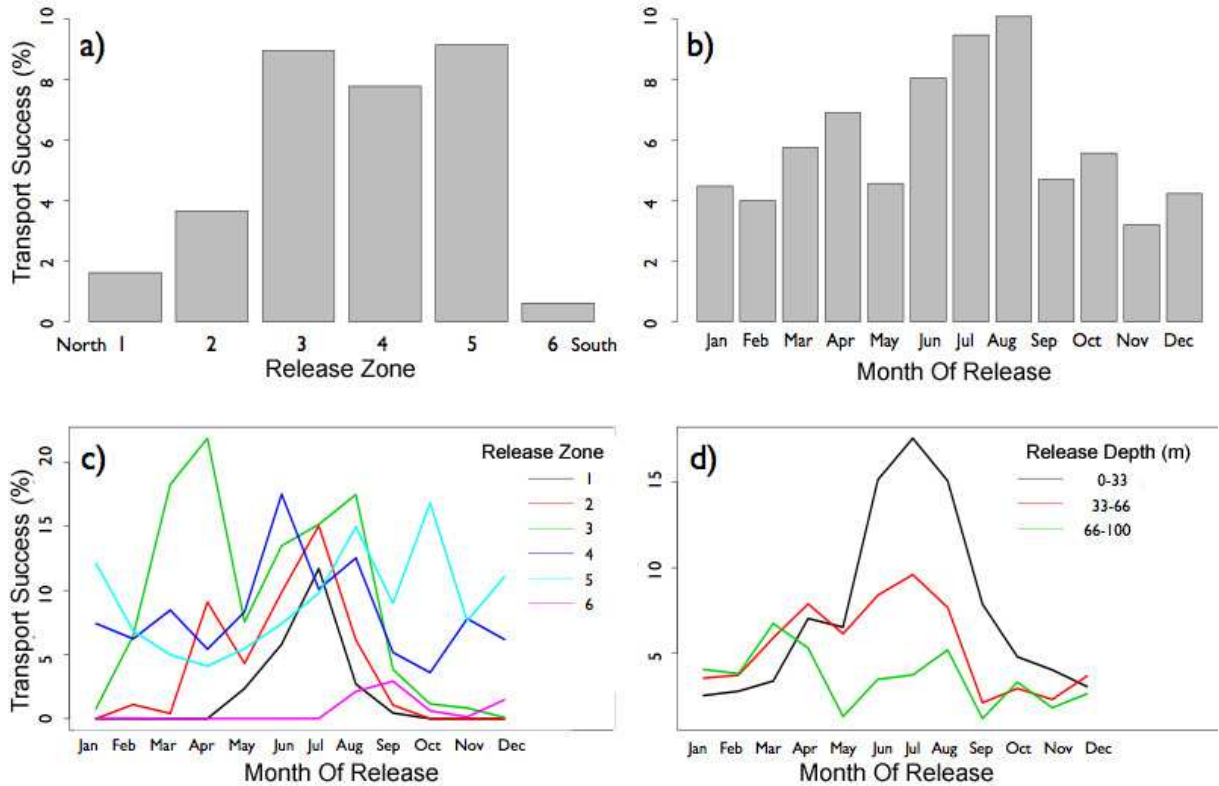


FIG. 3.6 – Transport success to the Canary archipelago and associated eddy field, simulation I-B. (a) Release area; (b) Month; (c) Month x Area interaction; (d) Month x Depth interaction.

Simulations I-B: The ANOVA shows that the zone of release is the single factor explaining most variability in transport success ($\sim 15\%$), before month ($\sim 8\%$) and depth ($\sim 3\%$) of release. Similarly to simulations I-A, year of release and replica had little effects and there were strong month x area ($\sim 17\%$) and month x depth ($\sim 6\%$) interactions (Table 3.5). Particles transported to the archipelago and its eddy field came mainly from the central

TAB. 3.5 – Analysis of variance for the transport to the Canary archipelago and associated eddy field (simulation I-B).

	Df	Sum Sq	% expl.	Mean Sq	F value	Pr(>F)
ReleaseArea	5	470916	14,9	94183	2821,2	< 2.2e-16
Month	11	265106	8,4	24101	721,9	< 2.2e-16
Depth	2	99188	3,1	49594	1485,6	< 2.2e-16
Year	2	10783	0,3	5392	161,5	< 2.2e-16
Replica	2	15	0	7	0,2	0,799
Month × ReleaseArea	55	527120	16,7	9584	287,1	< 2.2e-16
Month × Depth	22	199529	6,3	9070	271,7	< 2.2e-16
Month × Year	22	102712	3,3	4669	139,9	< 2.2e-16
ReleaseArea × Depth	10	80481	2,5	8048	241,1	< 2.2e-16
ReleaseArea × Year	10	105276	3,3	10528	315,4	< 2.2e-16
Depth × Year	4	2613	0,1	653	19,6	4,19E-16
Residuals	38734	1293087	41	33		
Total		3156826	100			

zones 3, 4 and 5, with respective transport rates of ~ 9 , 8 and 9% (Fig. 3.6a). Transport success was maximum in March-April (5 - 8%) and in June - August (8 - 10%), while the minimum occurred in November ($\sim 3\%$, Fig. 3.6b). This was the average pattern but results differed according to the zone, as the month x area interaction indicates. Particles were transported from zone 3 mainly in March - April, in June from zone 4 and in October from zone 5 (Fig. 3.6c). Transport success was enhanced for particles released near the surface (0 - 33m, $\sim 8\%$) and decreased slightly with depth (66 - 100m, $\sim 6\%$). Transport success was maximal in July for the 0 - 33 m and 33 - 66 m depth ranges ($\sim 17\%$ and $\sim 10\%$, respectively), while it was maximal in March ($\sim 7\%$) for the 66 - 100 m range. From October to April transport rates were similarly low for all depth ranges (Fig. 3.6d).

Looking at the destination of simulated larvae (Fig. 3.7), there were none reaching the western part of the archipelago within the one-month dispersal and few reaching the western part of the eddy field. Larvae transported to the eastern part of the archipelago essentially originated from zone 2 in spring-summer (April - August, 5 - 10%) and zone 3 in late winter (March - April,

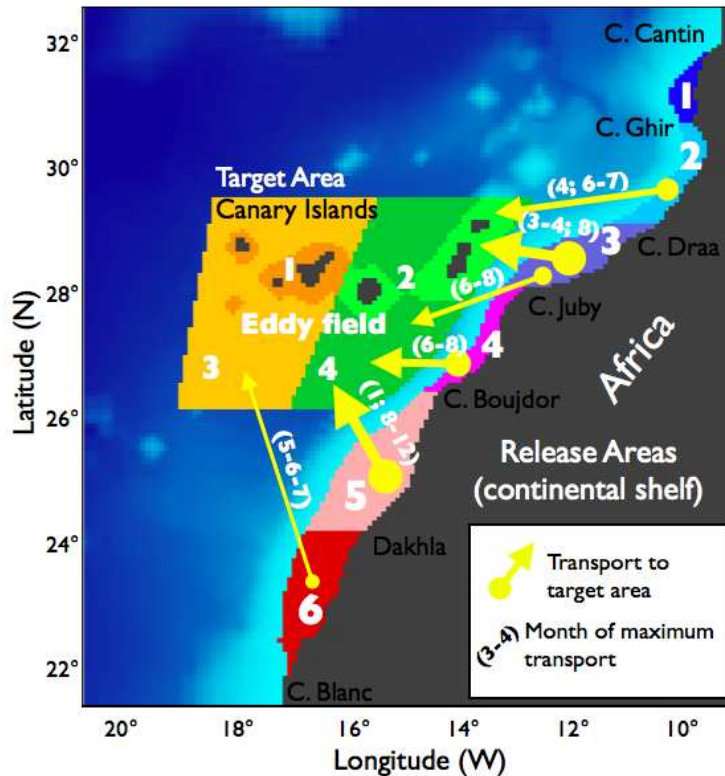


FIG. 3.7 – Transport from coast to Canary archipelago and associated eddy field, synthesis of simulation I- B results. The width of the arrow is proportional to the transport success. The number associated with the arrows represents the most successful months.

16 - 18%) and summer (August, 12%). Larvae transported to the eastern eddy field mainly originated from zone 4 in June - August (8 - 11%) and zone 5 in August - October (10 - 15%). These results are summarised in Fig. 3.7.

Simulations II-B: The ANOVA shows that the zone of release is again the factor explaining most of the variance in transport success ($\sim 11\%$), before month ($\sim 6\%$). Target depth of vertical migration, year of release, simulated egg buoyancy and egg lethal temperature had little effect. There were important contributions from the area x month ($\sim 15\%$) and area x month x target depth ($\sim 8\%$) interactions, but with high degrees of freedom

TAB. 3.6 – Analysis of variance for the transport to the Canary archipelago and associated eddy field (simulation II-B).

	Df	Sum Sq	% expl.	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Release Area	5	81842	11,2	16368	322,5	< 2.2e-16
Month	11	40668	5,6	3697	72,8	< 2.2e-16
Target depth	3	6534	0,9	2178	42,9	< 2.2e-16
Egg density* (g.cm-2)	2	1574	0,2	787	15,5	1,89E-07
Year	2	2716	0,4	1358	26,8	2,63E-12
Lethal temperature	2	44	0,01	22	0,4	0,651
ReleaseArea × Month	55	108654	14,9	1976	38,9	< 2.2e-16
ReleaseArea × Target Depth	15	20902	2,9	1393	27,5	< 2.2e-16
Month × Target Depth	33	24005	3,3	727	14,3	< 2.2e-16
Rel.Area × Month × TargDep	165	61697	8,5	374	7,4	< 2.2e-16
Residuals	7482	379721	52,1	51		
TOTAL		728357,00	100			

* only 3 egg density values were included: 1.025, 1.027 and 1.029 $g.cm^{-3}$

(Table 3.6). Transport success was maximum (6%) for an intermediate egg buoyancy of $1.026 g.m^{-3}$ (Fig. 3.8b). Regarding the simulation of larval vertical behaviour, the transport success increased with decreasing target depth, from 4.5% for a target depth of 100 m to 6.5% for a diurnal migration from 20 to 50 m, and was a little bit lower for simulated larvae migrating towards 5 m depth (Fig. 3.8a). As in simulation II-A, simulated larvae transported to the archipelago and its eddy field came mainly from the central zones in summer. Transport success was higher for simulated larvae maintaining themselves near the surface during summer (June to September, Fig. 3.8c). Finally, the area x target depth interaction shows a maximum transport success in zone 3 for virtual larvae remaining near the surface, while for larvae remaining deeper the maximum was found in zone 5 (Fig. 3.8d). Although the virtual egg lethal temperature had almost no effect, some mortality occurred at $15^{\circ}C$, lowering the mean success of transport from 6% (for 13 and $14^{\circ}C$) to 5.8%.

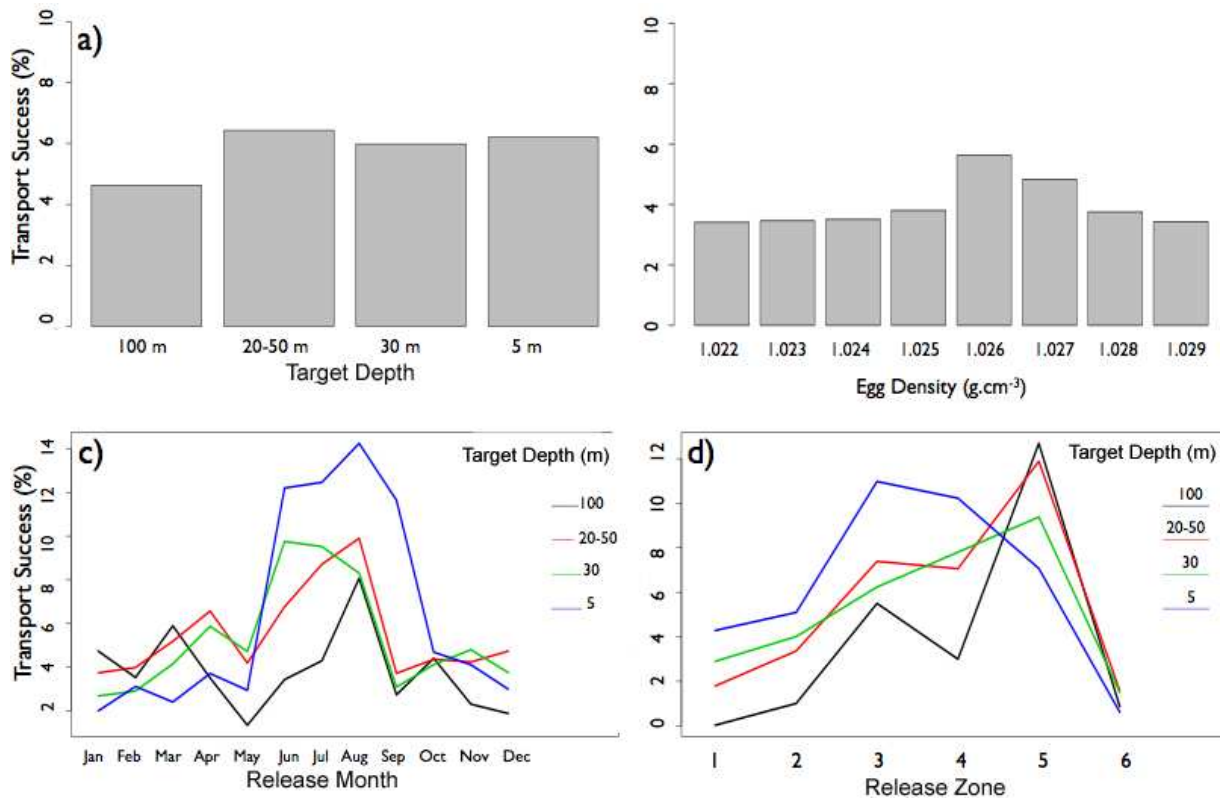


FIG. 3.8 – Transport success to the Canary archipelago and associated eddy field, simulation II-B. (a) Vertical migration; (b) Egg density; (c) Month x Target depth interaction; (d) Area x Target depth interaction.

Field Data

On average more sardine eggs were found in winter, while anchovy eggs were found all through the year, with a maximum in summer. Sardine eggs were more abundant in zones 2, 3 and 5, while anchovy eggs were more abundant in zones 2 and 3. Anchovy and sardine eggs have therefore the same geographical distribution except in zone 5 where sardine eggs are relatively abundant, while anchovy egg abundance is minimal (Fig. 3.9). The large abundance of anchovy eggs observed in zone 3 during winter needs to be interpreted with caution since it is only due to one year of sampling, 1999, when the survey occurred later than usual (April) and after the collapse

of the sardines in 1998. The centre of sardine larvae distribution is shifted offshore and southward compared to the centre of egg distribution (Berraho, 2007, p. 66 and Fig. II.3).

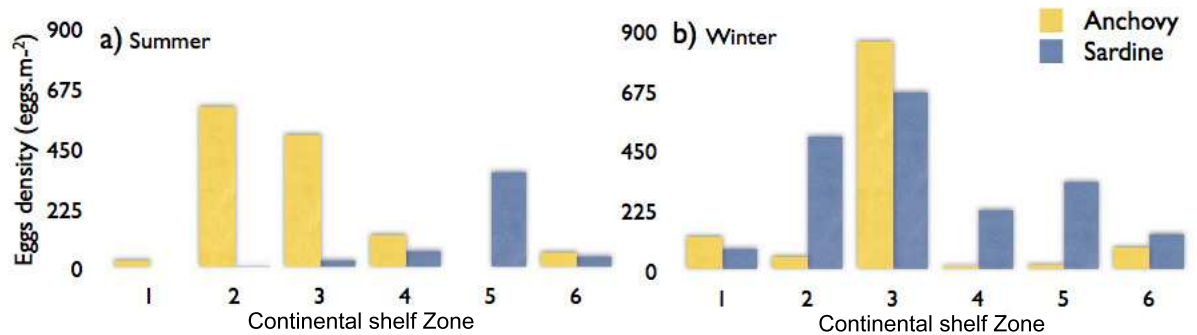


FIG. 3.9 – Anchovy and sardine egg density ($N \cdot m^{-2}$) distribution over the shelf (see Figure 2 for locations). (a) Summer distribution; (b) Winter distribution. Source: Berraho Amina, 2007.

3.1.4 Discussion

Transport along the African coast

The general southward transport obtained in our experiments is in agreement with the direction of the Canary Current flow and the ichthyoplankton data distribution for sardine. The minimum values of retention over the shelf were obtained in the model in summer (July-August). This corresponds to the period of maximum upwelling intensity (Pelegrí *et al.*, 2005) and associated offshore transport in the upper layers. The fact that sardine egg abundance were much higher in winter (Fig. 3.9b) is in agreement with previous observations in this region (Ettahiri *et al.*, 2003). The offshore advection of sardine ichthyoplankton found by Berraho (2007) is much stronger in summer than in winter. Moreover, although winds are upwelling favourable throughout the year from Cape Blanc to Gibraltar, north of the Canary archipelago they are intense during summer and moderate or weak during all other sea-

sons, so that fish reproduction displays more seasonal features north of the archipelago than south (Pelegrí *et al.*, 2005). This is also in agreement with the field observation of egg concentrations, very different from winter to summer for both sardines and anchovy north of Cape Juby while there is little change south of this Cape (Fig. 3.9). Moreover from Cape Ghir to Cape Juby the shape of the coast (concave) and the presence of the Atlas mountains cause the upwelling to be much reduced, even during summer (Pelegrí *et al.*, 2005). As a result, the offshore extension of cold, nutrient rich water is less important in that part of the coast than south of Cape Boujdor. As sardine usually spawn and live farther offshore than anchovy, this could explain the relative predominance of anchovy north of Cape Juby, while sardines are more abundant south of Cape Boujdor, where the stronger upwelling and the larger shelf result in a more offshore extension of the nutrient rich waters.

During summer, a northward transport was identified from the shelf area between Cape Blanc and Dakhla (zone 6) to area (zone 5), and for all zones in autumn (Fig. 3.5a). This northward transport occurred mainly depths ranging from 66 to 100 m (figure not shown) and is due to the poleward undercurrent. The other important northward transport in our results occurred in the area between Cape Juby and Cape Boujdor (zone 4, Fig. 3.5a). This is in agreement with water mass flow measurements indicating that the current reverses in the channel between Fuerteventura Island and the African coast associated with the surfacing of the poleward undercurrent (Hernández-Guerra *et al.*, 2002). Barton (1989) showed that this poleward undercurrent starts after the opening of eastern passages caused by the merging of filaments formed off Cape Ghir. Sardine larvae are usually found at 0-30 m over the shelf in this region (John *et al.*, 1980), so they should not be transported by the poleward undercurrent except when this one is surfacing.

High coastal retention rates were obtained from Cape Boujdor to Cape Blanc (zones 5 and 6) and from Cape Draa to Cape Juby (zone 3), especially in autumn and winter. This is in line with field observations of egg distribution in winter (Fig. 3.9b). During summer the maximum densities ($N/10m^2$)

of eggs were found between Cape Ghir and Cape Draa (zone 2) and were anchovy eggs (Fig. 3.9a). Our model show that nearly 50% of eggs spawned between Cape Ghir and Cape Draa (zone 2) are transported southward (zone 3) in summer, and nearly 40% in spring (Fig. 3.5a). Similarly, between 30% to 45% of eggs spawned between Capes Juby and Boujdor (zone 4) were transported southward to zone 5. This combination of retention and external contributions from the northward area makes the shelf between Cape Draa to Cape Juby (zone 3) and the area between Cape Boujdor to Dakhla (zone 5) a good candidate for being a nursery area for anchovy and sardine larvae (fig. 3.5b). Conand (1975) already showed evidence of a nursery area from 23°N to 25°N (north of zone 6 and south of zone 5), but his study only covered the shelf from Cape Boujdor to Cape Blanc.

Transport to the Canary archipelago

It is believed that there is no anchovy nor sardine spawning off the African shelf, so that all larvae found in waters surrounding the Canary islands must have drifted from the shelf (Rodríguez *et al.*, 2006). Moreover, Bécognée *et al.* (2006) observed that the occurrence of sardine larvae near Gran Canaria was always associated with a decrease of salinity and temperature, an indication of the arrival of an upwelling filament (Bécognée *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 1999), and concluded that sardine larvae were a good tracer for upwelling filaments. Surprisingly, anchovy larvae did not follow the same rule (Bécognée *et al.*, 2006), i.e. are not always associated with filaments, suggesting two alternatives: (1) adults may spawn near the archipelago, although no eggs were found in the samples or (2) the filaments stretching from the main anchovy spawning area (Cape Draa to Cape Juby) are more difficult to detect because of the weaker upwelling occurring there than farther south, where sardines generally spawn (Pelegrí *et al.*, 2005).

Our results suggest that there is a seasonal variation in the geographical origin of continental ichthyoplankton reaching the Canary archipelago or its

associated eddy field. The majority of particles reaching the eastern islands have two main characteristics:

1. they came from the area situated between Cape Draa and Cape Juby (zone 3), which corresponds to an important spawning area for both anchovy and sardine during winter, but mainly anchovy during summer (Fig. 3.9).
2. they display two peaks, the biggest one in late winter (March-April) and the second one in summer (July-August, Fig. 3.7).

After one year of field survey near Gran Canaria, [Bécognée et al. \(2006\)](#) reported the presence of anchovy larvae frequently during winter, which agrees with our results, but sardine larvae appeared only in February and June. The absence of sardine larvae in July - August, despite favourable transport from zone 3 on the African shelf (Fig. 3.6c), is explained by the very low spawning activity of this species during this season (Fig. 3.9). We should also consider that [Bécognée et al. \(2006\)](#) studied only one year and the spawning activity varies from year to year according to [Berraho \(2007\)](#). Our model suggests that only few eggs spawned over the shelf south of Cape Juby (zone 4, 5 and 6) could be transported to the archipelago, as most were advected southwards. When this transport occurs it must concern mainly sardine eggs and larvae since few anchovy eggs were observed south of Cape Juby (zone 4, 5, 6; Fig. 3.9). Such transport has been observed with field experiments using Argos drifters released over the slope ([Barton et Arístegui, 2004](#)). Our results also showed that there was significant interannual variability of transport from the coast to the archipelago, which may partly explain the variability observed in catches around the Canary islands ([Bécognée et al., 2006](#); [Rodríguez et al., 2001, 1999, 2001, 2006](#)). Another explanation for the variability in field data around the Canary islands is the interannual variability in the spawning activity of the pelagic species on the African continental shelf (see [Berraho, 2007](#), Figure II.20, pp. 85-86).

From June to August transport to the archipelago was enhanced near the surface. This is because upwelling filaments, that are stronger in this period, are also more confined to the surface due to the strong stratification

of the water column (García-Muñoz *et al.*, 2004). The vertical extension of the mixing layer near Gran Canaria ranges from 100 m in winter (February) to 25 m in summer (August) (Monterey *et al.*, 1997), which is well represented in the ROMS hydrodynamic model that we used (Troupin *et al.*, [ress](#)). The ANOVA performed on transport values from simulation II-B showed the weak impact of individual vertical movements. However our results pointed out the existence of a slight optimum in egg density/buoyancy and vertical migration behaviour. The optimal egg density found (1.026 g.m^{-3}) falls in the typical range of water density in the mixed layer, which allows eggs to stay in the best place to enter a filament toward the islands. This high value may favour the transport of sardines eggs which are more likely to reach such densities than anchovy eggs (Coombs *et al.*, 2004). A lower egg density would result in eggs being confined to the surface and then more directly transported in the wind stress direction (Ekman, 1905). In contrast, eggs of higher densities (g.m^{-3}) would sink under the mixed layer and be transported by the alongshore flow. The effect of vertical migration can be explained in the same way. Simulating a better transport to the archipelago with a diurnal migration from 20 to 50 m than with a constant target depth of 30 or 5 m suggests that the filament transport is maximal in the 5-20 m depth layer. In summer, the stronger stratification of the water column caused an enhanced difference in transport between the target depths migration schemes. Bécognée *et al.* (2006) observed a significant relationship between the lunar phase and the abundance of larvae, with a maximum during the new moon. This is consistent with our results since larval vertical migration at night depends on the moon light intensity (Olivar *et al.*, 2001), so that around the new moon the diurnal migration may be nearest to the surface and then enhances the transport to the Canary archipelago. Although the extreme scenarios for vertical migration used were highly simplified, they allow us to understand the possible effect of the vertical swimming behaviour, even if the contribution of this effect in the ANOVA was not very high.

In conclusion, the model results are coherent with the field observation of egg distribution over the African continental shelf and the larval presence

in the Canary archipelago. The proportion of particles transported from the continental shelf to the archipelago is surprisingly high (during summer, 15% of the particles released in zone 3 were transported to the island, and 20% of those released in zone 5 were transported to the eddy field) and this is due to the presence of filaments that act as « vacuum cleaners » of the coastal areas. In contrast to other eastern boundary ecosystems, offshore advection is not always synonymous with certain death for ichthyoplankton. Temperature was not a limiting factor for larval survival in our model, even when we consider a high lethal temperature (15°C). This suggests that larval mortality in this region may be more related to starvation and predation.

The region of the continental shelf located between Cape Draa and Cape Juby appeared to be of crucial importance for ichthyoplankton supply to the archipelago. The reasons why sardine larvae are more related to the upwelling filaments than anchovy larvae remain unclear, but work is in progress to study the details of transport to the Gran Canaria islands using a model with a higher spatial resolution. Another aim of this work was to test the hypothesis of optimal spawning strategies of sardines and anchovy using an IBM modelling to find out the favourable nurseries (from a point of view of the sole transport process). From this point of view the results we obtained are mitigated, but in fact, other factors play key roles for habitat, spawning grounds and nurseries definition (temperature, food, homing, etc...), which were not taken into account in this study and will be investigated in future work.

3.1.5 Acknowledgements

The authors are grateful to the staff of INRH in Casablanca and the team of the research vessel Al Amir Moulay Abdallah for their assistance and helpful discussions, and Philippe Verley for his very efficient support of the ichthyop model. We also thank Evan Mason for editing the text, and two anonymous referees for their useful comments that contributed to improve

the manuscript. This work was supported by EUR-OCEANS, a European Network of Excellence co-funded by the European Commission (6th Framework Program, contract n°511106). It is also a contribution to the ECO-UP research unit UR097 of IRD.

Chapitre 4

Stratégies de reproduction et modèles d'évolution

4.1 Introduction

4.1.1 Stratégies de reproduction

Contrairement aux poissons démersaux qui se reproduisent sur le fond, les petits pélagiques ne disposent a priori d'aucun repère fixe pour marquer leurs zones de ponte puisqu'ils pondent en pleine mer, près de la surface. La maturation des gonades chez les poissons nécessitant une grande quantité d'énergie, la maturité arrive généralement durant, ou juste après, une période de forte abondance en nourriture pour les adultes ([Woodhead, 1960](#); [Hoar, 1969](#); [Potts et Wootton, 1984](#)). On pourrait donc postuler une stratégie de ponte opportuniste, i.e. une ponte dès que l'énergie accumulée est suffisante, le pattern de ponte suivant celui de la disponibilité de nourriture. Cependant [Fréon *et al.* \(1997\)](#) montrent que ce n'est pas toujours le cas, l'énergie pouvant être stockée sous forme de lipides pour attendre une période plus propice à la survie des œufs et larves.

L'étendue spatiale et temporelle de la ponte observée chez les petits pélagiques comme les sardines et anchois peut être vue comme une façon de gérer la variabilité à court terme de l'environnement, multipliant ainsi les chances pour les larves de rencontrer des conditions favorables à leur développement. Cette stratégie de ponte, appelée « Bet-Hedging »¹, est souvent attribuée aux sardines et anchois dans les zones d'upwelling puisqu'on trouve souvent leurs œufs presque tout au long de l'année (Bakun, 1996, 2006). Mais un tel comportement de ponte ne permet pas d'expliquer à lui seul les importantes variations spatio-temporelles de concentrations d'œufs apparaissant dans les observations.

Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer la fidélité des petits pélagiques aux sites de ponte, dont on peut trouver une revue extensive dans le livre de Fréon et Misund (1999), et dont on résume ici les principaux courants. En aval du processus même de fidélité au lieu de ponte, Dodson (1988) émet l'hypothèse de l'existence d'une période d'apprentissage déterminante pour l'orientation des adultes et les migrations de nombreux vertébrés, dont les poissons. D'après lui, cet apprentissage comporte trois phases : la mémorisation des conditions environnementales à la naissance (« imprinting »), l'expérience acquise durant les premiers stades de vie puis l'apprentissage spatial, dont la transmission sociale des routes de migration, concept repris plus tard par Corten (1993) puis McQuinn (1997) pour le hareng. D'autres auteurs soulignent que les comportements de retour à l'environnement de naissance (« natal homing ») chez les poissons pourraient largement dépasser le cas des salmonidés (Blaxter et Holliday, 1963; Sharp, 1978). La généralisation du comportement de natal homing pour les petits pélagiques reviendrait donc à mémoriser des caractéristiques environnementales des masses d'eaux de naissance, et la recherche de cet environnement natal comme lieux de ponte par la suite (« obstinate reproductive strategy » Cury, 1994; Baras, 1996).

¹Bet-hedging : répartition des risques (anglais)

4.1.2 Modèles individu-centré d'évolution

Des comportements de homing ont pu être mis en évidence chez certains poissons grâce à des méthodes de marquage individuel (Svedang *et al.*, 2007; Thorrold *et al.*, 2001; Bradbury et Laurel, 2007; Block *et al.*, 2005), mais il reste généralement difficile de tester les différentes théories, en particulier chez les petits pélagiques. Aussi dans ce chapitre nous utilisons une approche par modélisation pour tenter de clarifier l'effet potentiel des différentes stratégies de pontes théoriques sur les patterns de pontes, dans le cas des anchois et sardines dans les zones d'upwelling. Pour ce faire on utilise un modèle individu-centré d'évolution faisant intervenir à la fois les capacités de mémorisation des individus (lieu ou environnement de naissance) et la sélection naturelle agissant sur les premiers stades de vie, à la manière de Mullon *et al.* (2002).

Trois stratégies de ponte dérivées des théories existantes sont simulées tour à tour. Les deux premières impliquent un mécanisme d'apprentissage, le homing géographique (section 4.2, correspondant à un article publié) et le homing environnemental (section 4.3) alors que la troisième est une stratégie de ponte aléatoire (le bet-hedging, section 4.4). L'absence de champ de proies dans le modèle hydrodynamique ne nous permet malheureusement pas de simuler la stratégie opportuniste, qui repose sur l'accumulation d'énergie par les adultes. Dans la dernière section nous comparons l'efficacité de chaque stratégie en terme de succès de reproduction sur le long terme.

4.2 Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems: a natal homing evolutionary model to study environmental constraints

T. Brochier¹, F. Colas², C. Lett³, V. Echevin⁴, L. A. Cubillos⁵, J. Tam⁶, M. Chlaida⁷, C. Mullon¹, P. Fréon¹

- (1) Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR ECO-UP, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, avenue Jean Monnet, BP 171 34203 Sète Cedex, France. timbrochier@gmail.com
- (2) Institute of Geophysics and Planetary Physics (IGPP), University of California Los Angeles, Los Angeles, CA, USA.
- (3) IRD, UR Geodes, Institut des Systèmes Complexes, Ecole Normale Supérieure de Lyon, 46 allée d'Italie, 69364 Lyon Cedex 07, France
- (4) IRD, LOCEAN, Université Pierre et Marie Curie, Boite, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France.
- (5) Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR), Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.
- (6) Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Centro de Investigaciones en Modelado Oceanográfico y Biológico Pesquero (CIMOBP), Apdo. 22, Callao, Lima, Perú.
- (7) Institut National de Recherche Halieutique, 2 rue Tiznit Casablanca, Morocco.

Abstract Although little is known about the individual-level mechanisms that influence small pelagic fish species' reproductive strategy, Mullon *et al.* (2002) showed that the observed anchovy spawning patterns in the southern Benguela Current system off South Africa could be accurately reproduced by simulating a natal homing reproductive strategy, i.e. individuals spawning at their natal date and place. Here we used a similar method, i.e., an individual-based model of the natal homing reproductive strategy, and applied it to other upwelling systems: the northern Humboldt Current system off Peru, the southern Humboldt Current system off Chile and the central Canary Current system off Morocco. We investigated the spatial (horizontal and vertical) and seasonal spawning patterns that emerged after applying

different environmental constraints in the model, and compared these to observed spawning patterns of sardine and anchovy in their respective systems. The selective environmental constraints tested were: (1) lethal temperature; (2) retention over the continental shelf; and (3) avoidance of dispersive structures. Simulated horizontal spatial patterns and seasonal patterns compared reasonably well with field data, but vertical patterns in most cases did not. Similarly to what was found for the southern Benguela, temperature was a determinant constraint in the southern Humboldt. The shelf retention constraint led to selection of a particular spawning season during the period of minimum upwelling in all three of the upwelling regions considered, and to spatial patterns that matched observed anchovy spawning off Chile and sardine spawning off Morocco. The third constraint, avoidance of dispersive structures, led to the emergence of a spawning season during the period of maximum upwelling off Chile and Morocco, but not in Peru. The most accurate representation of observed spatio-temporal spawning patterns off Peru was achieved through a combination of shelf retention and non-dispersion constraints.

Keywords: Upwelling, Clupeoid fisheries, Reproductive strategy, Habitat selection, ichthyoplankton.

4.2.1 Introduction

Upwelling ecosystems support large populations of small pelagic fish, comprised mainly of anchovy and sardine species. These species exert a major control on the trophic dynamics of marine ecosystems (Cury *et al.*, 2000), and are heavily exploited by industrial and artisanal fisheries. Recruitment of these small pelagic fish undergoes large interannual fluctuations, which may be related to environment instability, predator abundance and fishing pressure (Fréon *et al.*, 2005). In particular, environmental conditions that prevail during spawning greatly influence the survival of eggs and larvae. Most of the pre-recruitment mortality occurs during the early life stages. Small pelagic

fish populations in upwelling systems have a reproductive strategy resulting from past natural selection pressure which make them adapted to the constant structural instability of the upwelling area where they persist. Location and time of spawning, in particular, are crucial for successful recruitment (Bakun, 1996; Cury et Roy, 1989) and are important for the maintenance of marine fish population structure in general (Nielsen *et al.*, 2005).

Natal homing is a reproductive strategy that relies on the mechanism of imprinting a record of the environmental conditions, restricted to a brief period during the very first stage of life, which could account for successive generations reproducing at the same geographic location, even in open sea (Papi, 2006). Numerous studies have investigated natal homing in marine fish populations using individual tags (Svedang *et al.*, 2007; Thorrold *et al.*, 2001) or molecular genetic analysis (Chlaida *et al.*, 2005). The observed spawning-site fidelity rates in these studies were often >50% (Bradbury et Laurel, 2007), and in some cases comparable to the scale of natal homing for birds and anadromous fishes (Thorrold *et al.*, 2001). Herring also present high fidelity to their spawning site (Ruzzante *et al.*, 2006) although the mechanism involved in this case seems to rely more on social transmission than imprinting (Corten, 2004; McQuinn, 1997). Indications of natal homing behaviour have been observed even in the very unstable upwelling areas of the ocean. In the northern Humboldt upwelling system off Peru, Mathisen (1989) suggested that the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) stock « consists of a large number of local subpopulations of which each is genetically adapted to "home" to a different upwelling plume, and to spawn during a specific period of the year ». Hedgecock *et al.* (1994) observed genetic differences among the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the Californian current. More recently, in the central Canary upwelling system off Morocco, Chlaida *et al.* (2005) revealed genetic differences among sardine populations (*Sardina pilchardus*) suggesting site fidelity. LePage et Cury (1997) showed with a spatially explicit individual-based model (IBM) that only a population combining a low percentage of opportunists with a high proportion of « obstinate » (natal homing) individuals avoids extinction following drastic

environmental events. Field observations (research surveys) show that anchovy and sardine spawning patterns off Peru, Chile and Morocco are very variable both temporally and spatially, suggesting a spawning strategy dominated by opportunists. A few constantly located « hot spots » and constantly occurring peak seasons do however, suggest some natal homing behaviour.

In this study we use an evolutionary individual-based model (IBM) which assumes a natal homing reproductive strategy to investigate the selective constraints which may be important during early life stages and may explain the observed spawning patterns. The IBM reproduced an evolutionary-based reproductive strategy for adult fish and passive transport of eggs and larvae based on environmental indices obtained from simulations of a realistic three-dimensional hydrodynamic model (ROMS) of the different areas. The IBM permits us to explore the effect of environmental selective constraints on the evolution of spatial (horizontal and vertical) and temporal spawning patterns. These patterns are compared to observed spawning patterns of sardine and anchovy following a Pattern-Oriented Modelling approach (Grimm *et al.*, 2005). Mullan *et al.* (2002) used a similar model to investigate environmental constraints that select observed spawning patterns for anchovy (*Engraulis encrasicolus*) populations in the southern Benguela upwelling system off South Africa. They obtained a good match between simulated spawning patterns and observed ones by using simple environmental constraints. Here we apply a similar model in three different regions: the northern Humboldt (off Peru), southern Humboldt (off Chile) and central Canary (off Morocco) upwelling systems. The three upwelling systems have significantly different shelf extensions, widest off Morocco and narrowest off Chile. In each of these systems, sardine and anchovy larvae are distributed over areas where the continental shelf is the wider, apparently acting as an open nursery area. If the observed spawning patterns in these three systems can be reproduced, then it may be possible in the future to simulate the effect of climate changes on the distribution of pelagic fishes.

4.2.2 Methods

The Model

The evolutionary individual-based model (IBM) used here comprised two main parts: (1) the transport of eggs and larvae, based on the ichthyoplankton dynamics IBM Ichthyop (Lett *et al.*, 2008) with specific selective environmental constraints (see below), and (2) an evolutionary-based reproductive strategy, based on the method developed by Mullon *et al.* (2002), in which all adults spawned in the vicinity of their natal place and date. Recruited individuals were spawners of the next simulated generation, which were confronted by different environmental conditions (see below), but had the same goal of spawning at their location of birth (Fig. 4.1). Using this approach, spatial and seasonal spawning patterns progressively emerged at the population level from the selective constraints imposed at the individual level (Mullon *et al.*, 2002).

Environmental conditions

Environmental conditions were obtained from archived simulations of a three-dimensional hydrodynamic model (ROMS) (Shchepetkin et McWilliams, 2005) of the different regions, using climatological and/or interannual forcing. For the northern Humboldt (Peru) region the domain extends from 5°N to 22°S and from 70°W to 92°W with a horizontal resolution of 1/9° and includes 32 vertical levels (terrain-following curvilinear coordinates) (Penven *et al.*, 2005b). Since the mesoscale activity could be variable between the different simulation years due to intrinsic model variability (Marchesiello *et al.*, 2003), a set of four years was chosen randomly from those used by Penven *et al.* (2005b). This climatological configuration, previously used in other (non-evolutionary) IBM experiments (Brochier *et al.*, 2008a; Lett *et al.*, 2007a), was complemented with a nine-year (1992–2000) interannual simulation, which includes the 97-98 ENSO event (Colas *et al.*, 2008; Echevin *et al.*,

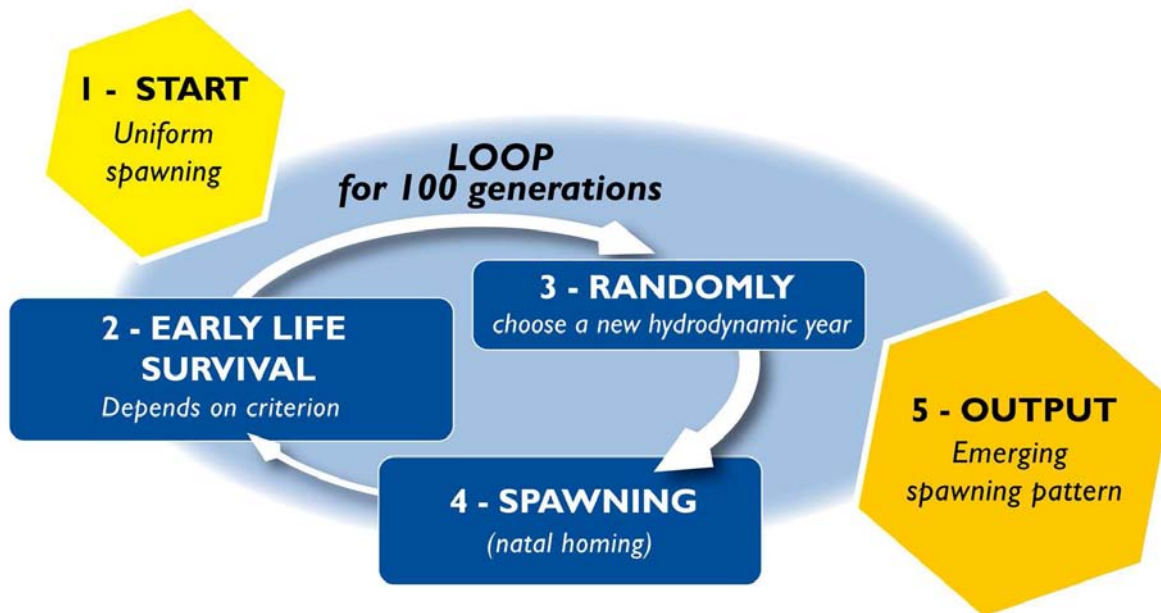


FIG. 4.1 – Diagram representing the algorithm used in the evolutionary individual-based model.

ress). This produced a pool of 13 different hydrodynamic years.

For the southern Humboldt (Chile) region, model outputs were extracted from a large grid which includes the South-Eastern Pacific and the equatorial Eastern Pacific. The extracted sub-domain extends from 18°S to 40°S and from 80°W to 69.5°W with an horizontal resolution of ~ 7.5 km and contains 30 vertical levels. The pool of hydrodynamic years used for the simulations comprised 7 years of a climatologic simulation and 6 years of an interannual simulation (1994–1999) developed and validated by Colas *et al.* (2008) and Capet *et al.* (2008).

For the central Canary (Morocco) region, the model domain extends from 21°N to 32°N and from 9°W to 20°W with a horizontal resolution of $1/12^\circ$ (~ 8 km) and includes 32 vertical layers (Machu *et al.*, umis; Marchesiello *et Estrade*, 2007). We used a 7-year (1996–2002) interannual simulation, which has been used previously to study the main ichthyoplankton transport pat-

terns along the African shelf and from this shelf to the Canary archipelago (Brochier *et al.*, 2008b).

Selective constraints

Three selective constraints were considered in the model for individuals to recruit and contribute to the next generation of spawners, together and in isolation. First of all, the temperature experienced by eggs and larvae during the transport phase determines their survival. Individuals recruited when they did not encounter temperatures below a given lethal limit. The actual effect of cold is to slow swimming and growth and directly or indirectly to increase mortality rates. Temperature can also be considered as a proxy for oxygen, with cold waters associated to the oxygen minimum zone, especially in the Humboldt Current system. (Morales, 2000). The lethal temperature was set in the model to 10°C, 12°C or 14°C to cover the range of minimal temperatures allowing sardine and anchovy egg and larval survival reported in the literature (Hernández *et Castro*, 2000; King *et al.*, 1978; Tarifeño *et al.*, 2008).

The second selective constraint was the retention of larvae over the continental shelf at the end of the transport phase. In the three regions under study, the continental shelf is an area with high chlorophyll a concentrations (Carr *et Kearns*, 2003), high food availability for larvae, and therefore constitutes a potentially suitable nursery area. It is generally accepted that advective loss of larvae away from nursery areas have a negative effect on recruitment, especially in upwelling areas where offshore larval loss might be considerable (Bakun, 1996; Bakun *et Parrish*, 1982; Cury *et Roy*, 1989).

The last selective constraint considered was the non-dispersion of individuals, which was used as a proxy for whether food and larval distribution remains patchy: a factor which enhances larval feeding efficiency (Bakun, 1996; Lasker, 1975; Lasker *et Smith*, 1976), and the onset of schooling (Hunter *et Coyne*, 1982). In that case, individuals were considered as recruited if the

distance to their nearest neighbour at the end of the transport phase was less than or equal to that at the beginning of the transport phase (when eggs were just spawned).

Simulations

The temperature constraint was always present with either the retention constraint alone, the non-dispersal constraint alone or both constraints combined. This leads to nine sets of simulations in each system. Simulations were run for 100 generations, a value that was empirically chosen as being adequate for spawning patterns to emerge under the various selective constraints scenarios considered. The transport phase lasted for 30 days, a duration covering the planktonic stage of sardine and anchovy larvae (Santos *et al.*, 2007). Individuals initially spawned randomly over the whole domain and the entire year, at depths ranging from 0 to 100 m in the southern Humboldt and central Canary and from 0 to 50 m in the northern Humboldt, based on available data of egg vertical distribution patterns and oxygen limitations (Ayón, 2004; Rodríguez *et al.*, 2006).

To allow robust spatio-temporal spawning patterns to emerge, recruited individuals did not spawn at their exact natal location and time of birth, but within a margin: ± 50 km (horizontal) and ± 3 m (vertical) for location, ± 3 days for time. The continental shelves were defined according to the specific characteristics of each region to ensure that they covered the chl-a rich area, as visible by satellite measurements. Offshore extensions of the retention zone were set to isobaths 200 m, 500 m and 1500 m in the central Canary, northern Humboldt and southern Humboldt areas, respectively.

4.2.3 Results

Central Canary Current system

The larval lethal temperature had no effect on the selected spawning patterns in the central Canary Current system within the range of values tested. Results obtained with a 10°C lethal temperature (Fig. 4.2) were similar to those obtained with 12°C and 14°C lethal temperatures (not shown).

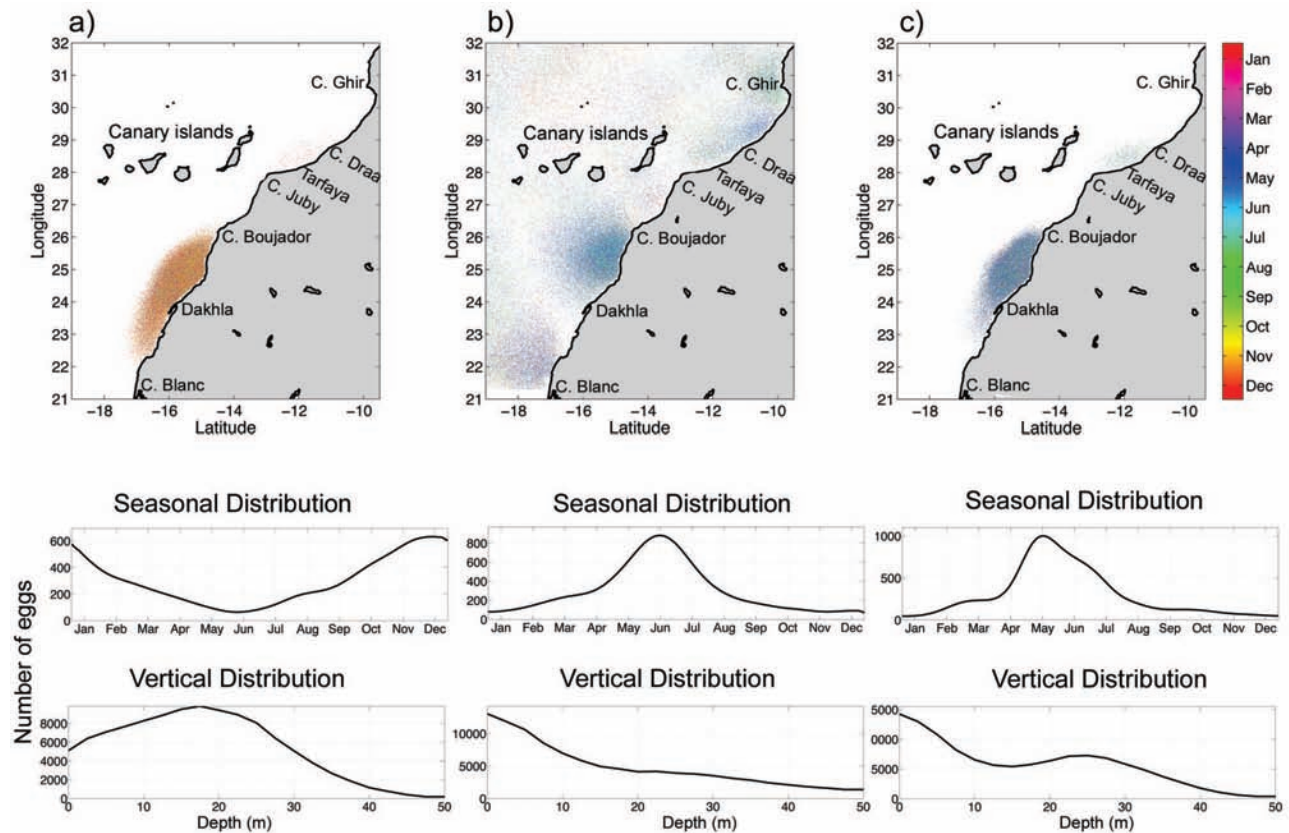


FIG. 4.2 – Emerging spawning patterns in the central Canary Current system (off Morocco) with a lethal temperature of 10°C and different selective constraints: (a) shelf retention; (b) non-dispersion; (c) shelf retention and non-dispersion.

When using the selective constraint based on shelf retention, the selected

spawning area was between 22°N and 26°N extending relatively far offshore (~100 km), corresponding to the large extension of the shelf in that region. There was a secondary spawning area of much lower intensity between 28°N and 29°N. The selected seasonal pattern was maximum spawning in November-January (winter) and minimum in May-July (summer). The selected vertical spawning pattern was maximum around 15 m (Fig. 4.2a). Using the non-dispersion criterion a weaker spatial spawning pattern was obtained, concentrated in the surface layers, with slightly more spawning along the coast from 24°N to 26°N, 28°N to 31°N and 22°N to 23°N. The selected maximum spawning season was May-July (Fig. 4.2b). Finally, combining the selective constraints of shelf retention and non-dispersion, a horizontal spatial pattern similar to the one obtained with the shelf retention constraint alone was obtained, except that there was very little spawning south of 24°N. There was also, like for the shelf retention constraint alone, a second spawning area of much lower intensity between 28°N and 29°N. The seasonal pattern was similar to the one obtained with the non-dispersion criterion alone. The selected vertical distribution was maximum near the surface and almost constant from 10 m to 30 m after which a rapid decrease was observed until 60 m, i.e., a combination of the patterns obtained using each constraint alone (Fig. 4.2c).

Northern Humboldt Current system

Similarly to that found for the Canary Current system, changing the larval lethal temperature had no effect on the emerging spawning patterns in the northern Humboldt Current simulations. Results obtained with a 10°C lethal temperature (Fig. 4.3) were similar to those obtained with 12°C and 14°C lethal temperatures (not shown). The selected pattern obtained with the shelf retention constraint was concentration of spawning over the shelf from 6°S to 12°S, maximum from December to March (austral summer) and minimum from June to October (extended austral winter). The selected vertical spawning pattern was essentially sub-surface depths (from 20 m to 50 m, Fig.

4.3a). With the non-dispersion selective constraint, four distinct spawning areas emerged along the coast: around the northwest corner of the domain, 8°S, 11°S and 14°S. Spawning was concentrated near the surface (up to a depth of 20 m), and the seasonal pattern was weak (Fig. 4.3b). Finally the combination of the shelf retention and the non-dispersion selective constraints lead to two distinct spawning areas and seasons, August spawning from 6°S to 12°S mainly in deeper waters and March-April spawning from 2°S to 4°S close to the surface (Fig. 4.3c).

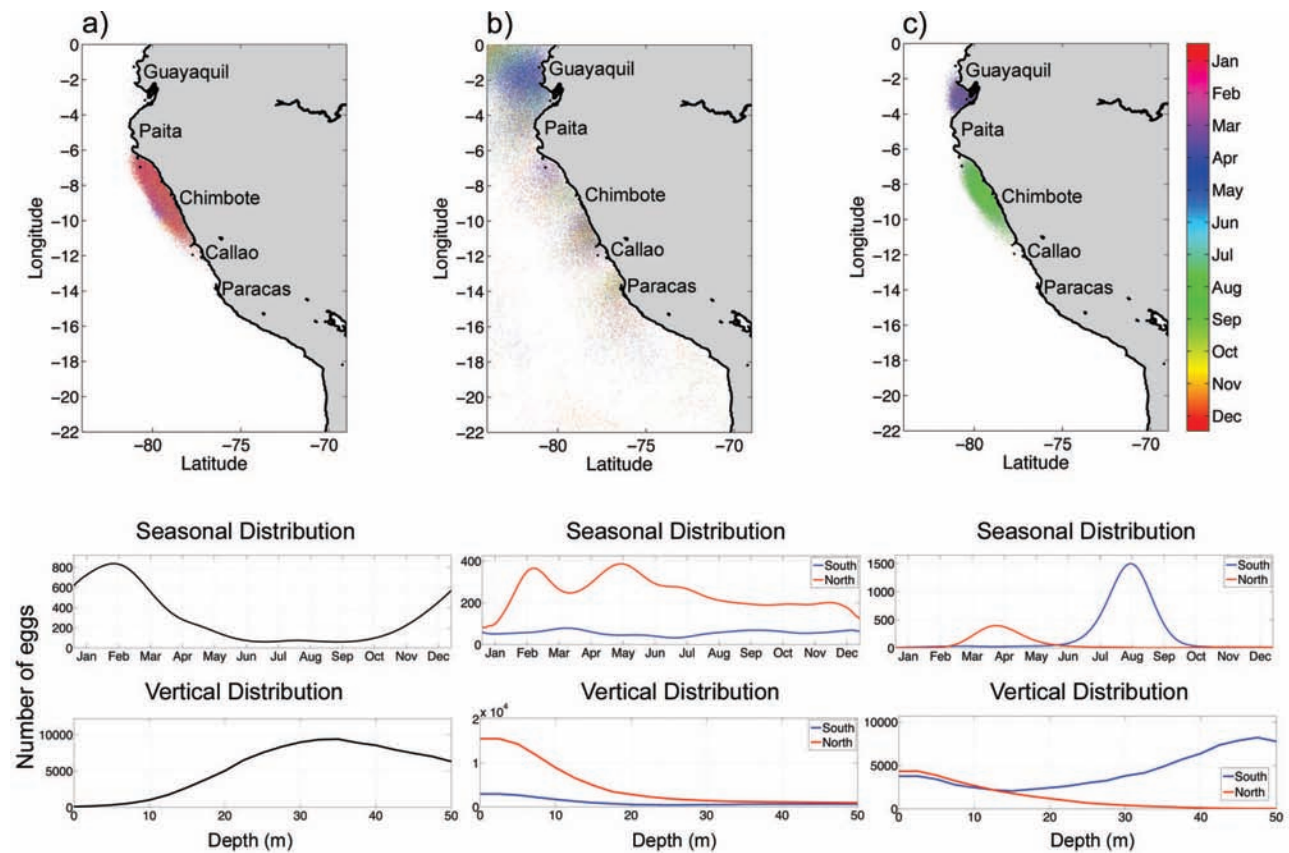


FIG. 4.3 – Emerging spawning patterns in the northern Humboldt Current system (off Peru) with a lethal temperature of 10°C and different selective constraints: (a) shelf retention; (b) non-dispersion; (c) shelf retention and non-dispersion.

Southern Humboldt Current system

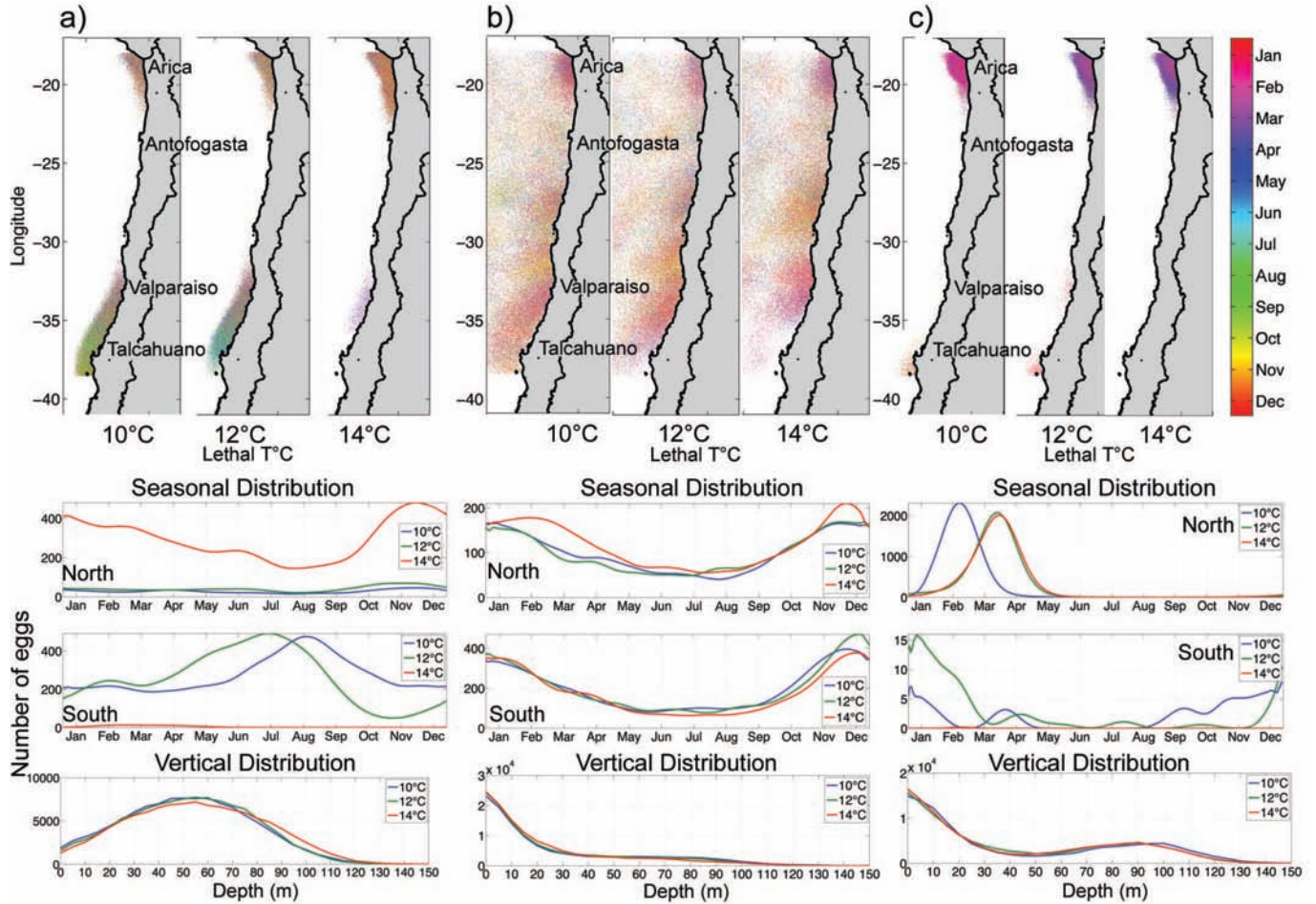


FIG. 4.4 – Emerging spawning patterns in the southern Humboldt Current system (off Chile) with different lethal temperatures (10°C, 12°C and 14°C) and different selective constraints: (a) shelf retention, (b) non-dispersion, (c) shelf retention and non-dispersion.

In the southern Humboldt Current system larval lethal temperature had a major impact on the selected spawning patterns. When we used the shelf retention constraint with a 10°C lethal temperature, the main spawning area was essentially from 33°S to 38°S (Fig. 4.4a). 38°S was the southern limit of the physical simulation, which explain why the spawning area is cut at

this latitude, but some complementary experiments with the same set of constraints and a domain limit extended to 40°S (not shown) showed that it may extend further south at least until 40°S. The seasonal pattern for this spawning area showed a peak in July (austral winter). When the larval lethal temperature was increased to 12°C, the southern limit of the spawning shifted north to 37°S and the spawning season slightly shifted to a peak in August. For both 10°C and 12°C lethal temperature, there was a secondary spawning area in the north of the domain, from 18°S to 21°S, with a very little number of individuals compared to the main area and an extremely weak seasonality. On the other hand, with a 14°C larval lethal temperature this area became the main one, with a seasonal maximum in November-December (austral spring) while the southern area shrank (Fig. 4.4a). The vertical distribution of spawning was maximum around 50 m for both areas, and was not sensitive to changes in lethal temperature (Fig. 4.4a). With the non-dispersion selective constraint the selected horizontal spawning pattern was very weak, with some coastal maximum from 18°S to 21°S and from 30°S to 38°S when simulating a 10°C lethal temperature. The southern area was reduced to 30-36°S when using a 12°C threshold and to 30-34°S with 14°C. Spawning peaked from November to January and was concentrated near the surface, independently of the lethal temperature applied (Fig. 4.4b). Finally, when we combined the non-dispersion and shelf retention constraints we obtained a single clear spawning peak in February for a 10°C lethal temperature and in March-April at 12°C and 14°C, concentrated off the northernmost part of the domain, from 18°S to 21°S, with a vertical bimodal distribution peaking primarily near the surface and secondarily between 80 m and 120 m (Fig. 4.4c), i.e., a combination of the distributions obtained when each selective constraint was used in isolation. The vertical pattern was not sensitive to the lethal temperature changes. There were very few individuals spawning in the south of the domain with 10°C and 12°C lethal temperatures, and none for 14°C.

4.2.4 Discussion

Horizontal, vertical and seasonal spawning patterns for sardine and anchovy observed in the different systems are summarized in Table 4.1. We now compare model results and observed patterns for each region. A synthesis of this comparison is reported in Table 4.2.

TAB. 4.1 – Observed spawning patterns in Peru, Chile and Morocco.

Region (species)	Horizontal distribution	Vertical distribution	Seasonality
Central Canary (<i>Engraulis encrasicolus</i> <i>Sardina pilchardus</i>)	Anchovy: 28–31°N Sardine: 24–26°N and 28–31°N	Anchovy: 0–100m, mostly in the first 35m (Rodríguez et al., 2006) Sardine: no data in Canary 0–50m in Bay of Biscay, (Coombs et al., 2004)	Anchovy: max in summer Sardine: max in winter (Aristegui et al., 2006; Berraho, 2007)
Northern Humboldt (<i>Engraulis ringens</i>)	Off central Peru (6–14°S, shelf). No field data north of 4°S	0–50m, mostly in the first 30m (Ayón, 2004)	Main peak in winter (Parrish et al., 1983)
Southern Humboldt (<i>Engraulis ringens</i>)	Off Peru-Chile border (18–22°S) and off central Chile (33–40°S) (Castro and Hernández, 2000; Cubillos et al., 2007)	Off Northern Chile: 0–50m (Morales et al. 1996) (no publi. off central Chile)	Winter in both areas (Parrish et al., 1983)

Central Canary Current system

The main feature of the Central Canary system is the presence of the Canary Islands situated at a distance ranging between 100 km to 450 km from the coast. The southward flowing Canary Current is disrupted by the presence of the islands, which creates a large eddy field downstream of the archipelago (Barton et al., 2004). These eddies interact with enriched upwelling filaments which extend out from the continental shelf resulting in an eddy-filament system which constitutes a suitable environment for larval development and transport towards the Canary Islands (Brochier et al., 2008b; Rodríguez et al., 1999). This eddy-filament system may explain the emerging spawning peak that we found off Cape Boujador (~26°12'N) during summer (Fig. 4.2b) with the non-dispersion selective constraint. Applying this constraint led to the emergence of an area south of Dakhla (~24°N) where no

spawning occurred (Fig. 4.2b & 4.2c). This corresponds to an area with enhanced dispersion that matches the permanent upwelling core (Wooster *et al.*, 1975). This area is situated too far from the eddy field generated by the Canary archipelago to interact with it, so that ichthyoplankton spawned there would gain no benefit from it (Brochier *et al.*, 2008b). However, with the shelf retention selective constraint this area was selected for winter spawning (Fig. 4.2a), which suggest that even if dispersion is high, individuals spawned there mostly remained over the continental shelf, either retained there or advected northwards by the subsurface poleward current, or southwards by the main surface flow (Brochier *et al.*, 2008b; Pelegrí *et al.*, 2005). The two main small pelagic species present in the central Canary Current system are sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*). They are known to have opposite seasonal spawning patterns (Table 4.1): sardine spawn mainly in winter while anchovy spawning is elevated in summer, during the period of maximum upwelling (Aristegui *et al.*, 2006; Berraho, 2007). These observations are in line with observations in the California Current system which show that anchovy prefer to spawn during periods of strong upwelling while sardine prefer to spawn during periods of moderate upwelling (Lluch-Belda *et al.*, 1991). Opposite seasonal patterns also appeared in our model results. The shelf retention constraint resulted in maximum spawning in winter (Fig. 4.2a), i.e. during the sardine spawning season, while the non-dispersion constraint resulted in maximum spawning in summer (Fig. 4.2b), during the main anchovy spawning season (Table 2).

There are two genetically distinct sardine populations off Morocco (Chlaida *et al.*, 2005). The southern population has a natal home area located from Tarfaya to Dakhla (24–28°N), which matches the northern part of the main spawning area selected with the shelf retention selective constraint in our model (22–26°N, Fig. 4.2a). The northern population of sardine which has a natal home area located north of Cape Ghir (~30°38'N) migrates southwards during the feeding season (summer) to an area between 28°N and 31°N, known as a « transition zone » (Chlaida *et al.*, 2008), which is also the main distributional area of anchovy (Table 4.1). This area coincides with the sec-

ondary spawning area obtained in the model between Cape Juby and Cape Draa (28–29°N, Fig. 4.2a & 4.2c). The model selected a maximum spawning depth around 17 m (retention constraint, Fig. 4.2a) or close to the surface (non-dispersion constraint, Fig. 4.2b, retention and non dispersion, Fig. 4.2c), which compares well to information available for anchovy in the Canary and sardine in the nearby Bay of Biscay (Tables 4.1 & 2).

TAB. 4.2 – Agreement of the model results with the observations for the different regions and selective constraint. Lethal temperature is omitted when it doesn't changes the emerging patterns.

Region (species)	Spawning Pattern	Selective constraint					
		Shelf retention	Non-Dispersion	Shelf retention & Non-dispersion			
Canary (<i>Engraulis encrasicolus</i>) (<i>Sardina pilchardus</i>)	Horizontal	Partial for anchovy YES for sardine	Partial for anchovy Partial for sardine	Partial for anchovy YES for sardine			
	Vertical	YES for anchovy YES for sardine	YES for anchovy YES for sardine	YES for anchovy YES for sardine			
	Seasonal	NO for anchovy YES for sardine	YES for anchovy NO for sardine	YES for anchovy NO for sardine			
Northern Humboldt (<i>Engraulis ringens</i>)	Horizontal	YES	Partial	YES			
	Vertical	NO	YES	NO			
	Seasonal	NO	NO	Partial			
Southern Humboldt (<i>Engraulis ringens</i>)	Northern Chile	Horizontal	10°C	YES (low intensity)	Partial (diffuse)	YES	
			12°C	YES (low intensity)	Partial (diffuse)	YES	
			14°C	YES (high intensity)	Partial (diffuse)	YES	
		Vertical	NO	YES	Partial		
			Seasonal	NO	NO	NO	
				NO	NO	NO	
	Central Chile	Horizontal		10°C	YES	Partial	YES
			12°C	Partial	Partial	YES	
			14°C	NO	NO	YES	
		Vertical	no field data	no field data	no field data		
			Seasonal	10°C	YES	NO	NO
				12°C	YES	NO	NO
14°C	NO	NO		NO			

Northern Humboldt Current system

Unlike the two other systems studied here, the maximum upwelling favourable winds in the northern Humboldt Current system occur during winter (Parrish *et al.*, 1983). With the shelf retention selective constraint alone, the verti-

cal spawning pattern selected was between 25 and 50 m (Fig. 4.3a). At this depth, shelf retention is maximum in summer because individuals remain below the shallow stratified surface Ekman layer (Bakun, 1987; Brochier *et al.*, 2008a). As reported in Table 4.1, anchovy (*Engraulis ringens*) off Peru spawn mainly over the central shelf (Parrish *et al.*, 1983), close to the surface (Ayón, 2004) and in winter. With the retention constraint alone, the selected spawning area (6 to 12°S, Fig 4.3a) obtained corresponded well with observations but the seasonal (summer) and vertical (subsurface) patterns did not match observed patterns (Table 4.2). When applying the non-dispersion constraint in isolation the model selected vertical spawning pattern agreed with observations but the horizontal and seasonal patterns did partially only (Fig. 4.3b). Finally, the simultaneous use of both constraints allowed for a comparable selection of spawning area and season but only partially for depth distribution, in the major spawning area (6°-12° S) (Fig. 4.3c). The model also selected for spawning in the Bay of Guayaquil (2-4°S) during late austral summer (March-April) and in surface layers (Fig. 4.3c). There are no ichthyoplankton data available in this area. However, temperatures in this bay usually exceed 22°C and this may be too warm for anchovy spawning to occur there, although results from Gutiérrez *et al.* (2008) suggest that adult anchovy have no preference for temperatures between 14–23°C.

Although the ENSO was taken into account in the hydrodynamic input, the strong 1997-1998 El Niño event, in particular, it did not have any significant effect on our results. In fact, other modelling studies have indicated that shelf retention increased during the 97-98 ENSO event (Colas *et al.*, 2008, ;Chapter 2 of this thesis). The dramatic effect of this phenomenon on the anchovy population (Cubillos et Arcos, 2002) may therefore be due to other factors such as the strong temperature anomaly, the diminution of enrichment and the subsequent reduction in phytoplankton production (Enfield, 1988; Halpern, 2002).

Southern Humboldt Current system

In the southern Humboldt Current system, the continental shelf is very narrow along most of the coast: the distance from the coast to the 1500 m isobath (the value we chose for our definition of the « shelf ») ranges from 10 km to 75 km offshore for central Chile and from 10 km to 30 km offshore for northern Chile. As reported in Table 4.1, spawning of anchovy (*Engraulis ringens*) off Chile peaks in austral winter (Parrish *et al.*, 1983) and the areas where anchovy spawning occurs most often are off the Peru-Chile border (18–22°S) and off central Chile (33–40°S) (Castro et Hernández, 2000; Cubillos *et al.*, 2007). This corresponds well with the horizontal and seasonal spawning patterns obtained with the shelf retention selective constraint alone, however the vertical pattern of spawning did not totally matches the observations (Fig. 4.4a; Table 4.2).

In the wide bay formed between the southern Peru and northern Chile regions there is a little wind seasonality and minimal offshore transport (Bakun et Parrish, 1982; Morales *et al.*, 1996), which explain the emerging spawning in this area with the shelf retention selective criterion, despite the narrow shelf. Off central Chile upwelling favourable winds are maximum during summer. The area off central Chile has a wider shelf, but early life stage survival in this area may be compromised by low temperature, ranging from 10 to 12 °C during the winter spawning season (Cubillos *et al.*, 2007). Tarifeño *et al.* (2008) found temperature optima ranges of 12–15°C and 15–18°C for anchovy distributed off central and northern Chile, respectively. In addition, larval hatching did not occur at temperatures below 8 °C in central Chile. In our results, most of the spawning occurred off central Chile for lethal temperature of 10°C and 12°C but for 14°C the main spawning area changed to northern Chile.

Lluch-Belda *et al.* (1989) showed that during periods of low abundance, sardine spawning grounds are restricted to northern Chile while during periods of high abundance, spawning occurs both in northern and central Chile.

This may imply that the area off northern Chile is a more permanent and successful nursery than the area off central Chile. Nevertheless, anchovy populations from central Chile can compensate for their low larval growth rates by increasing their initial egg and hatch size (Llanos-Rivera et Castro, 2004, 2006). The central Chile area was not selected when a combination of shelf retention and non-dispersion selective constraints was used, even without the temperature limitation. The northern Chile area was still selected but the selected seasonal spawning peak shifted to summer (Fig 4.4c), which does not match observations (Tables 4.1 & 4.2).

4.2.5 Conclusions and Perspectives

We obtained the best agreement between spawning patterns selected in the model and observed patterns using the retention constraint alone for sardine in the central Canary Current, for anchovy in the southern Humboldt Current systems, and using a combination of the retention and non-dispersion constraints in the northern Humboldt Current system, still for anchovy (Table 4.2). Additional simulations in the northern Humboldt (not shown) indicated that limiting spawning to the surface layer only did not influence the selected spawning patterns. In addition, our results suggest that, similarly to that in the southern Benguela (Mullon *et al.*, 2002), larval lethal temperature affected the selected patterns in the southern Humboldt, but not in the central Canary and northern Humboldt. Spawning areas off central Chile and in the southern Benguela are located at relatively high latitudes (33–40°S and 34–35°S, respectively) and are therefore characterized by lower water temperatures. It does seem likely that the actual anchovy spawning strategy off central Chile is mainly driven by the need for shelf retention, which is maximum in winter, when water temperatures are lower.

Although the proxies used led to interesting results, it is important to highlight the risks of errors inherent to our choice. Indeed, the shelf retention criterion assumes a static prey field for larvae, while the actual offshore

extent of the upwelled, plankton-rich waters is related to meso-scale current and upwelling dynamics, ranging from a very coastal area or oppositely far away beyond the continental slope. Nonetheless, even if larvae can find enough food to survive offshore, their fate remains uncertain. Similarly, the non-dispersion criterion may favour ichthyoplankton catch in very laminar flow, that not necessarily corresponds to plankton rich waters. Finally, recent studies suggest that in non-upwelling regions the retention area resulting in good recruitment may not be restricted to the shelf (Irigoien *et al.*, 2008). Indeed, the predator field may coincide with the larval prey field so that growing in these waters may not always benefit to the overall recruitment. In the case of a detrimental predation pressure Vs food supply ratio over the continental shelf, the shelf retention criterion would not be pertinent. However, field observations showed that being in a growing favourable area may be more important for larval survival than avoiding predation (Pepin *et al.*, 2003), which is in agreement with the « bigger is better » hypothesis (Bailey *et Houde*, 1989; Miller *et al.*, 1988).

Natal homing to specific locations and at particular times to spawn remains an hypothesis for small pelagic fish species, although there are some indications that this may occur (see our introduction). In the southern Benguela, regular spawning patterns for anchovy are observed in restricted areas, and do not seem to be related to environmental changes (Hutchings, 2001; van der Lingen *et al.*, 2001). This is not necessary the rule in others upwelling regions, especially in the northern Humboldt where spawning time and location are highly variable. An alternative to the natal homing is « environmental homing » driven by imprinting of environmental cues during individuals early life. In that picture, spawning occurs in areas with similar environmental conditions (moving target) instead of fixed locations. Preliminary results indicate that an evolutionary model including environmental homing strategy allows for the selection of realistic anchovy spawning patterns in the northern Humboldt (see section 4.3).

In future, this modelling approach could be used to investigate the inter-

play between climate change and changes in pelagic fish spawning patterns and strategies (Lett *et al.*, in press). To do so, hydrodynamic simulations run under climatic change scenarios are needed. Such simulations are currently being developed (Goubanova *et al.*, 2008).

4.2.6 Acknowledgements

We thank Jérémie Habasque for his helpful contribution in programming and Philippe Verley for his valuable advices in the adaptation of the « Ichthyop » code. We are grateful to Eric Machu who provided ROMS simulations for the Central Canary Current system, Pierre Lopez who designed Figure 4.1, D. M. Kaplan for editing the text, V. Ardila for editing figures and two anonymous reviewers for editing the text and making constructive comments. This work was supported by EUR-OCEANS, a European Network of Excellence co-funded by the European Commission (6th Framework Programme, contract n°511106) and is a contribution of the ECO-UP research unit (UR097) of IRD.

4.3 Homing Environnemental

Dans cette section nous explorons l'effet d'un comportement de homing visant des cibles mouvantes : les masses d'eau possédant des caractéristiques identiques ou très proches de celle de naissance. Le mécanisme sous-jacent à ce comportement est l'enregistrement des conditions environnementales durant les tout premiers stades de vie, voire durant le stade œuf (« imprinting »). C'est la généralisation du natal homing proposée par Cury (1994). Nous appliquons ici cette approche pour l'anchois du Pérou.

4.3.1 Méthode

Algorithme

Chaque simulation est initialisée avec une ponte uniforme dans l'espace et dans le temps (sur une année). Le domaine de ponte s'étend de 4°S à 21°S et de 70°W à 83°W, couvrant ainsi toute la zone du Nord-Humboldt. Ensuite, chaque individu adulte pond un ou plusieurs œufs dans une strate spatio-temporelle correspondant à son environnement natal. Le nombre d'œufs pondus dans chaque strate est régulé de sorte que le nombre total d'individu reste constant (voir algorithme en annexe). Le processus de balayage de l'environnement virtuel, nécessaire à la simulation du homing environnemental, est très coûteux en termes de temps de calcul. En effet, avant chaque nouvelle génération, le programme doit parcourir l'intégralité des points de grille du domaine pour y relever les conditions environnementales tout au long de l'année, d'où des temps de calculs importants qui limitent inévitablement le nombre de simulations réalisables pour l'étude de sensibilité du modèle. Pour économiser du temps de calcul, nous choisissons de ne scanner les conditions environnementales que tous les dix jours.

Paramètres environnementaux

Le modèle hydrodynamique nous permet d'extraire un certain nombre de variables environnementales pouvant servir à caractériser l'environnement de ponte (Fréon et Misund, 1999) :

La température qui est souvent un des facteurs les plus déterminant dans la distribution spatiale des poissons, même si souvent il ne fait que caractériser une masse d'eau. La plupart des espèces pélagiques sont capable de détecter des variations de 0.1°C et moins ;

La salinité Narby dont les observations montrent l'influence importante sur le choix de l'habitat de l'anchois (Massé *et al.*, 1995; Motos *et al.*,

1996; Bertrand *et al.*, 2004) bien que là encore il s'agit sans doute d'un indicateur ;

La profondeur de la couche de mélange qui peut être assimilée à la thermocline dans le Nord-Humboldt (Pierrick Penven, com. pers.). Celle-ci limite souvent les migrations verticales des espèces pélagiques. De plus, dans le Nord-Humboldt elle se confond également avec l'oxycline, en dessous de laquelle la survie des larves est compromise (Morales *et al.*, 1999) ;

La bathymétrie. De nombreuses espèces pélagiques présentent des patrons de distribution spatiale dépendant de la bathymétrie (Fréon et Misund, 1999). Les observations montrent que les zones de pontes des anchois sont souvent délimitées par lignes isobathymétriques correspondant à des profondeurs pouvant atteindre quelques centaines de mètres, se limitant souvent au plateau continental lorsque ce dernier n'est pas très étroit (Huggett *et al.*, 2003; Motos *et al.*, 1996; Lett *et al.*, 2007a; Cubillos *et al.*, 2007; Berraho, 2007) ;

La date puisque celle-ci conditionne la durée du jour et donc celle de la photosynthèse, et dans une certaine mesure les conditions climatiques générales du moment telles que la couverture nuageuse qui affecte l'intensité de la lumière pénétrant dans la colonne d'eau. De nombreuses études montrent en effet la sensibilité des Clupéidés aux variations d'intensité lumineuse (Fréon et Misund, 1999) ;

Contraintes sélectives

Pour des raisons de temps de calcul, la seule contrainte sélective appliquée ici est la rétention des larves sur le plateau continental. Les expériences menées précédemment ayant montré que la température n'affecte pas ou peu le recrutement dans le nord Humboldt au sein de l'intervalle testé (10-14°C), une température létale minimum unique (10°C) a donc été appliquée dans toutes les simulations.

Simulations

Plus d'une cinquantaine de simulations ont été réalisées avec différentes combinaisons de tolérance aux variations environnementales de naissance et de ponte. Cette approche exploratoire a permis, outre la mise au point du modèle en lui-même, la compréhension des effets de chaque paramètre sur les patterns de ponte émergeant du modèle. Dans un souci de clarté des résultats, ne seront présentées que quelques simulations (Tableau 4.3) qui permettront d'illustrer au mieux les résultats obtenus. Dans les simulations 1 et 2, on considère que les adultes explorent toute la région et sont capable de retrouver les strates environnementales cible (celles de leur naissance) avec 100% d'efficacité. Dans la simulation 3, leur recherche de l'environnement natal est limité à un rayon de 90 km autour de leur lieu de naissance (*rayon d'exploration* dans le Tableau 4.3).

TAB. 4.3 – Exemples de simulations de homing environnemental pour la configuration Nord Humboldt. La contrainte sélective appliquée est la rétention des larves sur le plateau continental (isobathe 500 m).

	Tolérance				
	Température	Salinité	Bathymétrie (% bath. natale)	Date	Rayon d'exploration
Sim 1	0,1	0,01	∞	10 jours	∞
Sim 2	0,1	0,01	10%	10 jours	∞
Sim 3	0,1	0,01	∞	10 jours	90 km

4.3.2 Résultats et Discussion

Les cartes présentant les patterns de ponte émergeant sont ici des cartes de densités de ponte, contrairement aux cartes présentées dans la section 4.2 où l'on avait tracé directement chaque position de ponte affectée d'une couleur indiquant la date. En effet, dans le cas du homing environmental le

nuage de points correspondant aux lieux de ponte est toujours très étendu, il est donc nécessaire de passer par un calcul de densité pour faire apparaître les patterns spatiaux. Ce problème ne se posait pas avec le homing géographique car les pontes se concentraient en certains points, et l'affichage des densités n'apportait pas d'information supplémentaires, mais faisait perdre l'information spatio-temporelle (avec les couleurs).

Simulation 1

Dans le cas d'un homing environnemental considérant les seules températures et salinités comme marqueurs environnementaux (simulation 1), il n'y a pas émergence d'un pattern de ponte réaliste, i.e. la ponte simulée se distribue chaque année sur la majeure partie du domaine, très au large des côtes. La combinaison des conditions de températures et de salinité n'est donc pas assez restrictive pour reproduire les patterns de pontes observés, malgré une tolérance relativement faible sur les variations de ces paramètres (0,1°C et 0,01 PSU, Tableau 4.3).

Simulation 2

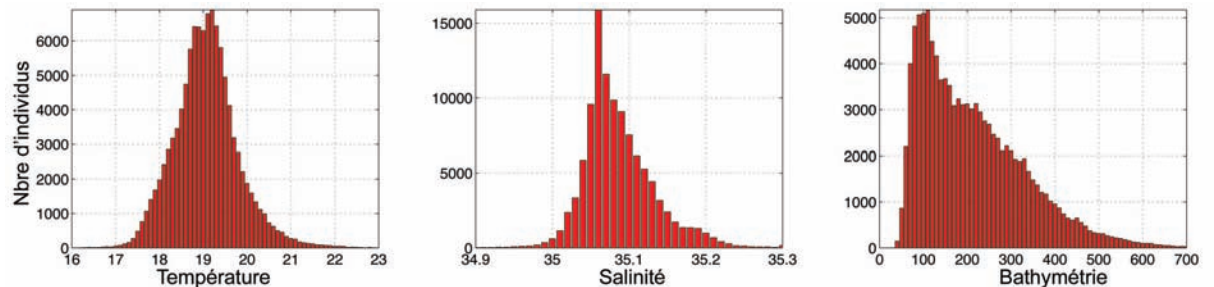


FIG. 4.5 – Distribution des paramètres environnementaux enregistrés à la naissance des individus pour la simulation 2.

Lorsque la bathymétrie est également mémorisée par les individus comme caractéristique de l'environnement natal recherché (simulation 2), la ponte

se restreint à l'ensemble du plateau et de la marge continentale. L'environnement cible converge vers une température de 19°C, une salinité entre 35 et 35.2 PSU et une bathymétrie comprise entre 50 m et 500 m (Fig. 4.5). Cette plage environnementale est incluse dans celle, beaucoup plus large, où l'on observe les adultes (Bertrand *et al.*, 2004; Swartzman *et al.*, 2008). Deux explications existent pour expliquer le fait que la ponte simulée soit plus faible quand la bathymétrie remonte au dessus de 50 m. D'une part, la résolution du modèle hydrodynamique, puisque celui-ci n'inclut pas les zones où la bathymétrie remonte au dessus de 10 m. D'autre part, les individus qui ciblent un environnement de ponte avec une bathymétrie de moins de 50 m doivent trouver leur température et salinité de naissance dans une bande côtière très étroite, la tolérance sur la bathymétrie étant fixée à 10% (Tableau 4.3). La rapide diminution de la ponte au-delà de l'isobathe 100 m s'explique aussi par le fait que la surface de recherche est très étroite en raison de la pente très raide du talus continental, ce qui réduit d'autant les chances de trouver l'environnement recherché dans cette gamme de bathymétrie. De plus, plus les adultes pondent dans une zone profonde moins leur progéniture aura de chance d'être transportée ou retenue sur le plateau continental.

La zone de ponte maximum oscille du nord (entre 5°S et 9°S) au sud (entre 11° et 14°S) selon les années, au niveau du talus continental pour les années « classiques » (Fig. 4.6 a et b). Ces deux premiers types de patterns spatiaux et cette variabilité rappellent les distributions d'œufs d'anchois publiées par Santander (1987). Avec un forçage physique correspondant à El Niño 1997, la ponte a lieu surtout entre 10°S et 13°S, mais avec un maximum de concentration bien collé à la côte, contrairement aux autres années (Fig. 4.6c). Ce pattern spatial est cohérent avec les observations, puisque les campagnes menées durant El Niño 97-98 montrent une concentration de la ponte près de la côte surtout entre 11°S et 14°S (Sanchez *et al.*, 2000). La saisonnalité varie elle aussi selon les années, comportant soit deux maxima (été et hiver austral) soit un seul maximum en hiver (Fig. 4.6). Senocak *et al.* (1989) a également remarqué une telle variabilité de la saisonnalité de la ponte chez l'anchois. Enfin, la distribution verticale de la ponte est également variable

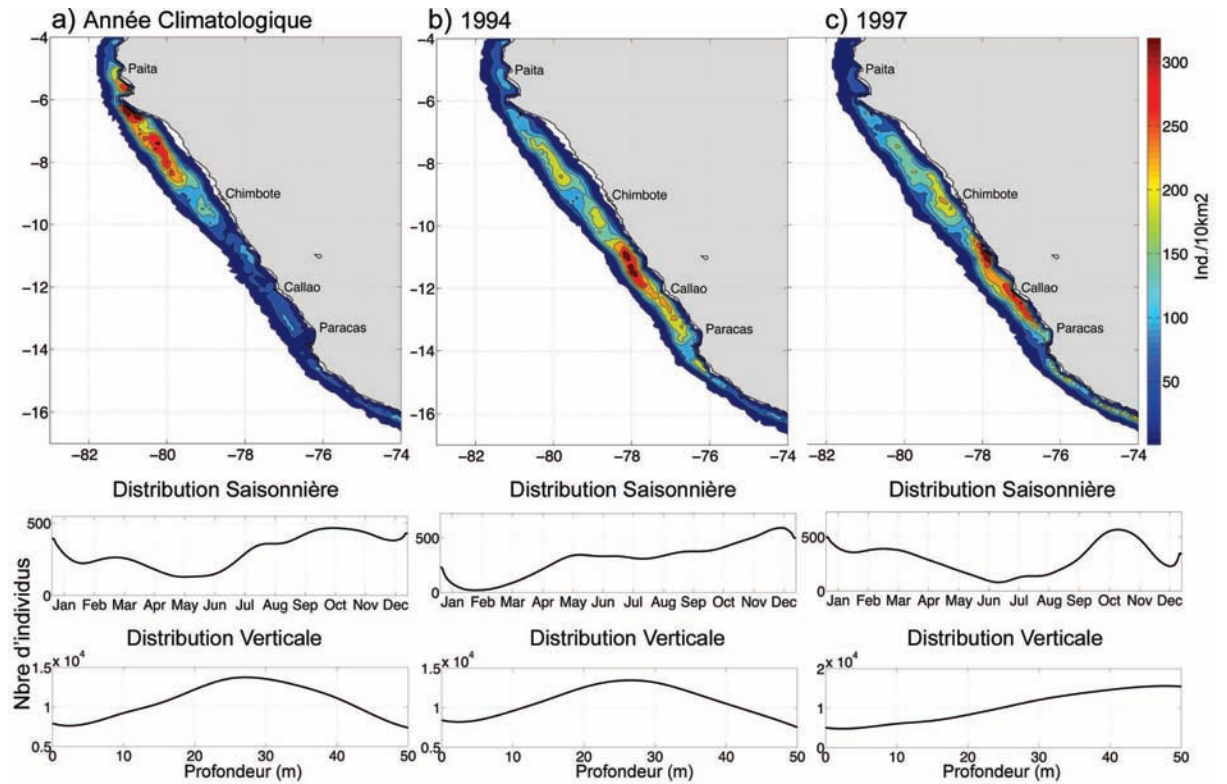


FIG. 4.6 – *Simulation 2 : Pattern de ponte horizontal, saisonnier et vertical émergeant (a) pour une année climatologique (b,c) deux années issues d'un forçage interannuel (1994 et 1997).*

selon les années, avec un maximum à 25 m pour les années « classiques » (Fig. 4.6 a et b) et à 50 m pour 1997 (Fig. 4.6c).

Simulation 3

Dans la simulation 3, les adultes cherchent leur température et salinité de naissance dans un rayon de 90 km autour de leur position de naissance. C'est donc un mélange de homing environnemental et géographique. L'environnement sélectionné converge comme pour la simulation 2, y compris pour la bathymétrie bien qu'elle ne fasse pas partie des critères de recherche de l'environnement de naissance. La ponte se concentre dans la partie nord,

entre Chimbote et Paita, et il n'y a pas du tout de ponte au sud de 14°S . On a vu dans la section 4.2 que le homing géographique tendait à sélectionner cette région nord Pérou pour la ponte. C'est donc le rayon d'exploration des adultes, limité à 90 km dans cette simulation, qui provoque cette concentration de la ponte entre 6°S et 10°S , où la rétention sur le plateau continental est plus souvent effective, et l'absence de ponte totale au sud de 14°S .

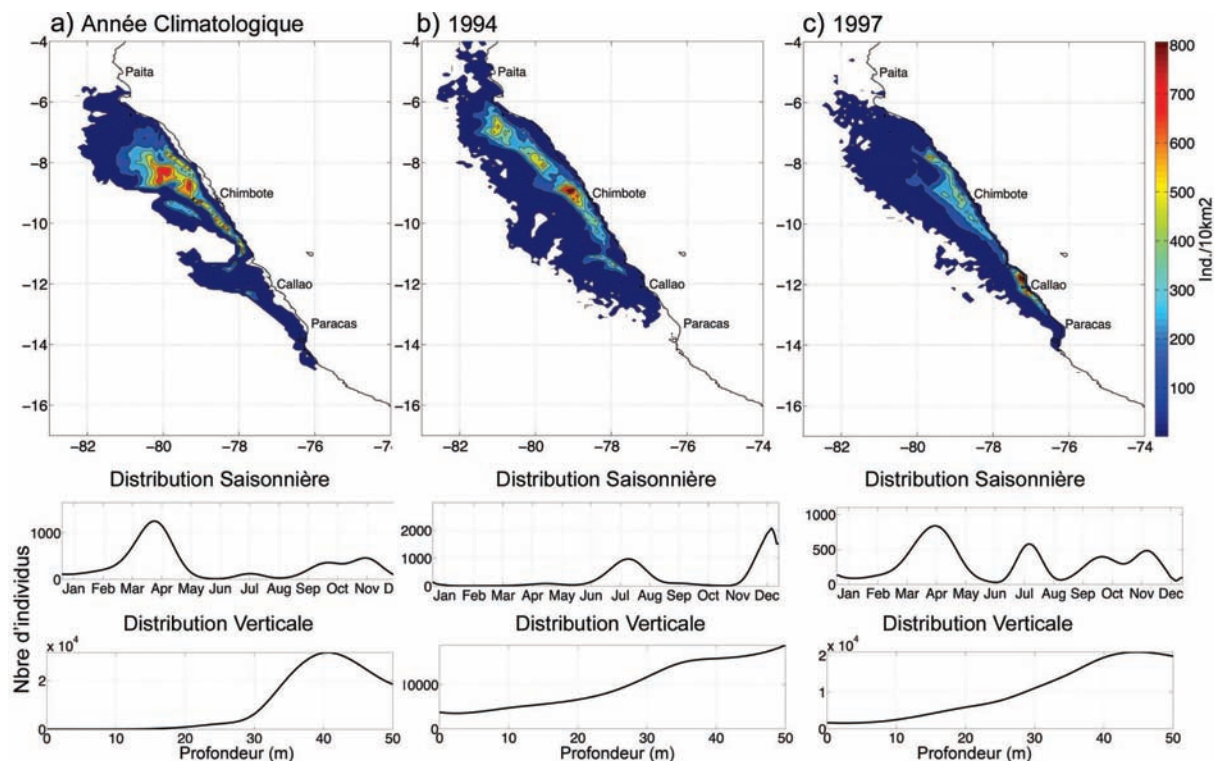


FIG. 4.7 – Simulation 3 : Pattern de ponte horizontal, saisonnier et vertical émergeant pour une année climatologique (a) et deux années issue d'un forçage interannuel correspondant à 1994 (b) et 1997 (c).

Le maximum de ponte est décollé de la côte pour les années classiques (Fig. 4.7 a et b) et collé à la côte durant El Niño 1997 (Fig. 4.7c), mais avec un maximum très localisé vers 8°S . Mais dans tous les cas, même si l'essentiel de la ponte est côtière, elle s'étend aussi très au large du plateau, contrairement à ce qui se passe dans la simulation 2. En effet, le rayon d'exploration de 90 km permet à certains individus de trouver leur température et salinité

de naissance au-delà du plateau, tout comme c'était le cas dans l'ensemble du domaine avec un rayon d'exploration infini (simulation 1). Dans certains cas au contraire, la ponte est confinée très près de la côte, vers 11°S (Fig. 4.7c). Il n'est pas rare de retrouver ce type de situation dans les observations (Santander, 1987; Ayón, 2004). Ceci est dû à l'entrée d'une langue d'eau chaude près de la zone d'upwelling lorsque le contre-courant du Pérou-Chili fait surface (Penven *et al.*, 2005b), confinant ainsi l'habitat de ponte des anchois à la côte à cette latitude. Dans le modèle, les températures et salinités ne correspondant pas à l'environnement de naissance des individus, après quelques générations de sélection, il n'y a pas de ponte dans cette masse d'eau.

La saisonnalité, quant à elle, est plus marquée que pour la simulation 2, avec deux maxima par an dont les dates varient selon les années (automne et printemps austral, Fig. 4.7 a et c, hiver et printemps, Fig. 4.7b), avec de longues périodes sans aucune ponte entre les maxima. Pour les trois années considérées, la ponte s'effectue principalement entre 30 m et 50 m.

L'agrégation des patterns saisonniers sur une vingtaine de générations fait apparaître un maximum de ponte au printemps entre 6°S et 10°S (Figure 4.8a), ce qui est relativement proche du pattern observé, bien que la ponte s'étende également plus au sud dans la réalité (Figure 4.8b). Concernant la saisonnalité, l'agrégation des observations réelles fait apparaître un pic de ponte principal en septembre et secondaire en mars (Figure 4.8b) tandis qu'avec le modèle de homing environnemental la ponte est en moyenne maximum en novembre, donc un décalage avec la réalité de deux mois, et il n'y a pas de pic de ponte vraiment marqué durant l'été austral. Les observations montrent aussi que mai et juin sont les mois de plus faible ponte; dans le modèle cette période est plus longue, de avril à juillet. Enfin la distribution verticale de la ponte simulée, limitée aux 50 premiers mètres de la colonne d'eau, est en moyenne maximum de 40 m à 50 m (Figure 4.8a). Les observations montrent au contraire un maximum de concentration d'œufs près de la surface diminuant rapidement jusqu'à 50 m, alors que la concentration en

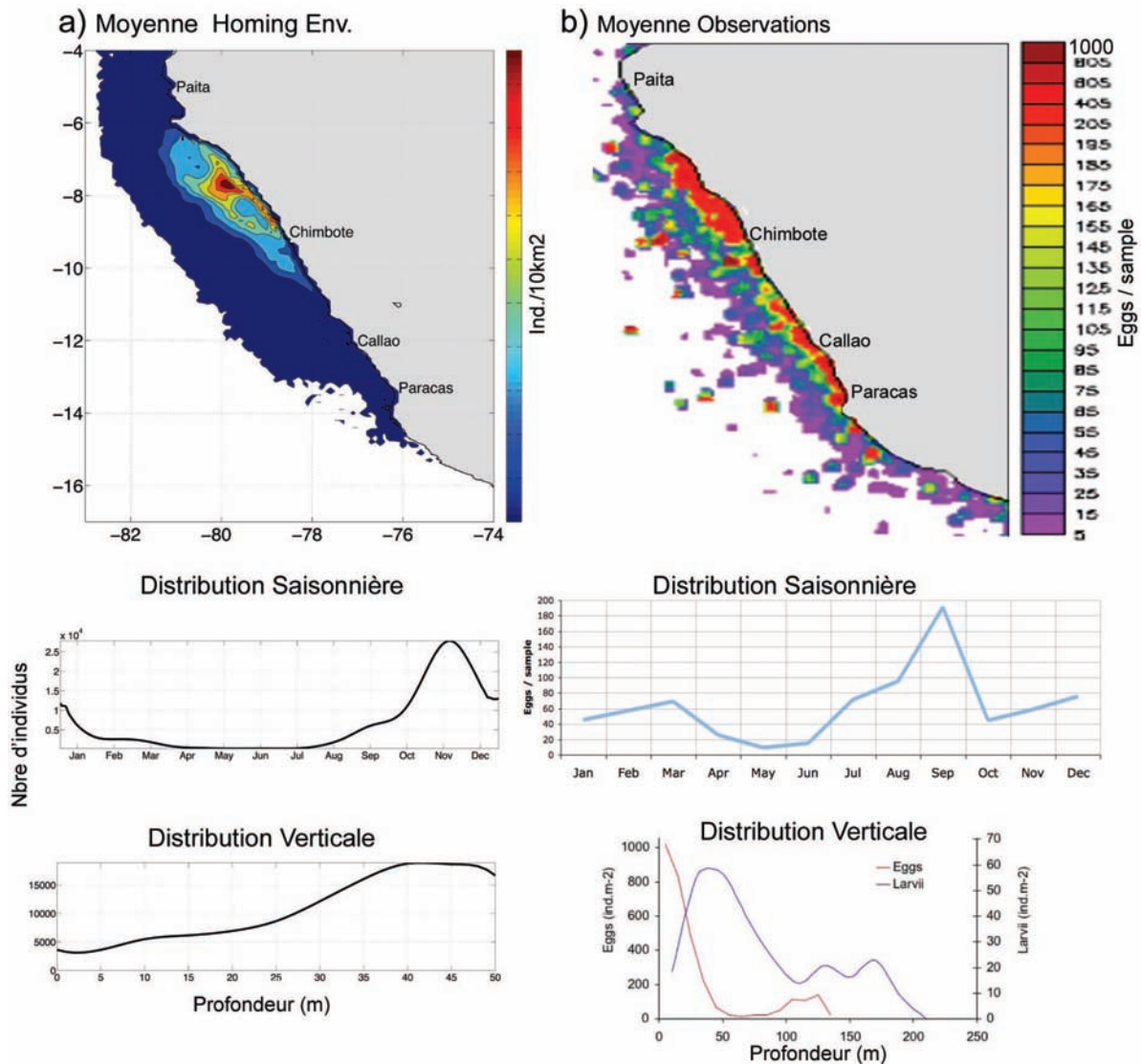


FIG. 4.8 – Agrégations des patrons de ponte : a), simulation 3 (Homing environnemental sur vingt générations), b) observations (IMARPE) de densité d'œufs d'anchois. En haut et au milieu agrégation des données entre 1960-2000, en bas distribution verticale des œufs et larves (le second minimum est attribué à des œufs et larves mort ayant coulé). Tiré de Informe A.E.P.S. *Crucero Demersales 1994-2004*.

larves était maximum vers 50m (Fig. 4.8b).

4.3.3 Conclusion

Un des points intéressants des patterns émergeant dans les deux simulations est le fait que la ponte ne soit pas concentrée à la côte mais plutôt le long du talus continental. Comme mentionné plus haut, c'est un pattern typique qui apparaît assez régulièrement dans les observations, non seulement au Pérou (Santander, 1987) mais aussi dans d'autres régions comme le sud Maroc (Berraho, 2007) ou le Golfe de Gascogne (Motos *et al.*, 1996). Ce résultat peut s'expliquer par l'existence de deux cellules d'upwelling, l'une côtière et l'autre au niveau du talus continental (Roy, 1998; Estrade, 2006). Dans le cas d'un upwelling collé à la côte, un front de température se forme, devient instable puis développe de la turbulence de méso-échelle par diverses interactions non-linéaires et se mélange rapidement avec les eaux chaudes environnantes. Au contraire, dans le cas d'un upwelling décalé à une distance importante de la côte, les observations mettent en évidence des structures beaucoup plus stables (Estrade, 2006). Les individus dont l'environnement cible (température et salinité de naissance) correspond à ces masses d'eaux résurgentes pondent donc plus souvent au niveau de l'upwelling décollé de la côte, puisqu'il présente une plus grande stabilité environnementale (ou plutôt une variabilité plus faible). Il est difficile de confronter les patterns de saisonnalités émergeant des simulations à des observations année par année, les données étant généralement collectées seulement à deux périodes de l'année au Pérou, lors des campagnes d'été et d'hiver de l'IMARPE.

Bien que le homing géographique permette, en adaptant les contraintes sélectives, de retrouver les principales zones de pontes dans trois régions différentes (voir section 4.2), cette stratégie converge vers des patterns de ponte figés dans l'espace et dans le temps, à l'inverse de la forte variabilité observée en réalité. Cette variabilité se retrouve au contraire lorsqu'on simule une stratégie de homing basée sur la recherche de l'environnement natal. Cependant, bien que les patterns de ponte simulés varient considérablement avec le homing environnemental, la zone de ponte moyenne concerne les mêmes latitudes que dans le cas du homing géographique (avec la seule contrainte de

la rétention sur le plateau continental) mais avec une extension au large plus importante (Figure 4.8a). Le fait que le maximum de ponte moyen émergeant avec le homing environnemental ne soit pas collé à la côte, comme c'est le cas pour le homing géographique, peut être attribué au processus de fidélité aux masses d'eau qui favorise la ponte dans la cellule d'upwelling la plus au large, celle-ci étant plus stable (Estrade, 2006). La saisonnalité est également très différente, le maximum de ponte étant en été avec le homing géographique (Figure 4.3) et au printemps dans le cas du homing environnemental. Cette différence traduit une plus forte variabilité des masses d'eau en été qui rend difficile le homing environnemental à cette saison. En effet, durant l'été les masses d'eau d'upwelling sont confinées à la côte (Penven *et al.*, 2005b) ; c'est la cellule d'upwelling côtière, présentant un environnement moins stable (Estrade, 2006) et donc moins favorable à l'établissement d'une sous-population ciblant les masses d'eau d'upwelling pour pondre. Les observations montrent en effet que durant l'été, la ponte des anchois est beaucoup plus faible et s'effectue généralement beaucoup plus près de la côte qu'en hiver (Santander, 1987). LePage et Cury (1997) montrent, dans un environnement spatial théorique, que pour assurer la persistance d'une population en cas de changement environnemental brusque, celle-ci doit comporter une proportion de « stray » (« égarés »). Nos résultats basés sur la rétention de l'ichthyoplankton sur le plateau continental montrent que ce n'est pas nécessairement le cas dans le Nord Humboldt, puisque l'environnement cible est toujours présent, même s'il est confiné à la zone très côtière comme c'est le cas durant El Niño (Figures 4.6c et 4.7c). Cependant, d'autres facteurs affectant le recrutement comme la présence de nourriture pourraient changer ce résultat, en particulier durant El Niño.

Finalement, les résultats obtenus suggèrent que le homing environnemental dans une zone d'upwelling est viable comme stratégie pour le maintien de la population, du moins pour le Nord-Humboldt, ce qui n'était pas *a priori* évident vue la forte variabilité environnementale caractéristique de cette région.

Les prochains développements de cette approche concerneront la durée de vie des adultes. En effet, dans les simulations réalisées ici nous avons considéré que les individus ne pondaient qu'une fois, l'année suivant leur naissance. Or comme chaque pattern de ponte est dépendant à la fois des conditions environnemental du moment et de la sélection des années précédentes, la durée de vie des adultes est susceptible de moduler les patterns de ponte. La prise en compte de plusieurs générations d'adultes devrait réduire la sélection sur l'environnement de ponte des individus, et donc aboutir à des patterns de ponte plus étendus. On peut s'attendre à retrouver de cette manière l'effet de la troncature d'âge provoqué par la pêche qui augmente la variabilité du recrutement et sa dépendance aux conditions environnementales (Hsieh *et al.*, 2006).

4.4 Bet-Hedging et comparaison aux deux autres stratégies

Dans cette section sont comparés les taux de recrutement entre homing géographique (section 2), homing environnemental (section 3) et une stratégie de ponte uniforme sans apprentissage, le « Bet-Hedging » correspondant à l'hypothèse nulle sur le homing.

4.4.1 Méthode

Le Bet-Hedging est simulé par une ponte uniformément répartie sur le plateau continental, de 0 à 50 m de profondeur et tout au long de l'année. C'est donc le type de simulations réalisées dans le chapitre 2, mais en se plaçant dans les mêmes conditions initiales que pour les autres stratégies de reproduction, afin de faciliter la comparaison des résultats. Les contraintes sélectives appliquées sont la rétention des individus sur le plateau continental (défini par l'isobathe 500 m) après un mois d'advection par les courants,

ainsi qu'une température létale des individus de 10°C. La comparaison des stratégies de ponte porte ensuite sur le nombre d'individu recruté par an moyenné sur une vingtaine de générations, toujours avec la seule contrainte sélective de la rétention sur le plateau continental et la température létale à 10°C (dont on a vu dans la section 4.2 qu'elle n'avait pas d'impact dans le nord Humboldt).

4.4.2 Résultats

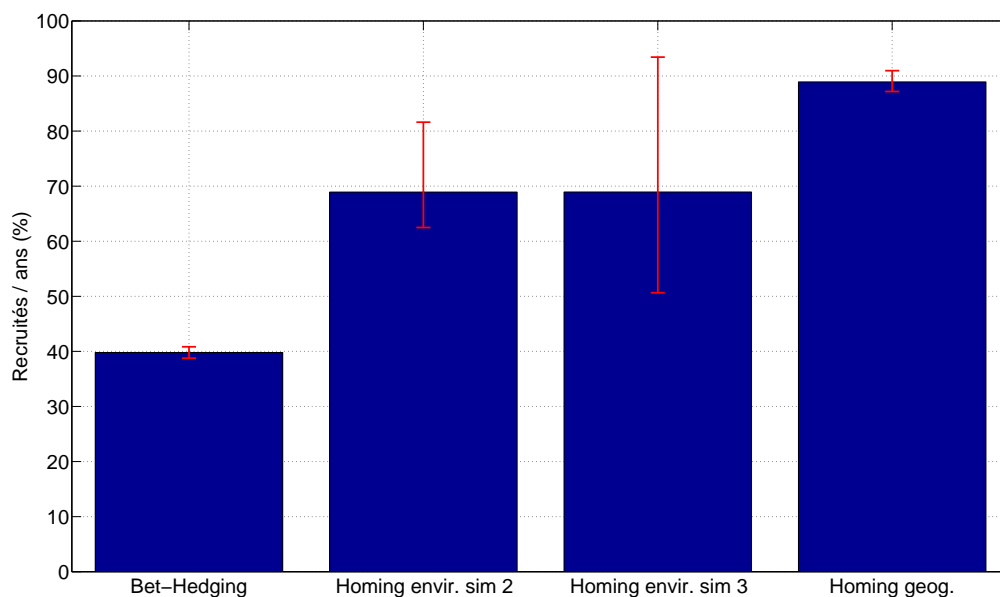


FIG. 4.9 – Nombre d'individus recrutés en moyenne sur 20 générations avec différentes stratégies de ponte. Les barres indiquent les moyennes annuelles les plus faibles et les plus fortes sur la période concernée.

Le homing géographique apparaît comme la stratégie la plus avantageuse sur le long terme, avec près de 90% d'individus recrutés (selon le critère de rétention sur le plateau continental) par an en moyenne et une très faible variabilité interannuelle (Figure 4.9). Le homing environnemental entraîne une

moyenne de recrutement plus faible ($\sim 70\%$) et une variabilité très importante, surtout dans le cas de la simulation 3 où l'on a une valeur maximale de 93% et une valeur minimale de 50%. La ponte uniforme sur le plateau continental (Bet-Hedging) entraîne un taux de recrutement annuel moyen de moins de 40%, avec très peu de variabilité.

4.4.3 Conclusion

Cette comparaison montre qu'une stratégie de reproduction basée sur le homing permet de maximiser la rétention des larves sur le plateau continental, et donc constitue *a priori* un avantage évolutif en terme de succès de reproduction par rapport à une stratégie de ponte aléatoire, même dans un environnement aussi variable que le nord Humboldt. Le homing géographique pur apparaît comme la stratégie la plus intéressante, mais n'est pas réaliste car ne permet pas de reproduire la variabilité inter annuelle observée. Par ailleurs, la mémorisation d'une localisation géographique en pleine mer, lors de la phase d' *imprinting*, semble beaucoup plus difficile que la mémorisation des caractéristiques physiques de la masse d'eau. C'est donc le homing environnemental qui semble à la fois la stratégie la plus plausible en terme de processus et en terme de réalisme des patterns de ponte.

La prise en compte d'une durée de vie de plusieurs années des adultes devrait *a priori* réduire la sélection sur l'environnement de ponte, élargir la distribution spatiale et temporelle de la reproduction et donc diminuer la variabilité du recrutement avec le homing environnemental, ce qui serait en accord avec la théorie (Hsieh *et al.*, 2006).

Enfin, l'alimentation des adultes, qui joue un rôle clef pour la maturation des gonades et donc sur la reproduction, n'a pas été prise en compte dans cette étude.

Chapitre 5

Discussion Générale

5.1 Comparaison des écosystèmes d'upwelling

Dans leur tentative de généralisation des stratégies de reproduction des clupéidés dans les zones d'upwelling, [Jai Shin *et al.* \(1998\)](#) constatent l'absence de relation apparente entre l'indice d'upwelling, ou l'intensité du vent, et la saisonnalité de la ponte des anchois. Ici nous allons essayer d'expliquer ce constat à la lumière des études de transport et de rétention de l'ichthyoplancton menées dans les courants de nord Humboldt (CNH) et des Canaries central (CCC). La comparaison se focalisera sur l'anchois puisque sa stratégie de reproduction a été étudiée à la fois dans le CNH (*E. ringens*) et dans le CCC (*E. encrasicolus*). Nous étendrons également cette comparaison au courant de Benguela (nord, CNB, et sud, CSB) en nous appuyant sur la bibliographie. Certaines des études de transport et de rétention existant dans le courant de Benguela sont appliquées à l'anchois *E. encrasicolus* (anciennement *E. capensis*) ([Mullon *et al.*, 2003](#); [Parada *et al.*, 2003](#); [Huggett *et al.*, 2003](#)), mais d'autres axent leur discussion sur la sardine *Sardinops sagax* ([Miller *et al.*, 2006](#); [Stenevik *et al.*, 2003](#)). Dans tous les cas, nous comparons la stratégie de ponte des anchois relativement au pattern de transport et rétention de l'ichthyoplancton observé.

Il pourrait être objecté que les différences de stratégie de reproduction entre les anchois du Humboldt et des Canaries peuvent être imputables aux différences d'espèces (*E. ringens* et *E. encrasicolus*) plutôt qu'aux différences environnementales entre les deux régions. Cependant, de récentes études montrent que si le comportement d'un banc d'anchois (*Engraulis spp.*) est variable selon les conditions environnementales, il semble en revanche indépendant des régions et des espèces concernées (Cabreira et Madirolas, 2007, Coetzee et al., non publié; François Gerlotto, pers. com.). Nous posons l'hypothèse que ce constat peut-être élargi à la stratégie de reproduction, ce qui nous permet de discuter les différences de comportement de ponte inter-régionales comme étant liées non pas aux différences inter-spécifiques, mais bien aux différences de l'environnement.

5.1.1 Comparaison de l'état moyen

D'abord, il apparaît que les taux de rétention sur le plateau continental obtenus dans les deux régions sont du même ordre de grandeur (20-60% de rétention après 1 mois, selon la saison). Ce résultat, qui peut paraître surprenant au vu des nombreuses différences géographiques et atmosphériques des deux régions, est cohérent avec la théorie décrivant les systèmes d'upwelling. En effet, malgré un vent moyen plus faible dans le CNH, l'indice d'upwelling côtier¹ (IUC) y est légèrement plus grand que dans le CCC (entre 1,1 et 1,8 m³/s/m dans le CNH et entre 0,8 et 1,6 m³/s/m dans le CCC) en raison de la proximité du CNH à l'équateur (Parrish *et al.*, 1983; Roy, 1992). Mais la couche d'Ekman étant plus profonde aux basses latitudes², les vitesses de la spirale d'Ekman y sont plus faibles pour une valeur donnée de l'IUC. Par conséquent, bien que le volume d'eau transporté au large soit plus important dans le CNH que dans le CCC, la vitesse moyenne du transport vers le large y est comparable. De plus, l'extension vers le large de la zone d'upwelling côtier, favorable au développement de l'ichthyoplancton, est définie par le rayon de déformation de Rossby (Bakun et Weeks, 2008). Ceci favorise une plus longue résidence de l'ichthyoplancton dans la zone d'upwelling dans le

CNH, puisque ce rayon y est compris entre 50 km et 150 km alors qu'il est d'environ 30-40 km dans le CCC (Chelton *et al.*, 1998). Cela compense le fait que le plateau continental soit en moyenne légèrement plus étendu dans le CCC que dans le CNH. En résumé, les effets de la latitude et de l'intensité du vent semblent s'équilibrer entre les deux systèmes d'upwelling pour donner des taux de rétention du même ordre de grandeur.

Nous pouvons étendre cette comparaison au courant de Benguela, où des travaux similaires ont été réalisés. Dans la partie nord du courant de Benguela (CNB), Stenevik *et al.* (2003) trouvent des taux de rétention sur le plateau continental plus importants (40-90% après 1 mois). Cette valeur plus importante que dans le CCC est logique en considération des arguments cités dans le paragraphe précédent. En effet, la latitude du CNB correspond à celle de la partie sud du CCC dans l'hémisphère sud (20 – 24°S), mais les vents y sont plus modérés, du moins dans la zone considérée par Stenevik *et al.* (2003), Palgrave Point (Parrish *et al.*, 1983). Il est cependant difficile de tirer des conclusions de la comparaison en valeur absolue avec les taux de rétention obtenus dans le CNH et le CCC. Le modèle de circulation utilisé par Stenevik *et al.* (2003) est configuré avec une résolution spatiale différente (20 km, 18 niveaux sigma) de celle dont nous disposons dans le CNH et le CCC (respectivement 9 et 7 km, 32 niveaux sigma). Par ailleurs, le modèle hydrodynamique utilisé dans le CNB est POM (Princeton Ocean Model, Blumberg *et Mellor*, 1987) alors que dans le CNH et CCC nous avons utilisé ROMS (Regional Oceanic Modelling System, Shchepetkin *et McWilliams*, 2005). Enfin, et surtout, les différences de protocole expérimental (définition des zones de ponté et du plateau continental, dates de ponté,...) ont pu avoir tendance à surestimer les taux de rétention calculés par Stenevik *et al.* (2003) dans le CNB.

¹l'indice d'upwelling côtier traduit le volume d'eau transporté vers le large par seconde et par mètre de côte. Il est proportionnel au carré de la composante du vent parallèle à la côte et inversement proportionnel au sinus de la latitude (ex: Roy, 1992).

²à viscosité turbulente verticale égale. La profondeur de la couche d'Ekman est inversement proportionnelle à la racine carrée du sinus de la latitude.

Dans la partie sud du courant de Benguela (CSB), la survie des larves d'anchois semble dépendre davantage de leur transport vers des zones de nourricerie que de leur rétention dans les zones de ponte (Hutchings *et al.*, 1998). Les taux de succès de transport des larves vers ces nourriceries oscillent entre 0% et 30% selon la zone et la saison de ponte (Mullon *et al.*, 2003; Parada *et al.*, 2003; Huggett *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2006). Le transport de l'ichthyoplancton dans le CSB est donc a priori beaucoup plus contraignant que la rétention dans le CNB, le CNH et le CCC. Miller *et al.* (2006) ont également considéré le processus de rétention dans le CSB, et des taux de rétention de l'ordre de 20-60% ont de nouveau été obtenus.

5.1.2 Comparaison de la saisonnalité

Comme les autres systèmes de bord est des océans, le CNH et le CCC sont régis par des processus atmosphériques, en particulier les déplacements des systèmes de hautes et basses pressions qui déterminent la saisonnalité et la localisation du maximum d'upwelling (Parrish *et al.*, 1983; Mackas *et al.*, 2006). Il en résulte une saisonnalité différente des vents soufflants parallèlement à la côte, vers l'équateur, dans les deux régions considérées. L'upwelling est alors plus fort en hiver pour le CNH et en été pour le CCC (Parrish *et al.*, 1983).

Le forçage éolien induit également une saisonnalité de la rétention sur le plateau continental pouvant être découplée de l'intensité de l'upwelling, selon la profondeur de la couche de mélange. En effet, les résultats présentés dans les chapitres précédents montrent que dans le CNH la rétention dans la couche de surface (0-15m) est maximale durant la saison d'upwelling (hiver austral). Durant l'été austral, la stratification de la colonne d'eau tend à réduire la rétention dans cette couche de surface (Fig. 2. 10). Cette stratification est favorisée dans le CNH durant l'été austral par des vents relativement faibles et par l'ensoleillement, en particulier grâce à la disparition de la couverture nuageuse présente tout l'hiver. Dans la zone d'upwelling, la profondeur de la couche de mélange dans le CNH oscille entre 40 m durant l'hiver austral et

10 m en été (Parrish *et al.*, 1983; Levitus et Boyer, 1994). Nous observons aussi une très forte variabilité inter annuelle de la saisonnalité de la rétention dans le CNH (Tab 2.5). Dans le CCC la rétention est toujours minimale durant la saison d'upwelling, quelle que soit la profondeur considérée. Puisque l'upwelling y est à son apogée durant l'été, la stratification de la colonne d'eau a pour effet d'amplifier le transport vers le large dans la couche de surface. Dans le CCC la profondeur de la couche de mélange dans la zone d'upwelling oscille en effet entre plus de 80 m en hiver et 30 m en été (Levitus et Boyer, 1994)³. Comparée au CNH, la variabilité interannuelle de la rétention est assez faible dans le CCC (exemple Tab 3.2).

Dans le CNB, l'upwelling est plus fort durant l'hiver austral, comme dans le CNH (Parrish *et al.*, 1983). Stenevik *et al.* (2003) montrent que dans le CNB la rétention est minimale durant la saison où l'upwelling est le plus fort, comme dans le CCC. Les résultats publiés par Stenevik *et al.* (2003) ne permettent pas de dire si l'on a, comme dans le CNH, une rétention plus faible en été près de la surface en raison de la stratification de la colonne d'eau. Cependant, il est probable que la stratification soit limitée par le brassage vertical du au vent, qui souffle toujours plus fort que dans le CNH. La couche de mélange est d'ailleurs plus profonde que dans le CNH, entre 60 m pendant l'hiver austral et 20 m en été (Levitus et Boyer, 1994). Dans le CSB, le succès de transport des larves vers les zones de nourriceries est maximum durant le printemps et le début de l'été austral (Mullon *et al.*, 2003; Huggett *et al.*, 2003). Miller *et al.* (2006) identifient également un deuxième maximum de succès de transport vers la fin de l'été austral. Les zones de nourriceries se trouvent au nord de Cap Colombine, où a lieu un upwelling durant l'été austral (Parrish *et al.*, 1983), et où la rétention est maximale durant l'automne austral (Miller *et al.*, 2006).

³pour la partie sud, où l'upwelling est le plus fort (20°S-28°S).

5.1.3 Comparaison des stratégies de reproduction

Dans le CNH, la principale période de ponte des anchois se situe durant la saison d'upwelling, et l'ichthyoplancton est confiné très près de la surface en raison de la limitation en oxygène (Morales *et al.*, 1996). Cette saisonnalité de la ponte maximise donc la rétention de l'ichthyoplancton sur le plateau continental, qui est plus importante durant l'upwelling dans la couche de surface (ex. : Fig. 2.9). Cependant, les œufs d'anchois sont présents dans la colonne d'eau à des concentrations moindres à peu près toute l'année, et les patterns de ponte sont très variables (Senocak *et al.*, 1989). La ponte tout au long de l'année pourrait être une adaptation à la variabilité phénologique de la rétention (Tab 2.5). Cette variabilité pourrait par ailleurs contribuer à l'extrême variabilité du recrutement observé dans cette région (Bertrand *et al.*, 2004, FAO-FishStat;). Les observations montrent que la saisonnalité de la reproduction des anchois dans le CNH peut changer selon les conditions environnementales (Bertrand *et al.*, 2004). Les résultats présentés dans le chapitre 4 montrent qu'une telle variabilité peut s'expliquer par une fidélité des individus à leur environnement de naissance (température, salinité).

Dans le CCC, la principale période de ponte des anchois se situe également durant la saison d'upwelling. Cependant, cette saisonnalité de la ponte ne maximise pas du tout la rétention car il s'agit de la saison où la rétention de l'ichthyoplancton sur le plateau continental semble la plus faible (Fig. 3.3). Dans ces conditions, la survie des larves est limitée non seulement par leur advection au large, mais aussi par la forte turbulence engendrée par les vents violents à cette période de l'année (Cury et Roy, 1989). Un bon recrutement nécessite alors des « événements de Lasker », c'est-à-dire des périodes d'accalmie du vent de quelques jours permettant l'agrégation des patches de nourriture et facilitant l'alimentation des larves (Lasker, 1978a). Mais l'été est aussi la saison où les larves ont le plus de chance d'être entraînées par des filaments d'upwelling vers l'archipel des Canaries (Fig. 3.6), où elles peuvent alors trouver refuge pour leur développement (Hernandez-Leon *et al.*, 2007).

La population d'anchois dans le CNB a aujourd'hui pratiquement disparu à cause de la surexploitation (Bakun et Weeks, 2008). Auparavant, sa période de ponte principale se situait durant l'été austral, l'upwelling étant maximum durant l'hiver (Parrish *et al.*, 1983). Cette saisonnalité de la ponte maximise la rétention de l'ichthyoplancton sur le plateau continental (Stenevik *et al.*, 2003). Dans le CSB, la ponte de l'anchois a lieu sur le banc des aiguilles, durant le printemps austral (Parrish *et al.*, 1983; Hutchings *et al.*, 2002). Cette stratégie de ponte maximise le transport de l'ichthyoplancton vers les zones de nourricerie (Mullon *et al.*, 2003; Parada *et al.*, 2003; Huggett *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2006). La fraction de l'ichthyoplancton effectivement transportée vers les zones de nourricerie est à peu près égale au taux de rétention calculé dans le CCC durant la période de ponte, et relativement faible comparée aux taux de rétention calculés dans le CNH et dans le CNB. Les larves transportées avec succès se retrouvent au nord de Cap Colombine au début de la saison d'upwelling qui a lieu durant l'été austral.

5.1.4 Conclusion

Il est généralement admis que le pattern de ponte des petits poissons pélagiques reflète une réponse adaptative de la reproduction aux contraintes environnementales conditionnant la survie des œufs et larves (Bakun, 1996). Dans les écosystèmes d'upwelling considérés, on peut suggérer l'existence de deux contraintes principales façonnant les patterns de ponte des anchois. D'une part une contrainte de transport ou de rétention de l'ichthyoplancton dans une zone riche en nourriture pour les larves, généralement la zone d'upwelling. La seconde contrainte serait le conditionnement de la ponte à la disponibilité de nourriture pour les adultes, nécessaire pour la maturation des gonades. En effet, le taux de survie de l'ichthyoplancton dépend aussi de la qualité des œufs pondus, elle-même reliée à la disponibilité en nourriture pour les adultes, en particulier le zooplancton puisque cette proie constitue la source première d'énergie des anchois (van der Lingen *et al.*, sous presse).

Dans le CNH, ces deux contraintes ne sont pas antagonistes puisque les concentrations en zooplancton sont à peu près constantes tout au long de l'année (Ayón *et al.*, 2008). En revanche dans le CCC, les concentrations en zooplancton varient avec la saisonnalité de l'upwelling (Hernandez-Leon *et al.*, 2007; Berraho, 2007), et sont en opposition de phase avec le pattern saisonnier de rétention sur le plateau continental. La saisonnalité de la ponte dans le CCC ne favorisant pas la rétention de l'ichthyoplancton, nous pouvons supposer qu'elle est plutôt liée à l'alimentation des adultes puisque la ponte des anchois a lieu peu après le maximum de concentration de zooplancton, pendant la saison d'upwelling (Furnestin *et Furnestin*, 1959; Pelegrí *et al.*, 2005). Nos résultats permettent de quantifier l'avantage de l'anchois péruvien sur son homologue marocain. Effectivement, la rétention dans la couche de surface durant la ponte (saison d'upwelling) est maximale dans le CNH (50%, Fig. 2.6) et minimale dans le CCC (<20%, Fig. 3.6). Cette différence majeure entre les deux écosystèmes pourrait expliquer en partie le fait que le CNH soutienne une population d'anchois bien plus importante que le CCC. En effet, aucune stratégie de reproduction ne peut satisfaire à la fois l'optimum de rétention et l'optimum de nourriture dans le CCC.

Bien sûr, la rétention et l'abondance de nourriture ne sont pas les seules contraintes évolutives en jeu pour la sélection des patterns de ponte des anchois dans les zones d'upwelling. Dans la partie sud du courant de Humboldt (CSH), l'upwelling a lieu durant l'été (austral), comme dans le CCC, mais la stratégie de ponte des anchois y est diamétralement opposée. En effet, dans le CSH la période principale de reproduction se situe en hiver, alors que l'upwelling, et la plus forte abondance en nourriture, ont lieu en été (Castro *et al.*, 2000). La ponte en hiver permet cependant de maximiser la rétention sur le plateau continental (Fig. 4.4) et de minimiser la prédation sur les larves (Castro *et al.*, 2000). Dans ce cas, ces contraintes sont donc plus importantes que l'abondance de nourriture pour le choix de la stratégie de reproduction dans cette région. Par ailleurs, dans les régions sans upwelling, l'éloignement des larves du plateau continental par advection peut engendrer un meilleur recrutement qu'en cas de forte rétention, grâce à l'évitement de la prédation

sur les larves, le retour actif vers le plateau continental étant possible aux stades post-larvaires (Irigoien *et al.*, 2008).

Finalement, les anchois pondent selon l'équilibre de ces contraintes dans un écosystème donné, pendant ou en dehors de la saison d'upwelling. La ponte pendant la saison d'upwelling permet de maximiser l'abondance de nourriture, comme dans le CCC, le CSB et le courant de Californie (Lluch-Belda *et al.*, 1991). Alternativement, la ponte en dehors de la saison d'upwelling permet de maximiser la rétention de l'ichthyoplancton sur le plateau continental, comme dans le CNB et le CSH. L'exception étant le CNH, où les anchois bénéficient d'une compatibilité des deux contraintes. Le fait que le CNH abrite de loin le plus grand stock de petits pélagiques est souvent cité comme un paradoxe au vu de la production primaire, plus importante dans le courant de Benguela et le courant des Canaries (Chavez *et al.*, 2008). Ces différences se retrouvent également au niveau des biomasses de zooplancton (Huggett, 2008). Parrish *et al.* (1983) suggèrent cependant que la taille des populations de petits pélagiques dans chaque écosystème d'upwelling reflète le niveau d'adéquation des facteurs favorisant leur recrutement. Dans ce cas, la plus grande population d'anchois dans le CNH pourrait résulter de la synchronie unique y existant entre la saisonnalité de la rétention et la disponibilité en nourriture (Tab. 5.1).

5.2 Limites de cette approche et perspectives

5.2.1 Modèle hydrodynamique

L'approche de modélisation utilisée dans cette thèse comporte bien entendu un certain nombre de limitations. L'une des hypothèses de base des expériences numériques réalisées est le réalisme des simulations hydrodynamiques. Ces simulations ont fait l'objet d'une validation des patterns généraux de circulation et de saisonnalité de l'upwelling en amont de leur utilisation

TAB. 5.1 – Récapitulatif de saisonnalité dans les principaux upwellings de bord est des océans.

Système (abréviation)	Upwelling	Saison avec maximum		
		Zooplancton	Rétention	Ponte
Nord Humboldt (CNH)	Hiver- printemps ¹	Hiver- printemps ² (faible saisonnalité)	Hiver (Figs. 2. 2 et 4.3)	Hiver- printemps ¹
Sud Humboldt (CSH)	Été ¹	Été ³	Hiver (Fig. 4.4)	Automne- hiver ¹
Central Canaries (CCC)	Été ¹	Été ⁴	Automne- hiver (Figs. 3.3 et 4.2)	Été ⁴
Nord Benguela (CNB)	Hiver- printemps ¹	Hiver- printemps ¹⁰	Été ⁵	Printemps- été ¹
Sud Benguela (CSB)	Été ¹	Été ⁹ (faible saisonnalité)	Automne ⁶ (transport : Printemps-été)	Printemps -Été ¹
Californie (CalC)	Printemps- été ¹	Été -Automne ⁸	Automne- hiver ⁷	Hiver ¹

Références :¹ Parrish et al., 1983² Ayon et al., 2004 ; Ayon et al., 2008³ Castro et al., 2000⁴ Furnestin, 1959 ; Pelegri, 2005 ; Berraho, 2007⁵ Stenevik et al., 2003⁶ Miller et al., 2006 ; Huggett et al., 2003 ; Mullon et al., 2002, 2003 ; Parada et al. 2003⁷ Carr et al., 2008⁸ Marinovic et al., 2002⁹ Andrews et Hutchings, 1980, Koné et al., 2005, Huggett (symposium EBUS Las Palmas 2008)¹⁰ Kreiner et Ayón (symposium EBUS Las Palmas 2008)

dans cette thèse. Cependant, la fidélité de la circulation reproduite en zone côtière reste limitée par la résolution spatiale de la grille, qui est d'environ

7 et 9 km dans les configurations utilisées respectivement dans le CCC et le CNH. Par conséquent, le lissage du trait de côte risque d'éliminer certaines microstructures de rétention liée à des irrégularités du trait de côte (petites baies, caps, îles, ...). De telles microstructures de rétention pourraient pourtant bien jouer un rôle clef à l'échelle de l'écosystème dans son ensemble, par exemple durant les périodes El Niño au Pérou (Bertrand *et al.*, 2004). Les résolutions spatiales utilisées devraient pouvoir s'affiner grâce à l'augmentation de la puissance de calcul des machines et/ou à l'utilisation de zooms (Penven *et al.*, 2005a) ou de grilles à résolution plus fines près des côtes.

Concernant le modèle de dispersion lagrangien, la turbulence sous-maille n'a pas été prise en compte pour le calcul des trajectoires des individus. Elle devrait avoir pour effet d'accélérer la dispersion des individus (Brochier, 2005; Guizien *et al.*, 2006). Elle est maintenant prise en compte dans la dernière version d'Ichthyop (Lett *et al.*, 2008). Il serait intéressant de procéder à des tests de validation « grandeur nature » de ces trajectoires simulées, avec des lâchés de flotteurs réels équipés d'un matériel de géolocalisation (ex. Pelegrí *et al.*, 2005).

5.2.2 Modèle biophysique

Un des postulats que nous avons posés dans cette thèse est l'absence de relation de stock - recrutement, point qui reste sujet à controverse (Rothschild, 2000; Myers *et al.*, 2001). En outre, la condition des adultes n'est pas prise en compte dans l'approche actuelle. Comme cela a été discuté dans la section précédente, l'alimentation des adultes influence pourtant la saisonnalité de la ponte, la fécondité des femelles, la qualité des œufs, et donc les taux de survie des œufs et larves (ex.: Scott *et al.*, 2006). C'est donc une source de variabilité du recrutement qui n'est pas directement prise en compte dans l'approche présentée ici.

Le couplage d'un modèle biogéochimique avec un modèle hydrodynamique, comme Echevin *et al.* (2008) l'ont fait pour le Pérou par exemple,

permet de reproduire la dynamique du phytoplancton et du zooplancton. Utiliser les sorties d'un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie dans le modèle biophysique permettrait de considérer des champs de proies dynamiques, de différencier les qualités des proies (phyto- ou zooplancton, taille) et de prendre en compte l'alimentation des larves et adultes de manière explicite. La croissance des larves peut être définie en fonction de la disponibilité en nourriture (Kone, 2006). Alternativement, l'alimentation des individus peut être prise en compte grâce à un modèle bioénergétique de croissance, développement et reproduction basé par exemple sur la théorie DEB (Dynamic Energy Budget Kooijman, 2000). Ce type de modèle bioénergétique a permis notamment de reproduire la saisonnalité de la ponte de l'anchois dans le golfe de Gascogne en fonction des données environnementales (Pecquerie, 2008). Couplé au modèle évolutionnaire de homing présenté au chapitre 4, cela permettrait de limiter la ponte aux périodes propices pour les adultes.

Une autre limitation de l'approche présentée ici est l'absence de prise en compte des phénomènes de prédation et de cannibalisme. En effet, ceux-ci sont susceptibles de contrebalancer l'effet positif de la rétention dans la zone d'upwelling riche en alimentation pour les larves, comme cela semble être le cas dans d'autres régions (Valdés Seinfeld *et al.*, 1987; Valdés Seinfeld, 1991; Irigoien *et al.*, 2008). Il paraît pourtant difficile d'inclure un effet spatialisé de la prédation et du cannibalisme dans un modèle biophysique de dispersion larvaire. C'est l'une des ambitions des modèles « end-to-end » qui, à travers la simulation de l'ensemble du réseau trophique, permettent d'obtenir la répartition spatiale et la dynamique de population des prédateurs. L'intérêt de cette approche est en particulier de permettre la prise en compte simultanée des effets du climat et de la pêche de façon explicite (Travers *et al.*, 2007). Dans notre cas, un tel couplage rendrait cependant très complexe l'interprétation des résultats, et risquerait de sortir de la « zone de Medawar », optimum de la relation entre complexité du modèle et intérêt des résultats (Grimm *et al.*, 2005).

Enfin, les tests de sensibilité (Chapitres 2 et 3; Mullon *et al.*, 2003; Pa-

rada *et al.*, 2003, ...) ont montré l'importance de la flottabilité des œufs et de la migration verticale des larves sur les patterns de dispersion. Si l'on veut utiliser ce type de modèle de dispersion larvaire à des fins prévisionnistes, il est nécessaire de déterminer un modèle réaliste de migration verticale de l'ichtyoplancton dans les zones concernées. Cela nécessite dans un premier temps d'effectuer des mesures de densité des œufs (Coombs *et al.*, 2004). Ensuite, l'observation du comportement des larves in situ est essentielle pour comprendre la migration en fonction de l'environnement (migration nyctémérale, migration ontogénique, liée à alimentation,...). Des mesures en laboratoire peuvent aussi permettre de déterminer plus précisément la vitesse de nage et la température létale. La validation du modèle biophysique pourrait ensuite être envisagée grâce à des expériences de marquage artificiel des œufs et collecte des larves (Selkoe *et al.*, 2008; Thorrold *et al.*, 2002), ou via la reconstruction des trajectoires individuelles à partir des otolithes (Allain *et al.*, 2007; Gillanders, 2005; Sandin *et al.*, 2005; Thorrold *et al.*, 1997).

5.2.3 Changements climatiques

Les changements climatiques globaux sont susceptibles de provoquer dans les zones d'upwelling des cascades de processus, comme l'intensification des vents favorables à l'upwelling et l'enfoncement de la nutricline (Bakun *et Weeks*, 2008). Ces modifications de l'environnement peuvent être prévues par les modèles hydrodynamiques grâce à l'application de forçages issus de scénarii de réchauffement global (ex: Goubanova *et al.*, 2008).

La répétition des simulations menées dans les chapitres 2 et 3 en utilisant les sorties hydrodynamiques correspondantes à un scénario de réchauffement climatique permettrait d'explorer l'impact de ces changements sur les taux de rétention dans les régions concernées. Par ailleurs, les résultats obtenus grâce à l'approche individu-centré « évolutionnaire » présentée dans le chapitre 4 synthétisent sur un grand nombre de générations l'effet cumulé des

processus hydrodynamiques affectant la survie des larves. Les résultats obtenus nous renseignent sur les patterns spatio-temporels de ponte qui optimisent les contraintes sélectives. Le couplage du modèle hydrodynamique avec un modèle biogéochimique permettrait de plus d'évaluer l'impact des changements climatiques sur l'adéquation entre disponibilité de nourriture et rétention.

————— FIN —————

Bibliographie

- ALLAIN, G., PETITGAS, P., LAZURE, P. et 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(6):489–505.
- ALLEN, J. (1973). Upwelling and coastal jets in a continuously stratified ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 3(3):245–257.
- ARÍSTEGUI, J., ALVAREZ-SALGADO, X., BARTON, E., FIGUEIRAS, F., LEÓN, S. H., ROY, C. et SANTOS, A. (2006). Oceanography and fisheries of the canary current/iberian region of the eastern north atlantic. In BRINK, A. R. . K., éditeur : *The Sea, Volume 14B; The Global Coastal Ocean : Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses.*, pages 877–931. Harvard University Press.
- ARÍSTEGUI, J. et MONTERO, M. F. (2005). Temporal and spatial changes in plankton respiration and biomass in the canary islands region : the effect of mesoscale variability. *Journal of Marine Systems*, 54(1-4):65–82.
- ARÍSTEGUI, J., SANGRA, P., HERNANDEZ-LEON, S., CANTON, M., HERNANDEZ-GUERRA, A. et KERLING, J. (1994). Island-induced eddies in the canary islands. *Deep-Sea Res.*, 41:1509 – 1525.
- AYÓN, P. (2004). Informe a.e.p.s. crucero demersales 1994-2004. Rapport technique, IMARPE.
- AYÓN, P., PURCA, S. et GUEVARA-CARRASCO, R. (2004). Zooplankton volume trends off peru between 1964 and 2001. *ICES Journal of Marine Science*, 61(4):478–484.
- AYÓN, P., SWARTZMAN, G., BERTRAND, A., GUTIÉRREZ, M., BERTRAND, S. et VASQUEZ, L. (2008). Zooplankton and forage fish species off peru : Large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. *Progress In Oceanography*, 79(2-4):208–214.

- BAILEY, K. et HOUDE, E. (1989). Predation on eggs and larvae and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, 79:303–309.
- BAKUN, A. (1987). Monthly variability in the ocean habitat off peru deduced from maritime observations, 1953 to 1984. In PAULY, D. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystems : three decades of change*, volume 15 de *ICLARM Studies and Reviews*, pages 46–74. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), P.O. Box 22, Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Postfach 5180, D-6236 Eschborn 1 bei Frankfurt/Main, Federal Republic of Germany ; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), MC P.O. Box 1501, Makati, Metro Manila, Philippines.
- BAKUN, A. (1996). *Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics*. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- BAKUN, A. (2006). Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae : opportunity, adaptive response and competitive advantage. In OLIVAR, M. P. et GOVONI, J. J., éditeurs : *Recent advances in the study of fish eggs and larvae*, volume 70S2, pages 105–122. Scientia Marina, Barcelona (Spain).
- BAKUN, A. et BROAD, K. (2003). Environmental 'loopholes' and fish population dynamics : comparative pattern recognition with focus on el niño effects in the pacific. *Fisheries Oceanography*, 12(4-5):458–473.
- BAKUN, A. et PARRISH, R. H. (1982). Turbulence, transport, and pelagic fish in the california and peru current systems. *CalCOFI Rep.*, XXIII:99–112.
- BAKUN, A. et WEEKS, S. J. (2008). The marine ecosystem off peru : What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold ? *Progress In Oceanography*, 79(2-4):290–299.
- BARAS, E. (1996). Commentaire à l'hypothèse de l'éternel retour de cury (1994) : proposition d'un mécanisme fonctionnel dynamique. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CAN)*, 53:681–684.
- BARTON, E. D. (1989). The poleward undercurrent of the eastern boundary of the subtropical north atlantic. In S.J., N., MOOERS, C., SMITH, R. et BARBER, R., éditeurs : *Poleward Flows along Eastern Ocean Boundaries*, volume 34, pages 82–95. Springer-Verlag.

- BARTON, E. D. et ARÍSTEGUI, J. (2004). The canary islands coastal transition zone - upwelling, eddies and filaments. *Progress in Oceanography*, 62(2-4):67–69.
- BARTON, E. D., ARÍSTEGUI, J., TETT, P., CANTÓN, M., GARCÍA-BRAUN, J., HERNÁNDEZ-LEÓN, S., NYKJAER, L., ALMEIDA, C., ALMUNIA, J., BALLESTEROS, S., BASTERRETXEA, G., ESCÁNEZ, J., GARCÍA-WEILL, L., HERNÁNDEZ-GUERRA, A., LÓPEZ-LAATZEN, F., MOLINA, R., MONTERO, M. F., NAVARRO-PÉREZ, E., RODRÍGUEZ, J. M., van LENNING, K., VÉLEZ, H. et WILD, K. (1998). The transition zone of the canary current upwelling region. *Progress in Oceanography*, 41(4):455–504.
- BARTON, E. D., ARÍSTEGUI, J., TETT, P. et PEREZ, E. N. (2004). Variability in the canary islands area of filament-eddy exchanges. *Progress in Oceanography*, 62(2-4):71–94.
- BATTEEN, M. (1997). Wind-forced modeling studies of currents, meanders, and eddies in the california current system. *Journal of Geophysical Research*, 102:985–1010.
- BÉCOGNÉE, P., ALMEIDA, C., BARRERA, A., HERNANDEZ-GUERRA, A. et HERNANDEZ-LEON, S. (2006). Annual cycle of clupeiform larvae around gran canaria island, canary islands. *Fisheries Oceanography*, 15(4):293–300.
- BERRAHO, A. (2007). *Relations spatialisées entre milieu et ichthyoplancton des petits pélagiques de la côte Atlantique marocaine (Zones centrale et sud)*. Thèse de doctorat, Université Mohamed V, Rabat.
- BERTRAND, A., SEGURA, M., GUTIERREZ, M. et VASQUEZ, L. (2004). From small-scale habitat loopholes to decadal cycles : a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off peru. *Fish and Fisheries*, 5(4):296–316.
- BEYER, J. E. (1989). Recruitment stability and survival – simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana*, 7:45–47.
- BLAXTER, J. et HOLLIDAY, F. (1963). The behaviour and physiology of herring and other clupeids. *Advances in Marine Biology*, 1(261-393).
- BLOCK, B. A., TEO, S. L. H., WALLI, A., BOUSTANY, A., STOKESBURY, M. J. W., FARWELL, C. J., WENG, K. C., DEWAR, H. et WILLIAMS, T. D.

- (2005). Electronic tagging and population structure of atlantic bluefin tuna. *Nature*, 1121-1127:2077–2079.
- BLUMBERG, A. et MELLOR, G. (1987). A description of a three-dimensional coastal ocean circulation model. *In* HEAPS, N., éditeur : *Three-Dimensional Coastal Ocean Models.*, pages 1–16. Washington DC : American Geophysical Union.
- BORGES, M. F., SANTOS, A. M. P., CRATO, N., MENDES, H. et MOTA, B. (2003). Sardine regime shifts off portugal : a time series analysis of catches and wind conditions. *Scientia Marina*, 67(1):235–244.
- BRADBURY, I. R. et LAUREL, B. J. (2007). Defining ‘natal homing’ in marine fish populations : comment on svedäng et al. (2007). *Marine Ecology - Progress Series*, 349:307–308.
- BRADBURY, I. R. et SNELGROVE, P. V. R. (2001). Contrasting larval transport in demersal fish and benthic invertebrates : the roles of behaviour and advective processes in determining spatial pattern. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(4):811–823.
- BRADBURY, I. R., SNELGROVE, P. V. R. et PEPIN, P. (2003). Passive and active behavioural contributions to patchiness and spatial pattern during the early life history of marine fishes. *Marine Ecology-Progress Series*, 257:233–245.
- BRINK, K. (1983). The near-surface dynamics of coastal upwelling. *Progress in Oceanography*, 12(3):221–257.
- BROCHIER, T. (2005). Prise en compte de la turbulence et de la nage dans un modèle lagrangien d’individu-centré : application à la dispersion larvaire d’*owenia fusiformis* en baie de banyuls. Mémoire de D.E.A., Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- BROCHIER, T., LETT, C., TAM, J., FREON, P. et COLAS, F. (2008a). An individual-based model study of anchovy early life history in the northern humboldt current system. *Progress in Oceanography*, 79:313–325.
- BROCHIER, T., RAMZI, A., LETT, C., MACHU, E., FRÉON, P. et HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (2008b). Modelling the biophysical dynamics of sardine and anchovy ichthyoplankton in the canary upwelling system. *Journal of Plankton Research*, 30(10):1133–1146.

- CABREIRA, A. et MADIROLAS, A. (2007). Echo trace classification of anchovy (*engraulis anchoita*) schools : A comparison of two different stocks. IMR, SEAFACETS ADM. Topic : 2 : Remote classification and identification Will present as : Poster. Abstract ID : 594.
- CAPET, X., COLAS, F., PENVEN, P., MARCHESIELLO, P. et MCWILLIAMS, J. (2008). Eastern boundary subtropical upwelling systems. *In Eddy Resolving ocean modeling*. Geophysical Monograph Series, in press.
- CARR, M. E. et KEARNS, E. J. (2003). Production regimes in four eastern boundary current systems. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 50(22-26):3199–3221.
- CARR, S. D., CAPET, X. J., MCWILLIAMS, J. C., PENNINGTON, J. T. et CHAVEZ, F. P. (2008). The influence of diel vertical migration on zooplankton transport and recruitment in an upwelling region : estimates from a coupled behavioral-physical model. *Fisheries Oceanography*, 17(1):1–15.
- CARRASCO, S. et LOZANO, O. (1989). Seasonal and long-term variations of zooplankton volumes in the peruvian sea, 1964- 1987. *In* PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The peruvian Upwelling Ecosystem : Dynamics and Interactions*, pages 82–85. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), P.O Box 22, Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft fur (ponle dieresis a la u) Technische Zusammenarbeit (GTZ), Gmbh, Postfach 5180, D-6236 Eschbom 1 bei Frankfurt/Main, Federal Republic of Germany ; and International Center for living aquatic resources management (ICLARM), MC P.O Box 1501, Makai, Metro Manila, Philippines.
- CASTRO, L. R. et HERNÁNDEZ, E. H. (2000). Early life survival of the anchoveta *engraulis ringens* off central chile during the 1995 and 1996 winter spawning seasons. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(5):1107–1117.
- CASTRO, L. R., SALINAS, G. R. et HERNANDEZ, E. H. (2000). Environmental influences on winter spawning of the anchoveta *engraulis ringens* off central chile. *Marine Ecology Progress Series*, 197:247–258.
- CHAVEZ, F. P., BERTRAND, A., GUEVARA-CARRASCO, R., SOLER, P. et CSIRKE, J. (2008). The northern humboldt current system : Brief history, present status and a view towards the future. (editorial). *Progress in Oceanography*.

- CHELTON, D. B., DESZOEKE, R. A., SCHLAX, M. G., NAGGAR, K. E. et SIWERTZ, N. (1998). Geographical variability of the first-baroclinic rossby radius of deformation. *J. Phys. Oceanogr*, 28:433–460.
- CHLAIDA, M., ETTAHIRI, O., PLANES, S., JAZIRI, H., KIFANI, S. et BEN CHERIFI, S. (2008). Relationship between genetic structure and ichthyologic aspect on sardina pilchardus populations in the north western africa coasts. In *Eastern Boundary Upwelling Ecosystems Symposium integrative and comparative approaches. Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain*.
- CHLAIDA, M., KIFANI, S., LENFANT, P. et OURAGH, L. (2005). First approach for the identification of sardine populations sardina pilchardus (walbaum 1792) in the moroccan atlantic by allozymes. *Marine Biology*, 149(2):169–175.
- COLAS, F., CAPET, X., MCWILLIAMS, J. et SHCHEPETKIN, A. (2008). 1997-1998 el nino off peru : a numerical study. *Progress in Oceanography*, 79:138–155.
- CONAND, F. (1975). Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du sénégal et de la mauritanie en septembre, octobre et novembre 1972. In *Comité des Poissons Pélagiques (Sud)*, volume C.M. 1975 / J : 4 de *ICES Statutory Meetings*. CIEM.
- COOMBS, S. H., BOYRA, G., RUEDA, L. D., URIARTE, A., SANTOS, M., CONWAY, D. V. P. et HALLIDAY, N. N. (2004). Buoyancy measurements and vertical distribution of eggs of sardine (sardina pilchardus) and anchovy (engraulis encrasicolus). *Marine Biology*, 145(5):959–970.
- COOMBS, S. H., GIOVANARDI, O., HALLIDAY, N. C., FRANCESCHINI, G., CONWAY, D. V. P., MANZUETO, L., BARRETT, C. D. et MCFADZEN, I. R. B. (2003). Wind mixing, food availability and mortality of anchovy larvae engraulis encrasicolus in the northern adriatic sea. *Marine Ecology Progress Series*, 248:221–235.
- CORTEN, A. (1993). Learning processes in herring migrations. In *Counc. Meet. of the Int. Counc. for the Exploration of the Sea, [Dublin (Eire)], [23 Sep - 1 Oct 1993]*., volume ICES-CM-1993/H :18, Dublin (Eire). ICES.
- CORTEN, A. (2004). The role of "conservatism" in herring migrations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11(4):1573–5184.

- CUBILLOS, L. A. et ARCOS, D. F. (2002). Recruitment of common sardine (*strangomera bentincki*) and anchovy (*engraulis ringens*) off central-south chile in the 1990s and the impact of the 1997-1998 el niño. *Aquatic Living Resources*, 15(2):87–94.
- CUBILLOS, L. A., RUIZ, P., CLARAMUNT, G., GACITUA, S., NUNEZ, S., CASTRO, L. R., RIQUELME, K., ALARCON, C., OYARZUN, C. et SEPULVEDA, A. (2007). Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*strangomera bentincki*) and anchovy (*engraulis ringens*) off central southern chile in 2002. *Fisheries Research*, 86:228–240.
- CURY, P. (1994). Obstinate nature : an ecology of individuals. thoughts on reproduction behavior and biodiversity. *Canadian Journal of Fisheries and Acoustic Sciences*, 51:1664–1673.
- CURY, P., BAKUN, A., CRAWFORD, R. J., JARRE, A., QUINONES, R. A., SHANNON, L. J. et VERHEYE, H. M. (2000). Small pelagics in upwelling systems : patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3):603–618.
- CURY, P. et ROY, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CAN)*, 46:670–680.
- CUSHING, D. H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press.
- CUSHING, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations : an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26:249–294.
- DA SILVA, A., YOUNG, C. et LEVITUS, S. (1994). *Atlas of surface marine data 1994. Volume 1 : Algorithms and Procedures.*, volume 6, 74pp. NOAA Atlas NESDIS.
- DODSON, J. J. (1988). The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environmental Biology of Fishes (Netherlands)*, 23(3):161–182 ;.
- DOPOLLO, M., Van der LINGEN, C. et MOLONEY, C. (2005). Stage-dependent vertical distribution of pelagic fish eggs on the western agulhas bank, south africa. *African Journal of Marine Science*, 27:249–256.

- ECHEVIN, V., AUMONT, O., LEDESMA, J. et FLORES, G. (2008). The seasonal cycle of surface chlorophyll in the peru upwelling system : a modelling study. *Progress in Oceanography*, 79:167–176.
- ECHEVIN, V., COLAS, F., PENVEN, P. et CHAIGNEAU, A. (in press). Sensitivity of regional model simulations of the north humboldt current system to their equatorial boundary conditions. *Journal of Geophysical Research*.
- EINARSSON, H. et Rojas de MENDIOLA, B. (1966). An attempt to estimate annual spawning intensity of the anchovy (*engraulis ringens jenyns*) by means of regional egg and larval survey during 1961-1964. Rapport technique, Instituto del Mar del Perú (IMARPE).
- EKMAN, V. W. (1905). *On the influence of the earth's rotation on ocean currents*, volume 2 de *Ark. f. Mat. Astr. och Fysik. k. Sv. Vet. Ak. Mat. Astr. och Fysik.*, Stockholm, Stockholm.
- ENFIELD, D. B. (1988). Is el niño becoming more common? *Oceanography Magazine*, 1:23–27.
- ESPINOZA, P., BERTRAND, A., van der LINGEN, C. et de MENDIOLA, B. R. (2008). Trophic ecology of the sardine *sardinops sagax* in the northern humboldt current system : filling the gap for a comparison between small pelagic fish from eastern boundary upwelling systems. *In Eastern Boundary Upwelling Ecosystems*.
- ESTRADE, P. (2006). *Mécanisme de décollement de l'upwelling sur les plateaux continentaux larges et peu profonds d'Afrique du Nord-Ouest*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- ETTAHIRI, O., BERRAHO, A., VIDY, G., RAMDANI, M. et DO CHI, T. (2003). Observation on the spawning of sardina and sardinella off the south moroccan atlantic coast (21-26 °n). *Fisheries Research*, 60(2-3):207–222.
- FOGARTY, M. (1993). Recruitment in randomly varying environments. *Ices Journal of Marine Science*, 50:247–260.
- FRÉON, P., ALHEIT, J., BARTON, E., KIFANI, S. et MARCHESIELLO, P. (2006). Modelling, forecasting and scenarios in comparable upwelling ecosystems : California, canary and humboldt. *In HEMPEL, G., MOLONEY, C., RIZZOLI, P. et WOODS, J., éditeurs : The Benguela : Predicting a Large Marine Ecosystem*. Elsevier Series, Large Marine Ecosystems.

- FRÉON, P., CURY, P., SHANNON, L. et ROY, C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes : a review. *Bulletin of Marine Science*, 76(2):385–462.
- FRÉON, P., EL KHATTABI, M., MENDOZA, J. et GUZMÁN, R. (1997). Unexpected reproductive strategy of sardinella aurita off the coast of venezuela. *Marine Biology*, 128(3):363–372.
- FRÉON, P. et MISUND, O. (1999). *Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour : effects on fisheries and stock assessment*. Fishing News Books. Blackwell Science, Oxford.
- FURNESTIN, J. (1950). Premières observations sur la biologie de la sardine marocaine. Rapport technique 126, Cons. Perm. Int. Explor. Mer.
- FURNESTIN, J. et FURNESTIN, M.-L. (1959). La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du maroc (saisons et aires de ponte). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 23(1):81 –104.
- GARCÍA-MUÑOZ, M., ARÍSTEGUI, J., MONTERO, M. F. et BARTON, E. D. (2004). Distribution and transport of organic matter along a filament-eddy system in the canaries - nw africa coastal transition zone region. *Progress in Oceanography*, 62(2-4):115–129.
- GILLANDERS, B. M. (2005). Using elemental chemistry of fish otoliths to determine connectivity between estuarine and coastal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(1):47–57.
- GOARANT, A., PETITGAS, P. et 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*.
- GOUBANOVA, K., ECHEVIN, V., BEL MADANI, A., DEWITTE, B. et CHAIGNEAU, A. (2008). Using statistical and dynamical downscaling to assess climate change impacts on the peru-chile upwelling system. *In Eastern Boundary Upwelling ecosystems, integrative and comparative approaches, poster session. Las Palmas de Gran Canaria, Spain*.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S. K., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE'ER, G., PIOUS, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS,

- M. M., ROSSMANITH, E., RUGER, N., STRAND, E., SOUISSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. et DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198:115–126.
- GRIMM, V., FRANK, K., JELTSCH, F., BRANDL, R., UCHMANSKI, J. et WISSEL, C. (1996). Pattern-oriented modelling in population ecology. *The Science of The Total Environment*, 183(1-2):151–166.
- GRIMM, V. et RAILSBACK, S. (2005). Individual-based modeling and ecology. *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- GRIMM, V., REVILLA, E., BERGER, U., JELTSCH, F., MOOIJ, W. M., RAILSBACK, S. F., THULKE, H.-H., WEINER, J., WIEGAND, T. et DEANGELIS, D. L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems : Lessons from ecology. *Science*, 310:987–991.
- GUIZIEN, K., BROCHIER, T., DUCHÊNE, J., KOH, B. et MARSALEIX, P. (2006). Dispersal of *owenia fusiformis* larvae by wind-driven currents : turbulence, swimming behaviour and mortality in a three-dimensional stochastic model. *Marine Ecology Progress Series*, 311:47–66.
- GUTIÉRREZ, M., RAMIREZ, A., BERTRAND, S., MÓRON, O. et BERTRAND, A. (2008). Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster [‘]munida’ (pleuroncodes monodon) and anchoveta (engraulis ringens) off peru. *Progress In Oceanography*, 79(2-4):256–263.
- HAIIDVOGEL, D. et BECKMANN, A. (1998). Numerical modeling of the coastal ocean. In ROBINSON, A. R. et BRINK, K., éditeurs : *The Sea*, volume 10, pages 457–482. Harvard University Press, Cambridge.
- HALPERN, D. (2002). Offshore ekman transport and ekman pumping off peru during the 1997-1998 el nino. *Geophysical Research Letters*, 29(5):1075–1084.
- HEDGECOCK, D., HUTCHINSON, E. S., LI, G., SLY, F. L. et NELSON, K. (1994). The central stock of northern anchovy (*engraulis mordax*) is not a randomly mating population. *CalCOFI Report*, 35:121–136.
- HERMANN, A. J., HINCKLEY, S., MEGREY, B. A. et NAPP, J. M. (2001). Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels. *Ices Journal of Marine Science*, 58(5):1030–1041.

- HERNÁNDEZ, E. H. et CASTRO, L. R. (2000). Larval growth of the anchoveta engraulis ringens during the winter spawning season off central chile. *Fishery Bulletin*, 98(4):704–710.
- HERNÁNDEZ-GUERRA, A., MACHÍN, F., ANTORANZ, A., CISNEROS-AGUIRRE, J., GORDO, C., MARRERO-DÍAZ, A., MARTÍNEZ, A., RATSIMANDRESY, A. W., RODRÍGUEZ-SANTANA, A., SANGRÁ, P., LÓPEZ LAATZEN, F., PARILLA, G. et PELEGRÍ, J. (2002). Temporal variability of mass transport in the canary current. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 49(17):3415–3426.
- HERNANDEZ-GUERRA, A. et NYKJAER, L. (1997). Sea surface temperature variability off north-west africa : 1981-1989. *Journal of remote sensing*, 18(12):2539–2558.
- HERNANDEZ-LEON, S., GOMEZ, M. et ARISTEGUI, J. (2007). Mesozooplankton in the canary current system : The coastal–ocean transition zone. *Progress in Oceanography*, 74:397–421.
- HOAR, W. (1969). Reproduction. In HOAR, W. et RANDALL, D. J., éditeurs : *Fish physiology*, volume 3, chapitre 1, pages 1–485. Academic Press, New York.
- HSIEH, C., REISS, C. S., HUNTER, J. R., BEDDINGTON, J. R., MAY, R. M. et SUGIHARA, G. (2006). Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *NATURE-LONDON-*, 443(7113):859.
- HUGGETT, J. (2008). Copepod biomass and production in the southern benguela. In *Eastern Boundary Upwelling Ecosystems Symposium integrative and comparative approaches. Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain*.
- HUGGETT, J., FRÉON, P., MULLON, C. et PENVEN, P. (2003). Modelling the transport success of anchovy engraulis encrasicolus eggs and larvae in the southern benguela : the effect of spatio-temporal spawning patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 250:247–262.
- HUNTER, J. R. (1977). Behavior and survival of northern anchovy engraulis mordax larvae. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 19:138–146.
- HUNTER, J. R. et COYNE, K. M. (1982). The onset of schooling in northern anchovy larvae, engraulis mordax. *CalCOFI Rep.*, XXIII:246 – 251.

- HUTCHINGS, J. A. (2001). Conservation biology of marine fishes : perceptions and caveats regarding assignment of extinction risk. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1):108–121.
- HUTCHINGS, L., BARANGE, M., BLOOMER, S. F., BOYD, A. J., CRAWFORD, R. J. M., HUGGETT, J. A., KERSTAN, M., KORRUBEL, J. L., DE OLIVEIRA, J. A. A., PAINTING, S. J., RICHARDSON, A. J., SHANNON, L. J., SCHULEIN, F. H., Van der LINGEN, C. D. et VERHEYE, H. M. (1998). Multiple factors affecting south african anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. *South African Journal of Marine Science*, 19:211–225.
- HUTCHINGS, L., BECKLEY, L., GRIFFITHS, M., ROBERTS, M., SUNDBY, S. et van der LINGEN, C. (2002). Spawning on the edge : spawning grounds and nursery areas around the southern african coastline. *Marine and Freshwater Research*, 53:307–318.
- IRIGOIEN, X., UNAI, C., BOYRA, G., SANTOS, M., ALVAREZ, P., OTHEGUY, P., ETXEBESTE, A., FERRER, L. et IBAIBARRIAGA, L. (2008). From egg to juvenile in the bay of biscay : spatial patterns of anchovy (*engraulis encrasicolus*) recruitment in a non-upwelling region. *Fisheries Oceanography*, 17:446–462.
- JACOBSON, L. D., DE OLIVEIRA, J. A. A., BARANGE, M., CISNEROS-MATA, M. A., FELIX-URAGA, R., HUNTER, J. R., KIM, J. Y., MATSUURA, Y., NIQUEN, M., PORTEIRO, C., ROTHSCHILD, B., SANCHEZ, R. P., SERRA, R., URIARTE, A. et WADA, T. (2001). Surplus production, variability, and climate change in the great sardine and anchovy fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9):1891–1903.
- JAI SHIN, Y., ROY, C. et CURY, P. (1998). Clupeoids reproductive strategies in upwelling areas : a tentative generalization. In *Global versus local changes in upwelling systems – international conference under the auspices of the Climate and Eastern Ocean Systemes Project (CEOS)*, pages 409–422, [Colloq. Semin. Inst. Fr. Rech. Sci. Dev. Coop. ORSTOM].
- JARRE, A., MUCK, P. et PAULY, D. (1991). Two approaches for modelling fish stock interactions in the peruvian upwelling ecosystem. In *Multispecies Models Relevant to Management of Living Resources*, volume 193, pages 171–184, Copenhagen, Denmark.
- JOHN, H., BOHDE, U. et NELLEN, W. (1980). *Sardina pilchardus* larvae in their southern most range. *Arch. Fischereiwiss*, 31(2):67–85.

- KAWASAKI, T. (1980). Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 46(3):289–293.
- KING, D. P., ROBERTSON, A. et SHELTON, P. A. (1978). Laboratory observations on the early development of the anchovy *engraulis capensis* from the cape peninsula. *Fisheries Bulletin of South Africa*, 10:37–45.
- KJESBU, O. et WITTHAMES, P. (2007). Evolutionary pressure on reproductive strategies in flatfish and groundfish : Relevant concepts and methodological advancements. *Journal of Sea Research*, 58(1):23–34.
- KONE, V. (2006). *Modélisation de la production primaire et secondaire de l'écosystème du Benguela sud. Influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves d'anchois*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- KOOIJMAN, S. (2000). *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press.
- LAMBERT, T. et WARE, D. M. (1984). Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(11):1565–1569.
- LASKER, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae : the relation between inshore chlorophyll maximum layers and succesful first feeding. *Fish. Bull. U.S.*, 73(453-462).
- LASKER, R. (1978a). The effect of weather and other environmental variables upon larval fish survival leading to recruitment of the northern anchovy. *In Climate and fisheries : proceedings from a workshop on the influence of environmental factors on fisheries production*, pages 127–129. Center for Ocean Management Studies, Kingston (USA).
- LASKER, R. (1978b). The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the california current : identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 173:212–230.
- LASKER, R. (1981). Factors contributing to variable recruitments of the northern anchovy (*engraulis mordax*) in the california current : contrasting years. *Explor. Mer*, 178:375–388.

- LASKER, R. (1985). What limits clupeoid production? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(Suppl. 1):31–38.
- LASKER, R. et SMITH, P. C. (1976). Estimation of the effects of environmental variations on the eggs and larvae of the northern anchovy. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 19:128–137.
- LENGAIGNE, M., BOULANGER, J. P., MENKES, C., MASSON, S., MADEC, G. et DELECLUSE, P. (2002). Ocean response to the march 1997 westerly wind event. *J. Geophys. Res.*, 107(10.1029).
- LEPAGE, C. et CURY, P. (1997). Population viability and spatial fish reproductive strategies in constant and changing environments : an individual-based modelling approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(10):2235–2246.
- LETT, C., PENVEN, P., AYÓN, P. et FRÉON, P. (2007a). Enrichment, concentration and retention processes in relation to anchovy (*engraulis ringens*) eggs and larvae distributions in the northern humboldt upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 64:189–200.
- LETT, C., ROSE, K. et MEGREY, B. (in press). Biophysical models of small pelagic fish. In CHECKLEY, D., ALHEIT, J., OOZEKI, Y. et ROY, C., éditeurs : *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge University Press.
- LETT, C., ROY, C., LEVASSEUR, A., van der LINGEN, C. D. et MULLON, C. (2006). Simulation and quantification of enrichment and retention processes in the southern benguela upwelling ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 15:363–372.
- LETT, C., VEITCH, J., van der LINGEN, C. et HUTCHINGS, L. (2007b). Assessment of an environmental barrier to transport of ichthyoplankton from the southern to the northern benguela ecosystems. *Marine Ecology - Progress Series*, 347:247–259.
- LETT, C., VERLEY, P., MULLON, C., PARADA, C., BROCHIER, T., PENVEN, P. et BLANKE, B. (2008). A lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, 23:1210–1214.
- LEVITUS, S. (1986). Annual cycle of salinity and salt storage in the world ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 16(2):322–343.

- LEVITUS, S. et BOYER, T. (1994). *World Ocean Atlas 1994 Volume 2 : Oxygen.*, page 186 pp. NOAA Atlas NESDIS 2. U.S. Department of Commerce, Washington, D.C.
- LLANOS-RIVERA, A. et CASTRO, L. R. (2004). Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*engraulis ringens*) off the chilean coast. *Fishery Bulletin*, 102(1):207–212.
- LLANOS-RIVERA, A. et CASTRO, L. R. (2006). Inter-population differences in temperature effects on *engraulis ringens* yolk-sac larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 312:245–253.
- LLUCH-BELDA, D., CRAWFORD, R. J. M., KAWASAKI, T., MACCALL, A. D., PARRISH, R. H., SCHWARTZLOSE, R. A. et SMITH, P. E. (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks : the regime problem. *South Africa Journal of Marine Science*, 8:195–205.
- LLUCH-BELDA, D., LLUCH-COTA, D. B., HERNANDEZ-VAZQUEZ, S., SALINAS-ZAVALA, C. A. et SCHWARTZLOSE, R. A. (1991). Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling the california current system. *CalCOFI Rep.*, 32:105–111.
- MACHU, E., ETTAHIRI, O., KIFANI, S., BENAZZOUZ, A., MAKAOUI, A. et DEMARCQ, H. (soumis). Modeling the environment of *sardina pilchardus* over the saharan bank to investigate the collapse of the stock in 1997. *Soumis pour publication*.
- MACKAS, D. L., STRUB, P. T., THOMAS, A. C. et MONTECINO, V. (2006). Eastern ocean boundaries pan regional. In ROBINSON, A. R. et BRINK, K., éditeurs : *The Sea*, volume 14a. Harvard University Press, Cambridge.
- MACKENZIE, B. R. (2000). Turbulence, larval fish ecology and fisheries recruitment : a review of field studies. *Oceanologica Acta*, 23(4):357–375.
- MADSEN, O. S. (1977). A realistic model of the wind-induced ekman boundary layer. *Journal of Physical Oceanography*, 7:248–255.
- MARCHESIELLO, P. et ESTRADE, P. (2007). Eddy activity and mixing in upwelling systems : A comparative study of northwest africa and california regions.
- MARCHESIELLO, P., MCWILLIAMS, J. C. et SHCHEPETKIN, A. (2003). Equilibrium structure and dynamics of the california current system. *Journal of Physical Oceanography*, 33:753.

- MARTA-ALMEIDA, M., DUBERT, J., PELIZ, A. et QUEIROGA, H. (2006). Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology-Progress Series*, 307:1–19.
- MASSÉ, J., LEROY, C., HALGAND, D. et BEILLOIS, P. (1995). Anchovy (*engraulis encrasicolus*, l.) adult and egg distribution in the bay of biscay, in relation to environmental conditions, as observed during acoustic surveys (1990, 1991, 1992). In *Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Viscaya*, pages 281–283. Santander.
- MATHISEN, O. A. (1989). Adaptation of the anchoveta (*engraulis ringens*) to the peruvian upwelling system. In PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions*, volume 18 de *ICLARM Conference Proceedings*, pages 220–234. ICLARM.
- MATSUURA, Y. et KITAHARA, E. (1995). Horizontal and vertical distribution of anchovy *engraulis anchoita* eggs and larvae off cape santa marta grande in southern brazil. *Archive of fishery and marine research*, 42(3):239–250.
- MCQUINN, I. H. (1997). Metapopulations and the atlantic herring. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7:297–329.
- MILLER, D. C., MOLONEY, C. L., van der LINGEN, C. D., LETT, C., MULLON, C. et FIELD, J. G. (2006). Modelling the effects of physical–biological interactions and spatial variability in spawning and nursery areas on transport and retention of sardine *sardinops sagax* eggs and larvae in the southern benguela ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 61:212–229.
- MILLER, T. J. (2007). Contribution of individual-based coupled physical biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology-Progress Series*, 347 :127-138.
- MILLER, T. J., CROWDER, L. B., RICE, J. A. et MARSHALL, E. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes : toward a conceptual framework. *Canadian journal Fisheries and aquatic sciences*, 45:1657–1670.
- MONTECINO, V., STRUB, P. T., CHAVEZ, F. P., THOMAS, A. C., TARAZONA, J. et BAUMGARTNER, T. (2005). Bio-physical interactions off western south america. In ROBINSON, A. R. et BRINK, K., éditeurs : *The Sea*, volume 14, chapitre 10, pages 329–390. Harvard University Press, Cambridge.

- MONTEREY, G. et LEVITUS, S. (1997). Climatological cycle of mixed layer depth in the world ocean. Rapport technique, NOAA/NESDIS, US Govt. Printing Office.
- MORALES, C. E. (2000). *An appraisal of the shallow oxygen minimum layer in the Humboldt Current system and its impact on the regional biogeochemical cycling*. JGOFS, Bergen (Norway).
- MORALES, C. E., BRAUN, M., REYES, H., BLANCO, J. L. et DAVIES, A. G. (1996). Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern chile : the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990-95). *Investigaciones marinas*, 24:77–96.
- MORALES, C. E., HORMAZABAL, S. E. et LUIS BLANCO, J. (1999). Inter-annual variability in the mesoscale distribution of the depth of the upper boundary of the oxygen minimum layer off northern chile (18–24s) : Implications for the pelagic system and biogeochemical cycling. *Journal of Marine Research*, 57:909–932.
- MOTOS, L., URIARTE, A. et VALENCIA, V. (1996). The spawning environment of the bay of biscay anchovy (*engraulis encrasicolus* l.). *Scientia Marina*, 60(Supl.):117–140.
- MUCK, P. (1989). Relationships between anchoveta spawning strategies and the spatial variability of sea surface temperature off peru. *In Workshop on Models for Yield Prediction in the Peruvian Ecosystem, Callao (Peru), 24-28 Aug 1987. ICLARM CONF. PROC*, pages 168–173. ICLARM.
- MULLON, C., CURY, P. et PENVEN, P. (2002). Evolutionary individual-based model for the recruitment of anchovy (*engraulis capensis*) in the southern benguela. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59:910–922.
- MULLON, C., FRÉON, P., CURY, P., SHANNON, L. et ROY, C. (2008). A minimal model of the variability of marine ecosystems. *Fish and Fisheries*, 9:1–17.
- MULLON, C., FRÉON, P., PARADA, C., van der LINGEN, C. et HUGGETT, J. (2003). From particles to individuals : modelling the early stages of anchovy (*engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern benguela. *Fisheries Oceanography*, 12(4/5):396–406.
- MYERS, R. A. (1998). When do environment-recruitment correlations work ? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(3):285–305.

- MYERS, R. A. et BARROWMAN, N. J. (1996). Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish Bulletin (USA)*, 94(4):707–724.
- MYERS, R. A., BOWEN, K. G. et BARROWMAN, N. J. (1999). Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56:2404–2419.
- MYERS, R. A., MACKENZIE, B. R. et BOWEN, K. G. (2001). What is the carrying capacity for fish in the ocean? a meta-analysis of population dynamics of north atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58:1464–1476.
- NEILSON, J. D. et PERRY, R. I. (1990). Diel vertical migrations of marine fishes : an obligate or facultative process? *Advances in Marine Biology*, 26:115–168.
- NIELSEN, E. E., GRØNKJÆR, P., MELDRUP, D. et PAULSEN, H. (2005). Retention of juveniles within a hybrid zone between north sea and baltic sea atlantic cod (*gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62:2219–2225.
- ÑIQUEN, M. et FRÉON, P. (2006). A new record set by the peruvian fishery : 2.5 million tonnes of anchovy landed in november 2005. *GLOBEC International Newsletter*, pages 56–57.
- OLIVAR, M. P., SALAT, J. et PALOMERA, I. (2001). Comparative study of spatial distribution patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the nw mediterranean sea. *Marine Ecology-Progress Series*, 217:111–120.
- PALOMARES, M., MUCK, P., MENDO, J., CHUMAN, E., GOMEZ, O. et PAULY, D. (1987). Growth of the peruvian anchoveta (*engraulis ringens*), 1953 to 1982. In PAULY, D. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystems : three decades of change*, volume 15 de *ICLARM Studies and Reviews*, pages 117–141. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), P.O Box 22, Callao, Peru; Deutsche Gesellschaft für (ponle dieresis a la u) Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Postfach 5180, D-6236 Eschbom 1 bei Frankfurt/Main, Federal Republic of Germany; and International Center for living aquatic resources management (ICLARM), MC P.O Box 1501, Makai, Metro Manila, Philippines.
- PALOMERA, I. et SABATÉS, A. (1990). Co-occurrence of *engraulis encrasicolus* and *sardinella aurita* eggs and larvae in the northwestern mediterranean. *Scientia Marina*, 54(1):61–67.

- PAPI, F. (2006). Navigation of marine, freshwater and coastal animals : concepts and current problems. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39(1):3–12.
- PARADA, C., van der LINGEN, C., MULLON, C. et PENVEN, P. (2003). Modelling the effect of buoyancy on the transport of anchovy (*engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the southern benguela : an ibm approach. *Fisheries Oceanography*, 12(3):170–184.
- PARRISH, R. H., BAKUN, A., HUSBY, D. M. et NELSON, C. S. (1983). Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In SHARP, G. D. et CSIRKE, J., éditeurs : *Expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neretic fish resources*, volume 291(3), pages 731–777, San José, Costa Rica. FAO Fish. Rep.
- PAULY, D. et CHRISTENSEN, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255–257.
- PAULY, D. et SORIANO, M. (1989). Production and mortality of anchoveta (*engraulis ringens*) eggs off peru. In PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The Peruvian Upwelling Ecosystem : Dynamics and Interactions.*, pages 155–167. ICLARM.
- PECQUERIE, L. (2008). *Bioenergetic modelling of the growth, development and reproduction of a small pelagic fish : the Bay of Biscay anchovy*. Thèse de doctorat, Agrocampus Rennes et Vrije Universiteit, Amsterdam.
- PELEGRÍ, J., ARÍSTEGUI, J., CANA, L., GONZÁLEZ-DÁVILA, M., HERNÁNDEZ-GUERRA, A., HERNÁNDEZ-LEÓN, S., MARRERO-DÍAZ, A., MONTERO, M., SANGRÀ, P. et SANTANA-CASIANO, M. (2005). Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off northwest africa : water recirculation and offshore pumping of organic matter. *Journal of Marine Systems*, 54(1-4):3–37.
- PELIZ, A., MARCHESIELLO, P., DUBERT, J., MARTA-ALMEIDA, M., ROY, C. et QUEIROGA, H. (2007). A study of crab larvae dispersal on the western iberian shelf : Physical processes. *Journal of Marine Systems*, 68:215–236.
- PENVEN, P., DEBREU, L., MARCHESIELLO, P. et MCWILLIAMS, J. C. (2005a). Evaluation and application of the ROMS 1-way embedding procedure to the central california upwelling system. *Ocean Modelling*, 12(1-2):157–187.

- PENVEN, P., ECHEVIN, V., PASAPERA, J., COLAS, F. et TAM, J. (2005b). Average circulation, seasonal cycle, and mesoscale dynamics of the peru current system : A modeling approach. *Journal of Geophysical Research*, 110:C10021.
- PEPIN, P., DOWER, J. F. et DAVIDSON, F. J. M. (2003). A spatially explicit study of prey-predator interactions in larval fish : assessing the influence of food and predator abundance on larval growth and survival. *Fisheries Oceanography*, 12(1):19–33.
- POTTS, G. W. et WOOTTON, R. (1984). *Fish reproduction : strategies and tactics*. Academic Press, London.
- RICE, J. (1995). Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. In BEAMISH, R. J., éditeur : *Climate Change and Northern Fish Populations*, volume 121, pages 516–568. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- RODRÍGUEZ, J. M., BARTON, E. D., EVE, L. et HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (2001). Mesozooplankton and ichthyoplankton distribution around gran canaria, an oceanic island in the ne atlantic. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, 48(10):2161–2183.
- RODRÍGUEZ, J. M., BARTON, E. D., HERNÁNDEZ-LEÓN, S. et ARÍSTEGUI, J. (2004). The influence of mesoscale physical processes on the larval fish community in the canaries ctz, in summer. *Progress in Oceanography*, 62(2-4):171–188.
- RODRÍGUEZ, J. M., HERNÁNDEZ-LEÓN, S. et BARTON, E. D. (1999). Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off northwest africa. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, 46(11):1969–1984.
- RODRÍGUEZ, J. M., HERNÁNDEZ-LEÓN, S. et BARTON, E. D. (2006). Vertical distribution of fish larvae in the canaries-african coastal transition zone in summer. *Marine Biology*, 149:885–897.
- ROTHSCHILD, B. J. (2000). "fish stocks and recruitment" : the past thirty years. *Ices Journal of Marine Science*, 57(2):191–201.
- ROY, C. (1992). *Réponses des stocks de poissons pélagiques a la dynamique des upwellings en Afrique de l'ouest : analyse et modélisation*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale.

- ROY, C. (1998). An upwelling-induced retention area off senegal : A mechanism to link upwelling and retention processes. *South African Journal of Marine Science*, 19:89–98.
- ROY, C. et REASON, C. (2001). Enso related modulation of coastal upwelling in the eastern atlantic. *Progress in Oceanography*, 49(1-4):245–255.
- RUZZANTE, D. E., MARIANI, S., BEKKEVOLD, D., ANDRE, C., MOSEGAARD, H., CLAUSEN, L. A. W., DAHLGREN, T. G., HUTCHINSON, W. F., HATFIELD, E. M. C., TORSTENSEN, E., BRIGHAM, J., SIMMONDS, E. J., LAIKRE, L., LARSSON, L. C., STET, R. Ì. J. M., RYMAN, N. et CARVALHO, G. R. (2006). Biocomplexity in a highly migratory pelagic marine fish, atlantic herring. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 273:1459–1464.
- SÁNCHEZ, G., CALIENES, R. et ZUTA, S. (2000). The 1997-98 el nino and its effects on the coastal marine ecosystem off peru. *CalCOFI Reports*, 41:62–86.
- SANCHEZ, R., CIECHOMSKI, J., LASTA, C. et GUERRERO, R. (1999). A drift study of vertical distribution and mortality of engraulis anchoita eggs and larvae. *Revista de Investigacion Desarrollo Pesquero.*, 12:51–75.
- SANCHEZ, S., CHANG, F. et FERNANDEZ, C. (2000). *Spring phytoplankton in Peruvian sea. Pelagic resources hydroacoustic evaluation 9911-12 cruise.* Grafica Tecnica S.R.L., Lima (Peru).
- SANDIN, S. A., REGETZ, J. et HAMILTON, S. L. (2005). Testing larval fish dispersal hypotheses using maximum likelihood analysis of otolith chemistry data. *MARINE AND FRESHWATER RESEARCH*, 56(5):725–725.
- SANTAMARÍA, M., GONZÁLEZ, J., BARRERA, A., ABELLÁN, L. L., QUINTERO, M. et BALGUERÍAS, E. (in press). Substitution of sardine (*sardina pilchardus*) for round sardinella (*sardinella aurita*) in canary waters. *Progress in Oceanography*.
- SANTANDER, H. (1981). Distribution patterns and fluctuations in anchovy and sardine spawning. Rapport technique 0378-7699, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao.
- SANTANDER, H. (1987). Relationship between anchoveta egg standing stock and parent biomass off peru, 4-14 °s. In PAULY, D. et TSUKAYAMA, I.,

- éditeurs : *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystems : three decades of change*, volume 15 de *ICLARM Studies and Reviews*, pages 179–207. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), P.O Box 22, Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft für (ponle diéresis a la u) Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Postfach 5180, D-6236 Eschbom 1 bei Frankfurt/Main, Federal Republic of Germany ; and International Center for living aquatic resources management (ICLARM), MC P.O Box 1501, Makai, Metro Manila, Philippines.
- SANTOS, A. M. P., CHICHARO, A., SANTOS, A. D., MOITA, T., OLIVEIRA, P. B., PELIZ, A. et RE, P. (2007). Physical–biological interactions in the life history of small pelagic fish in the western iberia upwelling ecosystem. *Progress in Oceanography*, 74:192–209.
- SANTOS, A. M. P., PELIZ, A., DUBERT, J., OLIVEIRA, P. B., ANGÉLICO, M. M. et RÉ, P. (2004). Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*sardina pilchardus*) eggs and larvae off western iberia : a retention mechanism. *Continental Shelf Research*, 24(2):149–165.
- SANTOS, A. M. P., RE, P., SANTOS, A. D. et PELIZ, A. (2006). Vertical distribution of the european sardine (*sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. *Journal of Plankton Research*, 28(5):523–532.
- SCOTT, B. E., MARTEINSDOTTIR, G., BEGG, G. A., WRIGHT, P. J. et KJESBU, O. S. (2006). Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in atlantic cod (*Gadus morhua*). *Ecological Modelling*, 191(3-4):383–415.
- SELKOE, K. A., HENZLER, C. M. et GAINES, S. D. (2008). Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries*, 9(4): 363–377.
- SENOCAK, T., SCHNACK, D. et PAULY, D. (1989). Mean monthly distribution, abundance and production of anchoveta eggs off peru (4–14 °s), 1964–1971 and 1972–1986. In PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J. et TSUKAYAMA, I., éditeurs : *The Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions*, volume 18 de *ICLARM Conference Proceedings*, pages 143–154. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao.
- SHARP, G. D. (1978). Colonization : modes of oppurtunism in the ocean. In *Workshop on the effect of envoronmental variation o the survival of larval*

- pelagic fishes*, volume 28 de *IOC Workshop Report Series*, pages 125–148. IOC/UNESCO, Paris.
- SHCHEPETKIN, A. F. et MCWILLIAMS, J. C. (2005). The regional oceanic modeling system (roms) : a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9(4):347–404.
- SHELTON, P. A. et HUTCHINGS, L. (1979). The effect of the environment on spawning and recruitment in the anchovy (*engraulis capensis gilchrist*). In *ICES Symposium on the Early Life History of Fish.*, Woods Hole, MA (USA).
- SILVA, A., SANTOS, M. B., CANECO, B., PESTANA, G., PORTEIRO, C., CARRERA, P. et STRATOUDAKIS, Y. (2006). Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern atlantic and the western mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 63:663–676.
- STENEVIK, E. K., SKOGEN, M., SUNDBY, S. et BOYER, D. (2003). The effect of vertical and horizontal distribution on retention of sardine (*sardinops sagax*) larvae in the northern benguela – observations and modelling. *Fisheries Oceanography*, 12(3):185–200.
- STRUB, P. T., MESIAS, J. M. et JAMES, C. (1995). Altimeter observations of the peru-chile countercurrent. *GEOPHYSICAL RESEARCH LETTERS*, 22:211–211.
- STRUB, P. T., MESIAS, V., MONTECINO, V., RUTTLAND, J. et SALINAS, S. (1998). Coastal ocean circulation off western south america. In ROBINSON, A. et BRINK, K., éditeurs : *The Sea*, volume 11. Harvard University Press, Cambridge.
- SUNDBY, S. (1983). A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Research*, 30:645–661.
- SUNDBY, S. (1991). Factors affecting the vertical distribution of eggs. In *ICES Marine Science Symposia*, volume 192, pages 33–38.
- SUNDBY, S. (1997). Turbulence and ichthyoplankton : influence on vertical distributions and encounter rates. *Scientia Marina*, 61(1):159–176.
- SVEDANG, H., RIGHTON, D. et JONSSON, P. (2007). Migratory behaviour of atlantic cod *gadus morhua* : natal homing is the prime stock-separating mechanism. *Marine Ecology - Progress Series*, 345:1–12.

- SWARTZMAN, G., BERTRAND, A., GUTIÉRREZ, M., BERTRAND, S., VASQUEZ, L. et SWARTZMAN, G. (2008). The relationship of anchovy and sardine to water masses in the peruvian humboldt current system from 1983 to 2005. *Progress in Oceanography*, 79:228–237.
- TACON, A. G. J. (2004). Use of fish meal and fish oil in aquaculture : a global perspective. *Aquatic Resources, Culture and Development*, 1(1):3–14.
- TARIFEÑO, E., CARMONA, M., LLANOS-RIVERA, A. et CASTRO, L. R. (2008). Temperature effects on the anchoveta engraulis ringens egg development : do latitudinal differences occur? *Environmental Biology of Fishes*, 81 :287-395.
- THIEL, M., MACAYA, E., ACUNA, E., ARNTZ, W., BASTIAS, H., BROKORDT, K., CAMUS, P., CASTILLA, J., CASTRO, L. et CORTES, M. (2007). The humboldt current system of northern and central chile : Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology*, 45:195–344.
- THOMAS, A. C., CARR, M. E. et STRUB, P. T. (2001). Chlorophyll variability in eastern boundary currents. *Geophysical Research Letters*, 28(18):3421–3424.
- THOMAS, A. C., STRUB, P. T., CARR, M. E. et WEATHERBEE, R. (2004). Comparisons of chlorophyll variability between the four major global eastern boundary currents. *International Journal of Remote Sensing*, 25(7-8):1443–1447.
- THORROLD, S. R., JONES, C. M. et CAMPANA, S. E. (1997). Response of otolith microchemistry to environmental variations experienced by larval and juvenile atlantic croaker (micropogonias undulatus). *Limnology and Oceanography*, 42(1):102–111.
- THORROLD, S. R., JONES, G. P., HELLBERG, M. E., BURTON, R. S., SWEARER, S. E., NEIGEL, J. E., MORGAN, S. G. et WARNER, R. R. (2002). Quantifying larval retention and connectivity in marine populations with artificial and natural markers. *Bulletin of Marine Science*, 70(1):291–308.
- THORROLD, S. R., LATKOCZY, C., SWART, P. K. et JONES, C. M. (2001). Natal homing in marine fish metapopulation. *Science (USA)*, 291(12 January 2001):297–299.

- TRAVERS, M., SHIN, Y., JENNINGS, S. et CURY, P. (2007). Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress In Oceanography*, 75(4):751–770.
- TROUPIN, C., SANGRÁ, P. et ARÍSTEGUI, J. (in press). Seasonal variability of the oceanic upper layer and its modulation of biological cycles in the canary island region. *Journal of Marine Systems*.
- VALDÉS SEINFELD, E. S. (1991). Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. *Marine ecology progress series*, 79(1-2):17–26.
- VALDÉS SEINFELD, E. S., SHELTON, P. A., ARMSTRONG, M. J. et FIELD, J. G. (1987). Cannibalism in south african anchovy : egg mortality and egg consumption rates. *South African Journal of Marine Science*, 5:613–622.
- van der LINGEN, C., BERTRAND, A., BODE, A., BRODEUR, R., CUBILLOS, L., ESPINOZA, P., FRIEDLAND, K., GARRIDO, S., IRIGOIEN, X., MILLER, T., MÖLLMANN, C., RODRIGUEZ-SANCHEZ, R., TANAKA, H. et TEMMING, A. (in press). Trophic dynamics. In CHECKLEY, D., ROY, C. et ALHEIT, J., éditeurs : *Predicted effects of climate change on SPACC systems*, chapitre 8. Cambridge University Press.
- van der LINGEN, C. D. (1994). Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard sardinops sagax. *Marine ecology progress series*, 109:1–13.
- van der LINGEN, C. D. et HUGGETT, J. A. (2003). The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of south african anchovy and sardine. In BROWMAN, H. I. et SKIFTESVIK, A. B., éditeurs : *The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference.*, pages 303–343. Institute of Marine Research, Bergen, Norway.
- van der LINGEN, C. D., HUTCHINGS, L., MERKLE, D., van der WESTHUIZEN, J. et NELSON, J. (2001). Comparative spawning habitats of anchovy (*engraulis capensis*) and sardine (*sardinops sagax*) in the southern benguela upwelling ecosystem. In KRUSE, G., BEZ, N., BOOTH, A., DORN, M., HILLS, S., LIPCIUS, R., PELLETIER, D., ROY, C., SMITH, S. et WITHELLELS, D., éditeurs : *Spatial Processes and Management of Marine Populations. 17th Lowell Wakefield Fisheries Symposium, Anchorage, AK (USA), 27-30 Oct 1999*, Lowell Wakefield Fisheries Symposium Series, pages 185–209. University of Alaska Sea Grant, Anchorage, Alaska (USA).
- WALSH, J. J., WHITLEDGE, T. E., ESAIAS, W. E., SMITH, R. L., HUNTSMAN, S. A., SANTANDER, H. et DE MENDIOLA, B. R. (1980). The spawning

- habitat of the peruvian anchovy, engraulis ringens. *Deep-Sea Res.*, 27(1A): 1–27.
- WARE, D. M., Rojas de MENDIOLA, B. et NEWHOUSE, D. S. (1980). Behaviour of first-feeding peruvian anchovy larvae, engraulis ringens j. In SHERMAN, K. et HEMPEL, G., éditeurs : *Symposium on early life history of fish*, volume 178, pages 80–87. Conseil International pour l'Exploitation de la Mer, Rapport et procès-verbaux des réunions.
- WERNER, F. E., QUINLAN, J. A., LOUGH, R. G. et LYNCH, D. R. (2001). Spatially-explicit individual based modeling of marine populations : a review of the advances in the 1990s. *Sarsia*, 86(6):411–421.
- WOODHEAD, A. D. (1960). Nutrition and reproductive capacity in fish. *Proc. Nutr. Soc.*, 19:23–28.
- WOOSTER, W. S., BAKUN, A. et MCLAIN, D. R. (1975). The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the north atlantic. *Journal of Marine Research (USA)*, 34(2):131–141.
- XIE, P. et ARKIN, P. A. (1996). Analyses of global monthly precipitation using gauge observations, satellite estimates, and numerical model predictions. *Journal of Climate*, 9(4):840–858.

Appendices

Annexe A

Paramètres et Algorithme de l'IBM d'évolution

A.1 Paramètres

A.1.1 Paramètres généraux

Stratégie de reproduction Homing Strict (HS), Homing Environnemental (HE), Opportunisme (Opp) ou Bet-Hedging (BH)

Région Pérou, Chili ou Canaries. Pour chaque région, il faut spécifier dans une classe spéciale les limites du domaine de ponte (latitude, longitude et profondeur max) ainsi que le pool d'années hydrodynamique à utiliser ;

Nombre de générations Nombre d'années où se répète la stratégie de reproduction ;

Nombre d'individu initial par jour En général 300 dans nos expériences ;

A.1.2 Critères de recrutement

Agemin [jours] Age des individus pour les test de recrutement. 30 jours dans nos expériences

Tempmin [°C] Température létale minimum (10,12 ou 14°C dans nos expériences)

Seuil de dispersion Facteur multiplicatif de la distance minimum entre les individus

FlagRET [booleen] Recrutement si position finale est sur le plateau continental

FlagGREG [**booléen**] Recrutement si distance finale avec le voisin le plus proche est inférieure au seuil de dispersion fois la distance initiale

A.1.3 Paramètres des stratégies de reproduction

Patchiness_rad_HS [**nombre de mailles**] Pour le Homing Strict, les individus recrutés pondent dans un rayons autour de leur lieu de naissance. La distance correspondante dépend de la résolution de la grille hydrodynamique.

Vertical_patchiness_rad [**mètres**] Profondeur de ponte correspond à la profondeur de naissance +- ce paramètre. On a fixé ce paramètre à 3m.

Patchiness_rad_HE [**nombre de mailles**] Pour le Homing Environnemental, fixé à 0,5.

Patchiness_rad_OPP [**nombre de mailles**] Pour l'Opportunisme, fixé à 0,5

Time_rad_HS [**jour**] Pour le Homing Strict les individus pondent à leur date de naissance +- time_rad_HS jours. Fixé à 3 jours.

Dt_jour [**jours**] Pour la fonction « scan_env » ; on scanne l'environnement tout les « Dt_jour jours »

Alea_jour [**jours**] Pour le Homing environnemental, aléa sur la date de ponte.

Temp_marge [**°C**] Tolérance aux variations de températures (pour HE et Opp)

Salt_marge [**PSU**] Tolérance aux variations de salinité (pour HE et Opp)

h_prop [**% de la profondeur "home"**] Tolérance aux variations de bathymétrie (pour HE et Opp)

Th_marge [**mètres**] Tolérance au variation de profondeur de la thermocline (pour HE et Opp)

A.1.4 Propriétés des individus

flagBuoy [**booléen**] Appliquer ou non une flottabilité aux œuf

egg_buoyancy [**g.cm-3**] Flottabilité des œufs d'après [Goarant et al. \(2007\)](#)

egg_duration [**jours**] Durée du stade œuf

A.1.5 Divers

dt_advec [heures] Pas de temps pour l'advection des larves (interpolation des champs de vitesse tout les dt_advec heures). Fixé à 4 heures. IMPORTANT : choisir dt_advec tel qu'on ait un nombre entier de dt_advec entre deux sorties roms

Record_initial_env [booléen] Pour enregistrer les températures, salinité, profondeur de thermocline et bathymétrie du lieu de naissance (augmentation temps de simulation). Automatique pour le Homing environnemental.

A.2 Algorithme

A.2.1 Ponte Initiale

La ponte est uniforme dans le temps (tout les jours) et dans l'espace (dans le domaine de ponte choisis). Remplissage d'une liste « Pop » contenant les positions et date de naissance d chaque individu, ainsi que la température, salinité, bathymétrie et profondeur de thermocline si « record_initial_env = true » ;

A.2.2 Vie des individus (Déplacement, mortalité)

1. Pour chaque pas de temps « dt_advec » les individus sont advectés par les courants d'une distance de $v(x,y,z,t) * dt_advec$, x,y,z,t étant les coordonnées dans la grille hydrodynamique. Si on a activé la flottabilité des œufs, on y rajoute le déplacement vertical correspondant, fonction de la densité de l'eau en x,y,z,t et du paramètre « egg_buoyancy ». Quand les individus atteignent l'age « Agemin », on effectue le test de recrutement : l'individu doit (1) être vivant et (2) soit remplir la condition de rétention sur le plateau continental soit sur la non dispersion selon l'activation de « flagRET » ou « flagGREG ».
2. Enregistrement des positions de ponte, conditions initiales et état final (recruté ou non) dans un fichier ASCII, copie des individus recrutés de la liste « Pop » dans une autre liste : « Pop_rec », puis effacement de « Pop »
3. Génération $G = G+1$;

A.2.3 Ponte

Si Homing Strict :

1. Pour chaque individu de la liste « Pop_rec », ponte de $N = (\text{nombre d'individus par an}) / (\text{effectif de « Pop_Rec »})$ individus. Chaque œuf est pondu dans un rayon Patchiness_rad_HS autour du lieu de naissance de l'individu père (ou mère).
2. Retour à l'étape A.2.2 jusqu'à ce que $G=100$

Si Homing Environnemental :

1. Parcours de tous les points de grille (Position*prof*dates), et stockage de température et Salinité pour chaque strate, Stockage dans deux tableaux T et S ($[D][X][Y][P]$) où $D=360/Dt_{\text{jour}}$, X = nombre de points de grille en longitude, Y = nombre de points de grille en latitude, P = nombre de profondeurs de ponte potentielles (défini dans les paramètres de région).
2. Parmi la liste des strates de ponte potentielles, recherche de celles pour les conditions environnementales correspondent à l'environnement d'au moins un individu de la liste « Pop_rec », avec les marges de tolérances spécifiées dans les paramètres. Stockage des strates OK une liste S_ok ;
3. Le nombre d'œufs pondu par strate ok est $N = (\text{nombre d'individu par an}) / (\text{Nombre totale de strate sur l'année})$. Les individus sont pondu dans un rayon « Patchiness_rad_HE » et à une date de +- « Alea_jour » autour du point de grille remplissant les conditions environnementales.
4. Retour à l'étape A.2.2 jusqu'à ce que $G=100$

Si Bet-Hedging :

1. Ponte aléatoire chaque jour dans la zone d'upwelling du plateau continental, constant tout le long de l'année.
2. Retour à l'étape A.2.2 jusqu'à ce que $G=10$, de sorte à tester la variabilité au cour des différentes années hydro disponible. (Pas de convergence possible)

Annexe B

Liste des communications

B.1 Articles

Timothée Brochier, Christophe Lett, Jorge Tam, Pierre Fréon, François Colas, Patricia Ayón, 2008. Anchovy early life in the northern Humboldt Current system : an individual-based model study. *Progress in Oceanography* 79, 313-325

Timothée Brochier, Azeddine Ramzi, Christophe Lett, Eric Machu, Amina Berraho, Pierre Freon, Santiago Hernandez-Leon, 2008. Modelling sardine and anchovy ichthyoplankton transport in the Canary Current System *Journal of Plankton Research* ; doi : 10.1093/plankt/fbn066

Timothée Brochier, François Colas, Christophe Lett, Vincent Echevin, Luis A. Cubillos, Jorge Tam, Malika Chlaida, Christian Mullon, Pierre Freon. (accepté). Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems : a natal homing evolutionary model to study environmental constraints. *Progress in Oceanography* xxx-xxx

B.2 Conférences

Timothée Brochier, Christian Mullon, Christophe Lett (Présentation Orale). An evolutionary biophysical model to investigate fish reproductive strategies : application on small pelagic species in upwelling ecosystems. *Spatial Evolutionary Dynamics Workshop*. Institut des Systemes Complexes (ISC), Paris, October 17, 2008

T. Brochier, F. Colas, V. Echevin, C. Lett, C. Mullon, P. Fréon (Présentation Orale). Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems : a homing evolutionary model to study environmental constraints. Dynamics of eastern boundary upwelling ecosystems 2-6 juin 2008 Las Palmas

Timothée Brochier, Evan Mason, Pablo Sangra, and Christophe Lett (Poster). Ichthyoplankton transport from the African coast to the Canary Islands : A case study using a high-resolution hydrodynamic model. Dynamics of eastern boundary upwelling ecosystems 2-6 juin 2008 Las Palmas

Timothée Brochier, Christophe Lett, Souad Kifani, Jorge Tam, Christian Mullon (Poster). Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems : a homing evolutionary model applied in the Humboldt and Canary. The 6th European Conference on Ecological Modelling, ECEM'07. Trieste 2007

Timothée Brochier, Azeddine Ramzi, Christophe Lett, Eric Machu, Santiago Hernández-León, Pierre Fréon (Présentation Orale). Transport and pre-recruitment of sardine and anchovy in the Canary Upwelling System : an individual-based model to study continent-archipelago interactions. The 6th European Conference on Ecological Modelling, ECEM'07. Trieste 2007

Timothée Brochier, Christophe Lett, Jorge Tam, Pierre Fréon, François Colas, Patricia Ayón, (Poster). IBM for the anchovy in the north. Humboldt System : Identification of processes affecting survival of early life stages. Humboldt System Conférence, in Lima 2006-11-27.

Timothée Brochier et Christophe Lett (Présentation Orale). Biophysical models of anchovy and sardine early life stages in the Benguela and Humboldt upwelling systems, Larval fish modelling workshop (WKAMF), à Nantes le 2006-04-03.